

Invecchiamento e senescenza negli alberi: nuove evidenze e nuove domande

Tommaso Anfodillo

Abstract: *Ageing and senescence in trees: new evidences and new questions.* Hypotheses and mechanisms related to the age- (or size-) related decline in forest trees are briefly outlined, with reference to recent experimental evidence. It is suggested that a possible interpretation of size-related patterns could rely on the concept of 'optimal structural adjustment'.

Keywords: Trees, Ageing, Senescence, Hydraulics, Limitation, Height, Increment.

Citation: Anfodillo T, 2005. Invecchiamento e senescenza negli alberi: nuove evidenze e nuove domande. *Forest@* 2 (4): 316-318. [online] URL: <http://www.sisef.it/>

Quali sono i benefici ed i costi per un albero all'aumentare delle dimensioni? Perché gli alberi muoiono? A queste domande non è ancora possibile dare risposte certe (Midgley 2003). Molte ricerche sono state condotte a riguardo: alcune hanno approfondito le relazioni tra età/dimensione e aumento di biomassa a scala di popolamento, altre invece a scala di singolo individuo. Ritengo importante tenere ben separate le due scale di analisi perché i processi coinvolti sono diversi: ad esempio, a scala di popolamento è necessario tenere in considerazione la competizione per le risorse, la dinamica di selezione tra gli alberi e la differenziazione in posizione sociale.

Voglio limitare le considerazioni solo a quello che può avvenire a livello di singolo individuo. Dal momento che ogni albero può raggiungere una data altezza massima (che è specie e sito dipendente), ci deve essere una ragione che determina una riduzione dell'incremento in altezza e quindi una stabilizzazione dell'incremento corrente di massa cormometrica nelle piante molto grandi (o molto vecchie). Bond (2000) riporta che nelle piante vecchie rispetto a quelle giovani si osserva di frequente una diminuzione dell'assimilazione netta, e quindi della capacità della piante di produrre sostanza organica. Più recentemente Koch et al. (2004), osservando ciò che avviene sulle piante più alte del pianeta (delle sequoie di quasi 113 m), hanno dimostrato che le foglie delle parti più alte della chioma rispetto a quelle poste in basso hanno assimilazione minore e minore discriminazione del carbonio "pesante". Gli autori ritengono che queste due risposte siano essenzialmente

da collegare alla difficoltà della pianta nel trasportare l'acqua contro il gradiente gravitazionale fino alla cima dell'albero; in altre parole l'efficienza complessiva del sistema di trasporto dovrebbe avere un ruolo primario nel determinare la massima dimensione dei singoli individui.

Peraltro, bisogna anche considerare che gli individui più alti sono di norma anche quelli più vecchi per cui potrebbe essere lecito chiedersi se i bassi tassi di assimilazione delle piante grandi siano in qualche modo collegati a processi di "senescenza" meristemica (ossia dipendenti intrinsecamente all'età dell'individuo) oppure siano determinati da fattori estrinseci (come ad esempio una limitazione idraulica dipendente solo dalla dimensione dell'individuo).

A questa semplice, ma importante domanda, hanno voluto rispondere Mencuccini et al. (2005). Su un campione di 4 specie legnose (frassino maggiore, acero montano, pino silvestre e un clone di pioppo) hanno raccolto dei rametti nella parte alta della chioma da individui di età diversa (da un minimo di 1-39 anni ad un massimo di 32-269 a seconda della specie) e li hanno innestati su piccole piante radicate della stessa specie. In questo modo hanno potuto valutare le risposte (accrescimento relativo, assimilazione netta, conduttanza stomatica e altro) dei rami di piante "vecchie" ma, adesso, di piccole dimensioni rispetto agli omologhi rametti rimasti, invece, sulle piante madri. Sottolineo che questo modo di procedere può indagare solo sugli effetti fisiologici che si osservano a scala di singolo individuo.

I risultati sono chiari: tutti i rametti di piante "vec-

chie" innestati dimostrano accrescimenti molto superiori rispetto ai corrispondenti sulle piante madri. Non vi sono effetti legati all'età della pianta madre in nessuno dei parametri fisiologici dei rametti innestati in nessuna specie, ossia l'età della pianta madre non determina variazioni sulla *performance* di rametti che vengono da questa prelevati e fatti vegetare indipendentemente. In sostanza, sembra plausibile rifiutare l'ipotesi della senescenza meristemica nelle piante anche se, come gli autori sottolineano alla fine dell'*abstract*, alberi di età maggiore rispetto a quelli campionati potrebbero dimostrare sintomi di senescenza. Per cercare risolvere anche questo dubbio posto degli autori è possibile discutere quanto viene riportato in lavori sul medesimo argomento. In particolare, non possono essere dimenticati i lavori di Connor & Lanner (1990) e Lanner & Connor (2001) che hanno cercato di valutare possibili sintomi di senescenza nelle piante più vecchie del pianeta ossia in esemplari di *Pinus longaeva* di 4713 anni (!) rispetto a piante "giovani" della stessa specie (di circa 200 anni). Sono stati analizzati molti parametri che in genere si associano alla senescenza come vitalità pollinica, germinabilità dei semi, peso dei semi e anche altri come struttura dello xilema e del floema, lunghezza dei getti annuali. In nessuno di questi parametri si sono potute osservare delle variazioni determinate dall'età degli individui. Lanner & Connor (2001) concludono, quindi, che il concetto di senescenza dei meristemi apicali o cambiali non si può applicare nel caso della specie indagata perché nessun tipo di degenerazione funzionale è stata osservata.

