

Dinamismi e struttura della rinnovazione in tre popolamenti d'alta quota nelle Dolomiti ampezzane

Soraruf L, Carrer M*

Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali, Treeline Ecology Research Unit, Università degli Studi di Padova, Agripolis, I-35020 Legnaro (Padova), Italy - *Corresponding author: Marco Carrer (marco.carrer@unipd.it).

Abstract: Dynamics and structure of natural regeneration in three high elevation LTER area in the Dolomites (North-Eastern Alps, Italy). Regeneration structures and spatial patterns of European larch (*Larix decidua* Miller), Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), were analyzed in three high elevation LTER area in the Dolomites (North-Eastern Alps). Larch and spruce regeneration is mainly affected by dense forest cover and grasses competition whereas stone pine is mostly sensitive to late snow melting, fungal diseases and wild ungulate damages. The current stand and regeneration structure suggests that larch has been highly fostered in the past due to silvo-pastoral management practices. All species show a clear tendency to spatial intraspecific aggregation especially at short-distances. The spatial patterns of larch regeneration are more complex than the other two species, more heavily affected by a main factor such as the nutcracker (*Nucifraga caryocatactes* L.) seed dispersal for stone pine or presence of canopy gaps for spruce. However, spatial patterns of all species depend on the number of the available microsites, that often match at small distance driving the formation of small mixed and unevenaged patches. Combining the age structure and spatial pattern information we were able to better understand the small-scale patterns and processes and the role of the past disturbances on the regeneration dynamics in space and time.

Keywords: Timberline, Regeneration, Spatial distribution, Autocorrelation, LTER, *Larix decidua*, *Pinus cembra*.

Received: Dec 15, 2006 - Accepted: Mar 26, 2007.

Citation: Soraruf L, Carrer M, 2007. Dinamismi e struttura della rinnovazione in tre popolamenti d'alta quota nelle Dolomiti ampezzane. Forest@ 4 (2): 177-193. [online] URL: <http://www.sisef.it/>.

Introduzione

Sulle Alpi, così come in altre regioni montane, la funzione protettiva delle foreste ha consentito e mantiene tuttora la presenza di insediamenti umani stabili. Anche se nel passato l'uomo ha profondamente alterato le foreste alpine (Stern 1988), l'importanza di tale funzione è stata sempre riconosciuta. Oggi, sebbene i rapporti tra uomo e foresta siano profondamente mutati, la richiesta nei confronti di quest'ultima di garantire protezione all'uomo e alle sue attività non è affatto diminuita ma, anzi, notevolmente aumentata (Motta & Haudemand 1999).

Poiché la funzione protettiva dipende in gran parte da una copertura arborea continua nel tempo e nello spazio, è importante giungere ad una corretta comprensione delle dinamiche spaziali e temporali della rinnovazione naturale che rendono possibile tale

continuità (Grassi et al. 2004).

Tra i fattori che agiscono a livello di scala più ridotto particolare rilevanza hanno le condizioni stazionali che possono influire su: variazioni annuali nella produzione di seme, densità e disposizione nello spazio delle piante in grado di fruttificare, tipologia e distribuzione dei siti di rinnovazione, condizioni microclimatiche (Brang 1998, Gray & Spies 1998, Greene et al. 1999, Kozłowski 2002).

La struttura del popolamento, che è funzione delle condizioni stazionali e dei processi di disturbo, esercita una considerevole influenza su questi fattori. Essa può essere pensata sia come il risultato di dinamiche forestali e processi biofisici, sia come indicatore della biodiversità di un ecosistema (Spies 1998). Oliver & Larson (1996) la considerano come la distribuzione fisica e temporale degli alberi di un popola-

mento, mentre per Franklin et al. (1981) e Kimmins (1987) il concetto di struttura viene semplificato come organizzazione orizzontale e verticale degli individui arborei. Tutte queste definizioni implicano una descrizione geometrica dello spazio tridimensionale occupato dalle piante, molto laboriosa e poco praticata. Per tale motivo la descrizione delle strutture forestali è condotta prevalentemente attraverso l'analisi delle distribuzioni di variabili come diametro, altezza ed età (Oliver & Larson 1996).

