

Scale temporali d'azione di temperatura e fotoperiodo sulla xilogenesi al limite superiore del bosco

Rossi S*, Deslauriers A

Treeline Ecology Research Unit, Dipartimento TeSAF, Università degli Studi di Padova, viale dell'Università 16, 35020 Legnaro (PD, Italy) - *Corresponding author: Sergio Rossi (sergio.rossi@unipd.it).

Abstract: Temporal scale of the action of temperature and photoperiod on the xylogenesis at the treeline. The possible role and interaction of two ecological factors, photoperiod and temperature, on xylogenesis of conifers growing at treeline are reviewed. In cold climates, temperature is one of the major factors regulating metabolic activities of plants and influencing onset and rate of cell production during the growing period. However, photoperiod was found to act as a signal regulating the timing of maximum growth rate and synchronizing radial growth at annual level. During tree-ring formation, both factors are crucial but with different levels of interaction. Some recent findings about xylogenesis in cold environments are described and discussed.

Keywords: Alps, Xylogenesis, Cellular differentiation, Thermic thresholds, Treeline.

Citation: Rossi S, Deslauriers A, 2007. Scale temporali d'azione di temperatura e fotoperiodo sulla xilogenesi al limite superiore del bosco. *Forest@* 4 (1): 6-10. [online] URL: <http://www.sisef.it/>.

La *treeline* è una linea immaginaria che connette i gruppi isolati di alberi (con fusti eretti di almeno tre metri di altezza) situati nel limite altitudinale o latitudinale della loro distribuzione naturale. Nei massicci montuosi italiani, questa linea delimita una fascia ecotonale compresa fra il bosco denso subalpino e le praterie di alta quota (Fig. 1A-C). È ormai largamente accettata l'ipotesi che questi limiti altitudinali e latitudinali del bosco siano strettamente collegati alla temperatura. A livello planetario infatti, la posizione delle *treeline* decorre parallelamente al limite termico individuato dall'isoterma di 0°C del mese più caldo dell'anno (Körner 1998) e i limiti superiori del bosco vengono osservati dove la temperatura media stagionale del suolo si assesta intorno ai 6.7°C (Körner & Paulsen 2004).

Non sorprende che la temperatura sia uno dei fattori ecologici cruciali per la vita in ambienti freddi. Tuttavia, pur essendo state sviluppate e discusse diverse ipotesi in merito (Stevens & Fox 1991, Körner 2003, Sveinbjörnsson 2000), rimane ancora da dimostrare in che modo questo fattore influenzi i processi di accrescimento delle piante. Non è stata infatti ancora fornita una spiegazione definitiva sui meccanismi cellulari in cui agisce la temperatura, anche se alcuni indizi sembrerebbero condurre verso l'impossibilità da parte dei tessuti vegetali di investire il car-

bonio prodotto dalla fotosintesi nella produzione e differenziazione di nuove cellule (*growth limitation hypothesis*, Körner 1998). Fino a qualche anno fa non si era in grado di fornire una spiegazione funzionale e determinare il ruolo e l'importanza intrinseca della temperatura e dell'eventuale associazione o interazione con altri fattori ecologici nell'accrescimento delle piante, in particolar modo a scala cellulare, alla scala cioè a cui avviene la formazione dei nuovi tessuti.

Recentemente, diversi progetti di ricerca canadesi ed europei (fra cui alcuni italiani¹) hanno permesso di confermare il ruolo della temperatura nella formazione del legno anche a livello cellulare. In Finlandia, l'avvio della xilogenesi in *Pinus sylvestris* e *Betula pendula* è fortemente controllato dalla temperatura (Schmitt et al. 2004). Deslauriers & Morin (2005) hanno dimostrato che, nel legno primaticcio di *Abies balsamea* in Canada, a temperature più elevate corrispondevano produzioni cellulari maggiori. Rossi et al. (2007) hanno confrontato la fenologia delle cellule xilematiche delle principali conifere della *treeline* alpina in Italia con le temperature dell'aria, del fusto e del suolo per definire i valori delle soglie termiche

1 - Progetti IMPAFOR, INTERREG II, PRIN 2000, 2002 e 2005, MAXY 2004.

necessarie per lo svolgimento dei processi di crescita nel tronco. In *Larix decidua*, *Pinus cembra* e *Picea abies*, la xilogenesi è attiva in primavera quando la temperatura minima giornaliera dell'aria raggiunge 2-4°C e quella del fusto 4°C. La convergenza delle temperature soglia fra i diversi siti analizzati, le specie e gli anni di studio, ha dimostrato l'esistenza di precisi limiti termici nell'accrescimento radiale e nella formazione dell'anello legnoso. Simili risultati sono stati confermati anche da analisi istologiche su *Pinus leucodermis* del massiccio del Pollino (Del Rosario 2006).