In sostanza, se possiamo ritenere le osservazioni su *Pinus longaeva* generalizzabili e in linea con quanto osservato da Mencuccini et al. (2005) potremmo rispondere alla domanda iniziale (perché gli alberi muoiono) con la seguente risposta: "Probabilmente non muoiono perché sono vecchi!".

I lavori sul *Pinus longaeva* sono estremamente importanti anche perché si contrappongono idealmente a quelle osservazioni di "breve periodo" del forestale-selvicoltore (1-2 secoli) che hanno fatto evolvere il concetto di *age related decline* (o, invece, *size-related decline* come suggerito da Mencuccini et al. 2005) sposato da Bond (2000) e da molti altri. Questo approccio sostanzialmente sostiene che gli alberi, dopo alcuni decenni di vita, cadano irrimediabilmente in uno status di stress progressivo (ossia sempre più grave) che ha degli effetti deleteri sul tasso di assimilazione, quindi sulla produttività ed in ultima analisi sulla sopravvivenza dell'individuo.

Non sembrano essere compatibili con questa ipotesi né le osservazioni di Connor & Lanner (1990) né i recenti lavori di Körner (2003) e Körner et al. (2005) che riportano come l'assimilazione *per se* non sembra essere fattore limitante la crescita degli alberi adulti dato che nessun effetto si riscontra sull'accrescimento in condizioni di alta CO₂. Un'ipotesi che, invece, mi pare compatibile con i sopracitati dati sperimentali potrebbe essere delineata in base ad alcune delle conseguenze che derivano dal modello di West et al. (1999), verificato empiricamente da Anfodillo et al. (2006), e da alcuni lavori collegati (Enquist 2002, Enquist 2003). Al concetto di *size - related decline* (ossia stress progressivo in funzione della dimensione) verrebbe sostituito un concetto che potrei definire di *optimal adjustment* ossia di permanenza in uno status fisiologico ottimale durante la crescita che viene realizzato con modificazioni strutturali del sistema di conduzione (rastremazione degli elementi di conduzione) atte a mantenere una conduttanza specifica fogliare praticamente costante. Gli alberi, man mano che aumentano le proprie dimensioni, manterrebbero una struttura di trasporto dell'acqua sempre ottimale (quando sono in fase giovanile di crescita molto attiva) o al limite dell'ottimalità (quando hanno raggiunto l'altezza massima). In questo stato limite, che in natura è oscillante a seconda delle condizioni d'ambiente (concetto analogo a quello della numerosità di una popolazione animale arrivata alla capacità portante), la conduttanza specifica fogliare potrebbe anche diminuire leggermente (e così la fotosintesi) in accordo a quanto osservato in piante alte (Koch et al. 2004) rispetto a quelle piccole (Ryan et al. 2005). Una volta raggiunta la loro dimensione massima gli alberi potrebbero mantenere questo status sub-ottimale virtualmente per un tempo infinito (come ci potrebbe suggerire il *Pinus longaeva*) senza, quindi, essere soggetti ad un progressivo declino. Similmente, le piante arrivate alla loro altezza massima (al limite dell'ottimizzazione del sistema di trasporto) non hanno alcun beneficio se "fertilizzate" in CO₂ dato che non è la mancanza di carbonio che limita l'*optimal adjustment*. Questo induce a domandarsi cosa conduca la pianta al limite nella possibilità di mantenere un sistema di trasporto ottimizzato (ossia cosa determini l'altezza massima degli individui). Evidentemente, ci sono altre domande a cui dobbiamo ancora rispondere.

Bibliografia

Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S (2006) Convergent tapering in different woody species. New

- Phytologist 169: (in press).
- Bond BJ (2000). Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Sciences* 5: 349-353.
- Connor KF, Lanner RM (1990). Effects of tree age on secondary xylem and phloem anatomy in stems of Great Basin bristlecone pine (*Pinus longaeva*). *American Journal of Botany* 77:1070-1077.
- Enquist BJ (2002). Universal scaling in tree vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking form and functions from cells to ecosystems. *Tree Physiology* 22: 1045-1064.
- Enquist BJ (2003). Cope's Rule and the evolution of long distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant Cell and Environment* 26: 151-161.
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004). The limits to tree height. *Nature* 428: 851-854.
- Körner C (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91: 4-17.
- Körner C, Asshoff R, Bignucolo O, Hättenschwiler S, Keel SG, Pelaez-Riedl S, Pepin S, Siegwolf RTW, Zotz G (2005). Carbon flux and growth in 8 mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science* 309: 1360-1362.
- Lanner RM, Connor KF (2001). Does bristlecone pine senesce? *Experimental Gerontology* 36: 675-685.
- Mencuccini M, Martinez-Vilalta J, Vanderklein D, Hamid HA, Korakaki E, Lee S, Michiels B (2005) Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters* 8: 1183-1190.
- Midgley JJ (2003). Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 5-6.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ (2005). The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment* (in press).
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667.

Author's Box

Tommaso Anfodillo è professore associato di ecologia forestale presso il Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali Università degli Studi di Padova; i suoi interessi di ricerca spaziano dall'ecofisiologia del "tree line", alla dendroecologia, alle relazioni idriche degli alberi forestali; E-mail: tommaso.anfodillo@unipd.it.