La descrizione delle strutture, permette l'individuazione di fenomeni di disturbo, che hanno avuto un ruolo determinante nella mediazione delle dinamiche strutturali. I principali processi, coinvolti nella creazione e nel mantenimento dell'eterogeneità delle foreste di climi temperati, sono i disturbi di piccola scala del popolamento (Bormann & Likens 1979, White 1979, Pickett et al. 1989, Payette et al. 1990) che favoriscono la rinnovazione (Grubb 1977, Harper 1977) e modificano le condizioni di crescita delle piante rimanenti (Lorimer & Frelich 1989, Canham et al. 1990). Interpretando le distribuzioni delle classi di età è possibile individuare gruppi coetanei all'interno di popolamenti disetanei la cui presenza è spesso prova di disturbi occorsi in passato (Lorimer 1984). Questi gruppi possono, però, essere indistinguibili in una distribuzione di classi d'età, se vi sono più gruppi disetanei e se le loro età si sovrappongono (Hytteborn et al. 1987, Taylor & Zisheng 1988, Stewart & Rose 1990).

Per superare questi limiti vi è stato un crescente utilizzo delle tecniche di analisi spaziale (Ford 1975, Reed & Burkhart 1985, Stewart 1986, Duncan & Stewart 1991, Szwagrzyk 1992, Mou & Fahey 1993, Frelich & Graumlich 1994, Chen & Bradshaw 1999). Metodologie che trovano applicazione anche nelle zone al limite superiore del bosco dove i *pattern* di distribuzione si ricollegano, spesso, a fenomeni di *feedback* particolarmente significativi, dovuti alle difficili condizioni ambientali (Armand 1992, Noble 1993, Hättenschwiler & Smith 1999, Germino et al. 2002).

A riguardo, va assumendo crescente importanza la disponibilità di aree di monitoraggio permanenti (*Long Term Forest Ecosystem Research*, LTFER) come approccio fondamentale sia per lo studio dei cambiamenti climatici (Beniston & Innes 1998), sia per lo studio dell'evoluzione e delle dinamiche naturali in foreste non attualmente utilizzate, ma dove i disturbi antropici passati sono soppressi o confusi con quelli naturali (Motta et al. 1999, Kräuchi et al. 2000).

Il presente studio è stato condotto su tre aree di

monitoraggio permanenti nelle Dolomiti Ampezzane comprese in un *network* più ampio che coinvolge diverse università italiane e si propone di analizzare le dinamiche e la struttura spaziale della rinnovazione, in relazione anche alla struttura del soprassuolo adulto. Per definire la struttura del soprassuolo adulto si è fatto ricorso all'analisi della distribuzione dei diametri mentre, per la rinnovazione, si sono considerate la distribuzione dei diametri, la struttura cronologica e i parametri bio-morfologici. Queste informazioni sono state poi caratterizzate a livello spaziale attraverso tecniche di analisi della distribuzione spaziale (*Point pattern analysis*) e della struttura (*Surface pattern analysis*). In particolare si è cercato di determinare quali siano i fattori e i disturbi che maggiormente condizionano la dinamica della rinnovazione, l'influenza del soprassuolo adulto e le differenze tra i pattern spaziali delle diverse specie.

Materiali e metodi

Aree di studio

Le tre aree oggetto di studio sono situate nella parte settentrionale della provincia di Belluno, sulle pendici nord - orientali del gruppo dolomitico di Croda da Lago (Coordinate U.T.M. 5153250 N; 278000 E).

La aree sono situate a quote decrescenti: 2200 metri per l'area C1 situata alla *treeline* (Fig. 1), 2100 m per l'area C2 posta ai limiti superiori del bosco (*timberline* - Fig. 2), fino a 1950 m per l'area C3 caratteristica della fascia subalpina (Fig. 3). Le precipitazioni medie annue sono di 1105 mm e la temperatura media annua è di 8.9 °C. I valori sono stati registrati a Cortina d'Ampezzo (1921 - 1999) a una quota di 1275 m s.l.m. a una distanza di circa 6 km dalle aree oggetto di studio. Il substrato, appartenente alla categoria dei substrati carbonatici e al gruppo dei substrati dolomitici (Dolomia principale), da luogo in prevalenza a Rendzina e Rendzina bruni. I popolamenti forestali sono costituiti da larice (*Larix decidua* Miller) e cembro (*Pinus cembra* L.) secondariamente da abete rosso (*Picea abies* Karst.) la cui presenza aumenta solo verso le quote più basse. Le tipologie forestali prevalenti sono quelle del larici - cembreto tipico e del larici cembreto con abete rosso (Del Favero & Lasen 1993).

Rilievi

Ogni area rettangolare occupa una superficie di circa 10000 m², con uno dei lati disposto lungo le curve di livello. Le aree C1 e C3 hanno forma quadrata, l'area C2 forma rettangolare. Tutti gli indivi-

Fig. 1 - Area C1, età e distribuzione spaziale delle specie per rinnovazione e pre-rinnovazione (individui con altezza compresa tra 0.5 e 5 m).