Il cambio è un importante utilizzatore di carboidrati non strutturali e la stessa attività cambiale richiede un flusso continuo di energia sotto forma di zuccheri, estratti dai tessuti di riserva o prodotti dalla fotosintesi (Oribe et al. 2003). Durante la maturazione cellulare inoltre, gli alberi investono una notevole quantità di carbonio nella sintesi e nella deposizione delle microfibrille di cellulosa per la costituzione della parete cellulare (Hansen et al. 1997). Secondo Rossi et al. (2007) la domanda di fotoassimilati da parte dei processi metabolici coinvolti nella crescita cellulare xilematica verrebbe limitata con temperature medie giornaliere inferiori a 6-8°C. Temperature simili sono state stimate anche per altri organi della pianta: l'allungamento dei getti di pino silvestre veniva inibito a temperature di 6-8°C (James et al. 1994) e l'accrescimento delle radici si riduceva drasticamente al di sotto dei 6°C (Turner & Streule 1983). Sembrerebbe quindi che i medesimi valori di temperatura (collocati intorno a 6-8°C) influenzino i processi di crescita delle diverse parti dell'albero (getti, fusto e radici). La convergenza delle temperature soglia stimate sui diversi meristemi apicali e laterali farebbe quindi supporre l'esistenza anche di meccanismi simili in tutti i tessuti di una pianta in grado di regolare la crescita a livello cellulare.

Nell'ipotesi di un processo di accrescimento regolato unicamente dalla temperatura, la produzione cellulare seguirebbe strettamente l'andamento termico stagionale. Come è noto, l'andamento della temperatura dell'aria in tutte le regioni temperate e boreali dell'emisfero nord è campaniforme, con un graduale aumento primaverile, un picco massimo intorno alla seconda metà del mese di luglio ed una successiva diminuzione durante l'estate e l'autunno (Fig. 2A-D). Ci si aspetterebbe quindi che tutti i processi di produzione cellulare che si verificano in piante di ambienti fortemente dipendenti dalla temperatura si verificino in sincronia con questo andamento, cioè con una culminazione dell'accrescimento intorno alla seconda metà di luglio. Un'analisi com-

parata della xilogenesi su diverse specie e siti di studio in Italia (Fig. 1D-F) ed in Québec (Canada) ha rivelato un aspetto finora sconosciuto nella formazione del fusto a scala annuale (Rossi et al. 2006b). Il confronto delle curve di formazione cellulare nel tronco ha evidenziato come la produzione dei tessuti xilematici si concentri nella prima parte della stagione vegetativa e che tutte le specie raggiungano i valori massimi di accrescimento nel medesimo periodo dell'anno, in prossimità del solstizio d'estate, quando la lunghezza del giorno, e non la temperatura, è massima (Fig. 2A-D). Dopo il 21 giugno, la produzione di cellule è destinata gradualmente ad esaurirsi. In qualche modo quindi, gli effetti della temperatura sulla formazione dei tessuti nelle piante viene mediata dal fotoperiodo, un fattore astronomico certamente indipendente dalla temperatura e costante nel tempo.

Le piante si sarebbero quindi evolute sincronizzando i ritmi di accrescimento con la lunghezza del giorno, che assume il ruolo di un vero e proprio calendario naturale. I vantaggi nella sincronizzazione dell'attività vegetativa con il fotoperiodo sono direttamente collegati alla necessità di evitare i periodi termicamente più sfavorevoli alla crescita. Un aumento della temperatura del fusto, infatti, induce la riattivazione delle divisioni cellulari nei meristemi cambiali solamente nei periodi tardo invernali e primaverili mentre non produce alcuna risposta in dicembre (Oribe & Kubo 1997). Anche la data di schiusura delle gemme di specie di zone temperate e boreali è funzione della temperatura e della lunghezza del giorno (Nizinski & Saugier 1988, Partanen et al. 1998). Secondo Nizinski & Saugier (1988), ad esempio, la soglia di temperatura cumulata che induce l'apertura delle gemme in *Quercus petraea* decresce durante la stagione con valori massimi in aprile e minimi in giugno.