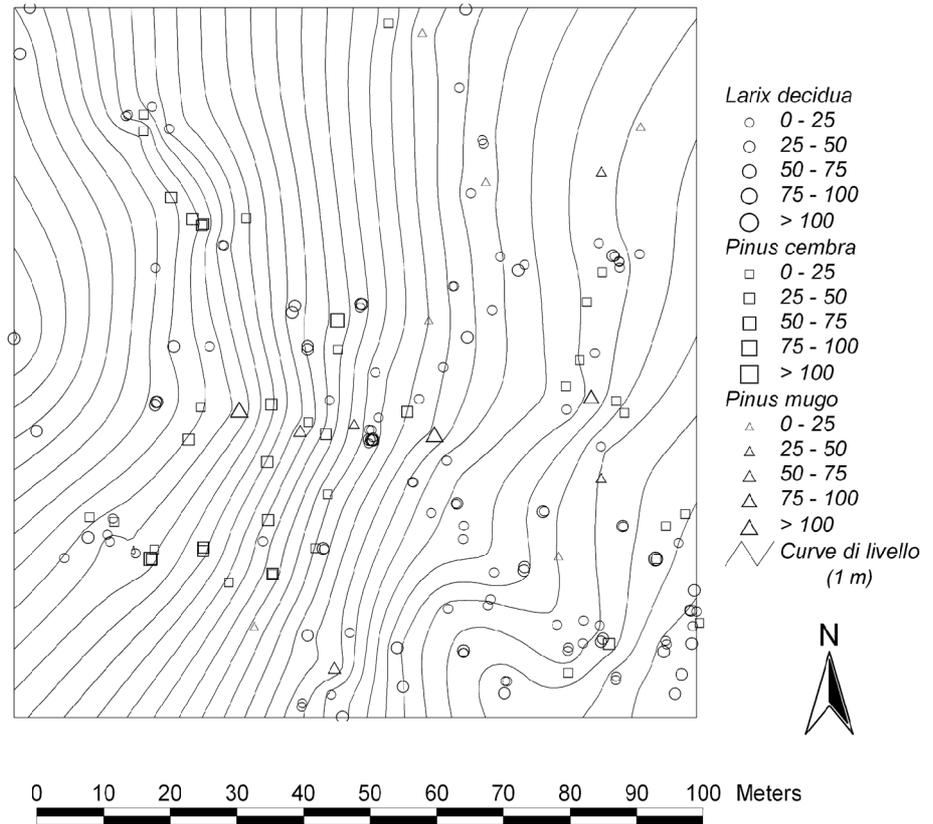


Fig. 2 - Area C2, età e distribuzione spaziale delle specie per rinnovazione e pre-rinnovazione (individui con altezza compresa tra 0.5 e 5 m).