Le piante devono assicurare il completamento della maturazione di tutte le cellule prodotte. Il fatto di completare le divisioni cellulari precocemente durante la stagione vegetativa consente alla pianta di destinare le risorse energetiche nella maturazione dei tessuti xilematici in formazione durante il periodo estivo. Nelle conifere di ambienti freddi, una cellula xilematica neoformata del legno tardivo richiede fino a 25-40 giorni per completare la differenziazione (Deslauriers et al. 2003, Rossi et al. 2003, Rossi et al. 2006a). Nell'ipotesi di divisioni cellulari protratte nella tarda estate, le ultime cellule prodotte non avrebbero il tempo sufficiente per completare la differenziazione (ad esempio l'ispessimento e la lignifi-

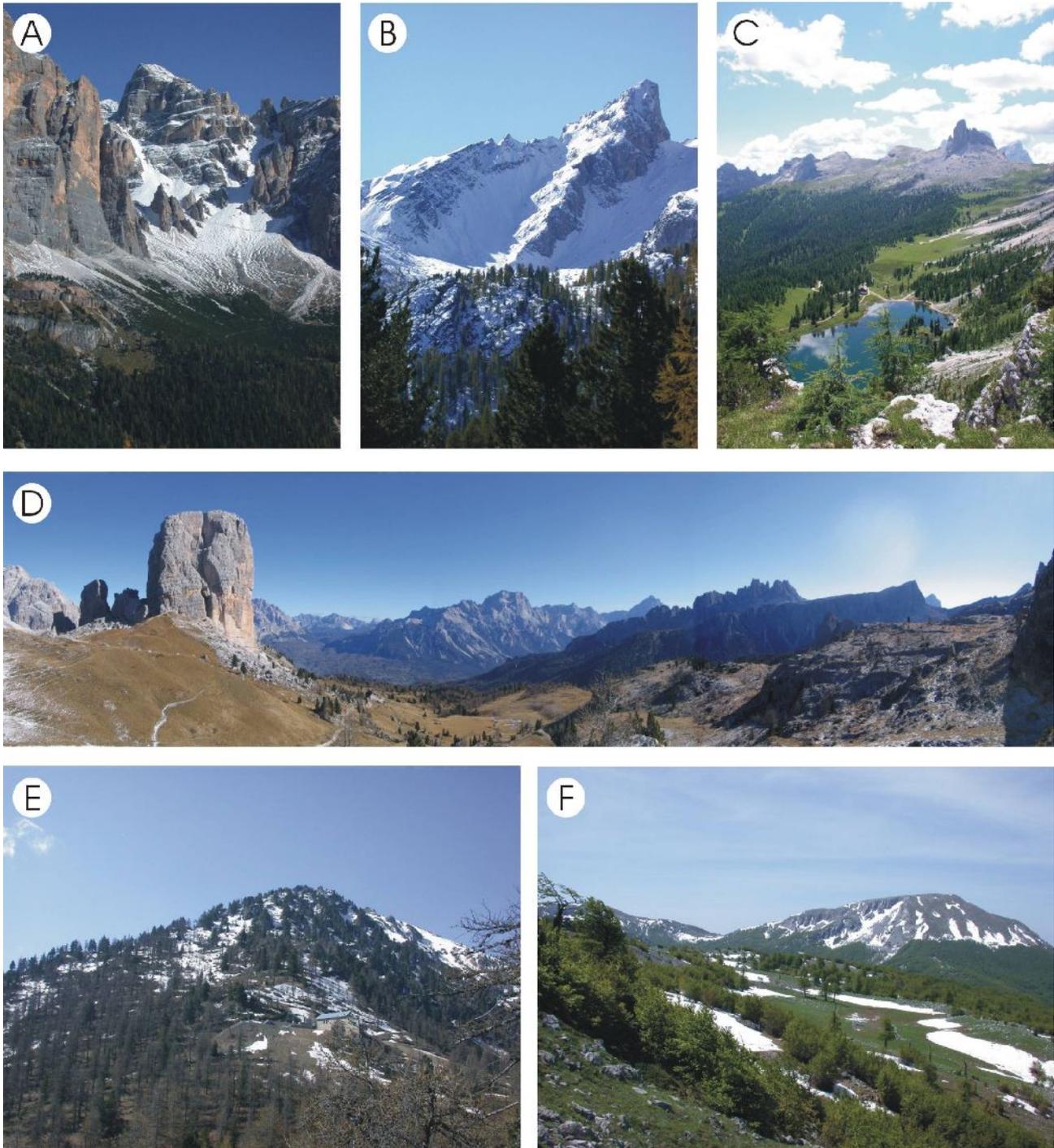


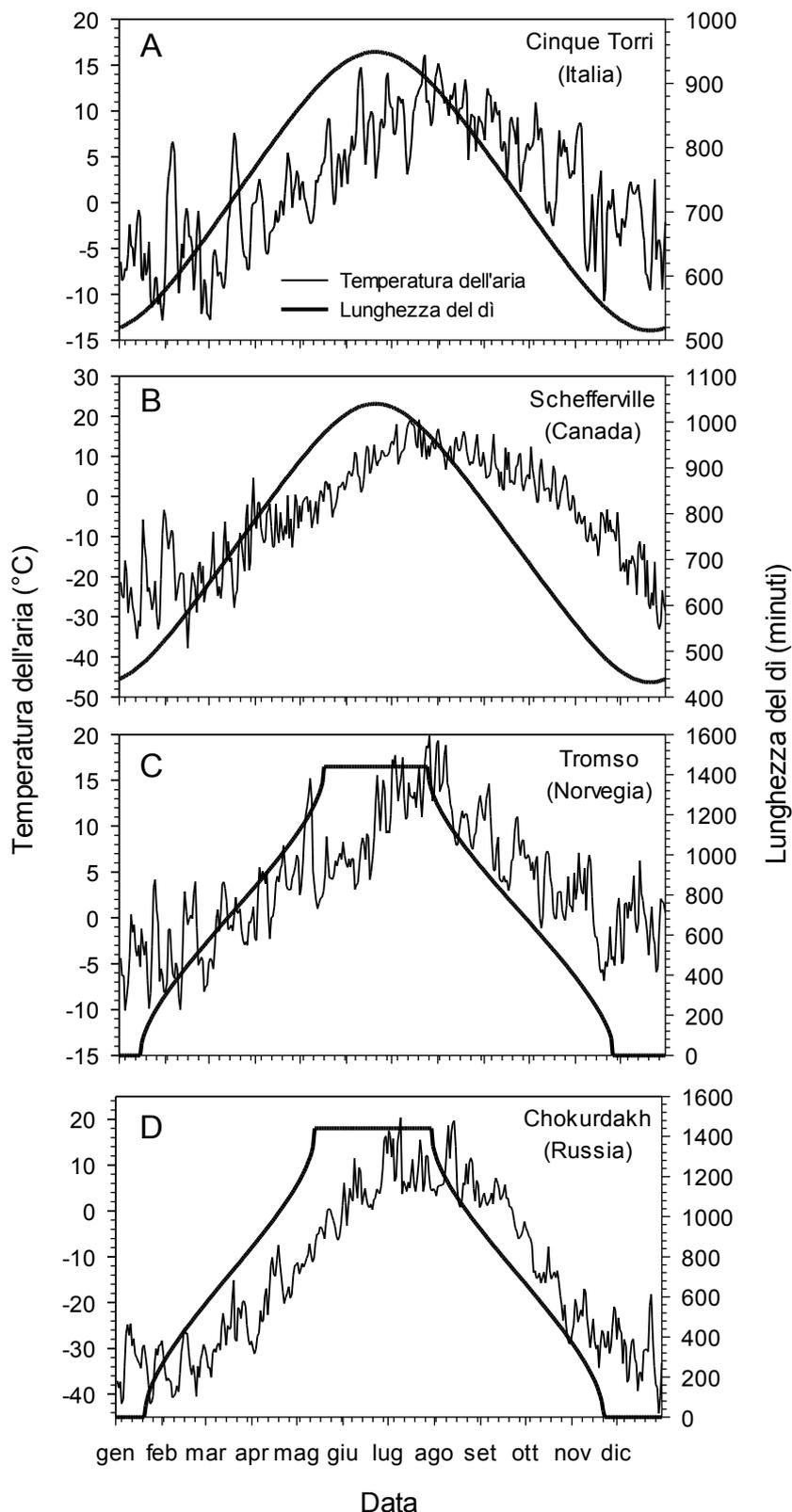
Fig. 1 - Ambienti forestali di alta quota in Italia. A: limite superiore del bosco sulla Tofana di Rozes (Cortina d'Ampezzo - BL); B: larici-cembreto con abete rosso al passo Giau (Cortina d'Ampezzo - BL); C: alpeggio in ambiente di treeline a Croda da Lago (Cortina d'Ampezzo - BL); D: prateria alpina a nardeto ai margini delle ultime avanguardie arboree nei pressi delle Cinque Torri (Cortina d'Ampezzo - BL); E: popolamento subalpino misto di larice e pino cembro con individui di *Pinus uncinata* a Mont Fort du Beauf (Clavière - TO); F: popolamento rado di pino loricato sovrastanti la faggeta pura a Serra del Crispo nel Parco Nazionale del Pollino (San Severino Lucano - PZ).

cazione delle pareti secondarie) prima dell'arrivo del periodo freddo, con una conseguente riduzione della funzionalità delle strutture xilematiche ed un au-

mento della sensibilità agli stress biotici ed abiotici.

Dai recenti progetti di ricerca svolti in ambiente di *treeline*, è emerso che, nei tessuti xilematici del fusto,

Fig. 2 - Temperatura media giornaliera dell'aria (°C) e lunghezza del dì (minuti) misurata nel 2004 a diverse latitudini ed altitudini. A: *treeline* alpina in Italia (Cinque Torri: 46°27'N, 12°08'E, 2080 m s.l.m.; Cortina d'Ampezzo, BL, Italia); B: foresta boreale in nord America (Schefferville: 54°48'N, 66°48'W, 518 m s.l.m.; Québec, Canada); C: foresta boreale in nord Europa (Tromso: 69°39'N, 18°56'E, 114 m s.l.m.; Troms, Norvegia); D: limite latitudinale del bosco nell'Asia settentrionale (Chokurdakh: 70°37'N, 147°53'E, 61 m s.l.m.; Yakutia, Russia). Dati raccolti dal Dipartimento TeSAF, Università degli Studi di Padova (A) e dal *Russia's Weather server* (B-D).



la temperatura permetterebbe il mantenimento delle attività metaboliche come l'attività di produzione cellulare nel cambio e la maturazione delle cellule neoprodotte. Il fotoperiodo, invece, interverrebbe come segnale di regolazione del ritmo di accresci-

mento, e quindi di sincronizzazione della xilogenesi a scala annuale. Negli ecosistemi forestali di limite altitudinale e latitudinale, quindi, la temperatura ed il fotoperiodo rappresenterebbero due fattori ecologici cruciali per l'accrescimento radiale delle piante

arboree, sebbene la loro influenza abbia effetti a scale temporali diverse.

Bibliografia

- Del Rosario P (2006). Soglie termiche e controllo della xilogenesi in *Pinus leucodermis* Ant. al limite superiore del bosco. Tesi di laurea, Università di Padova, AA 2005-2006.
- Deslauriers A, Morin H (2005). Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees* 19: 402-408.
- Deslauriers A, Morin H, Begin Y (2003). Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research* 33: 190-200.
- Hansen J, Türk R, Vogt G, Heim R, Beck E (1997). Conifer carbohydrate physiology: updating classical views. In: *Trees: contributions to modern tree physiology* (Rennenberg H, Eschrich W, Ziegler H eds). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp 97-108.
- James JC, Grace J, Hoad SP (1994). Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology* 82: 297-306.
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- Körner C, Paulsen J (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31: 713-732.
- Körner C (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- Nizinski JJ, Saugier B (1988). A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology* 25: 643-652.
- Oribe Y, Funada R, Kubo T (2003). Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localisation of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Trees* 17: 185-192.
- Oribe Y, Kubo T (1997). Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology* 17: 81-87.
- Partanen J, Koski V, Hänninen H (1998). Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology* 18: 811-816.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T (2006a). Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline. *IAWA Journal* 27: 383-394.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* (in press, doi: 10.1007/s00442-006-0625-7). [online] URL: <http://www.springerlink.com/content/978017037815120w/>
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M (2006b). Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist* 169: 279-290.
- Rossi S, Deslauriers A, Morin H (2003). Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia* 21: 33-39.
- Schmitt U, Jalkanen R, Eckstein D (2004). Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica* 38: 167-178.
- Stevens GC, Fox JF (1991). The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- Sveinbjörnsson B (2000). North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *Ambio* 29: 388-395.
- Turner H, Streule A (1983). Wurzelwachstum und Sprossentwicklung junger Koniferen im Klimastress der alpinen Waldgrenze, mit Berücksichtigung von Mikroklima, Photosynthese und Stoffproduktion. In: *Wurzelökologie und Ihre Nutzenanwendung* (Böhm W, Kutschera L, Lichtenegger E eds). Irding, Gumpenstein, Austria, pp. 617-635.

Author's Box

Sergio Rossi è dottore di ricerca in Ecologia Forestale e borsista presso il Dipartimento TeSAF dell'Università di Padova. Annie Deslauriers ha un PhD in *Sciences de l'environnement* e fruisce di un assegno di ricerca presso il Dipartimento TeSAF dell'Università di Padova. E-mail: sergio.rossi@unipd.it.