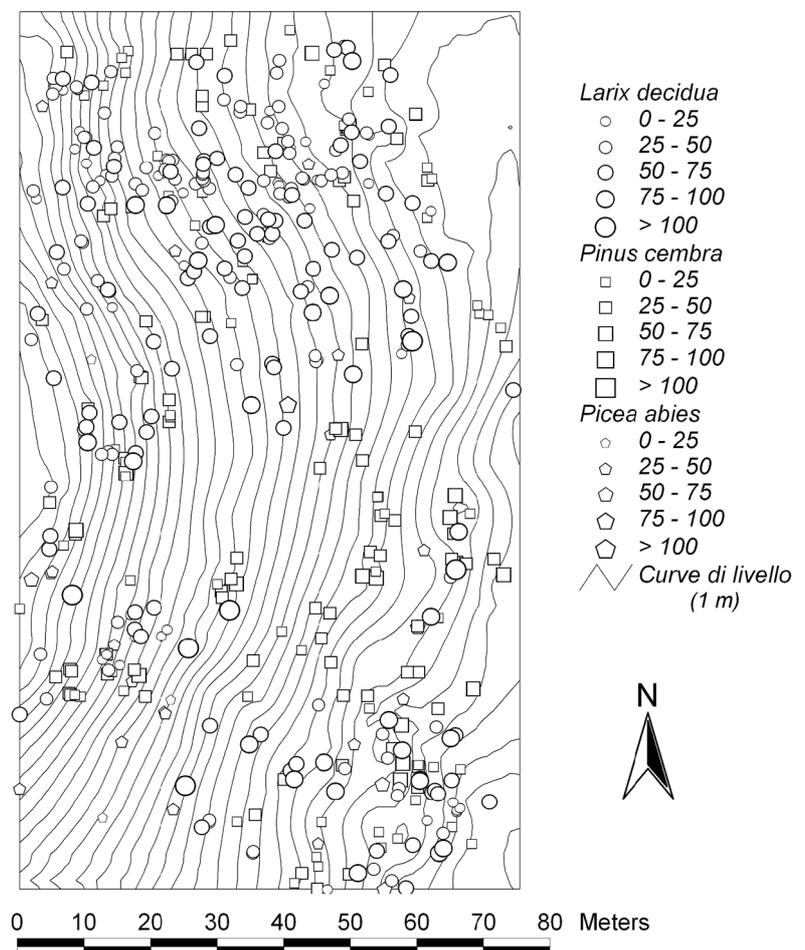
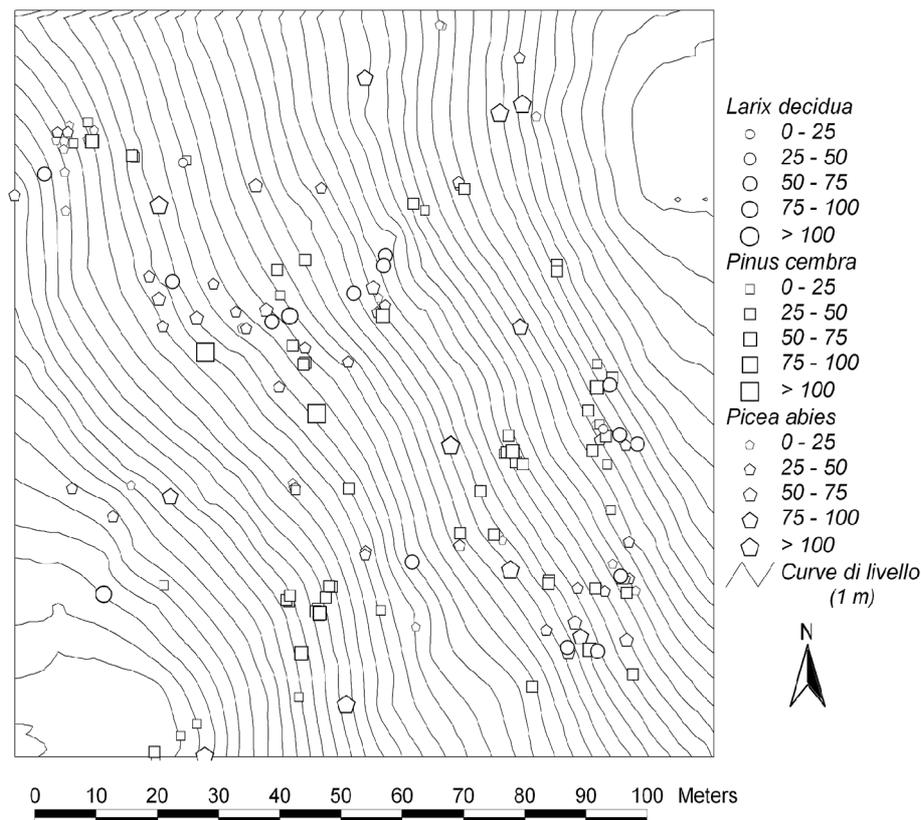


Fig. 3 - Area C3, età e distribuzione spaziale delle specie per rinnovazione e pre-rinnovazione (individui con altezza compresa tra 0.5 e 5 m).



dui arborei con altezza uguale o superiore a 50 cm, sono stati identificati con una targhetta numerata e per ognuno si sono determinate: posizione mediante rilievo topografico eseguito con teodolite elettronico o con misure di distanza rispetto a due punti di coordinate note, specie, diametro a 50 cm di altezza (d_{50}), diametro a 130 cm di altezza (d_{130}), altezza totale, altezza di inserzione della chioma a monte e a valle, proiezioni della chioma sul terreno nelle quattro direzioni, età mediante prelievo di due carote legnose a un'altezza di 50 cm per le piante con d_{50} uguale o maggiore a 4 cm o conteggio del numero di verticilli (quando possibile) lungo l'asse principale della pianta per gli individui con diametro inferiore. Le carote sono state quindi preparate e analizzate in laboratorio con il sistema ottico semi-automatico CCTRMD (Aniol 1987).

Analisi spaziale

Poiché l'oggetto di questo studio è rappresentato principalmente dalla rinnovazione e dalla pre-rinnovazione (individui di piccola taglia ma di età elevata) si precisa che l'analisi spaziale è stata condotta solo su tali categorie, le quali sono state individuate arbitrariamente all'interno di ogni area fissando una soglia di altezza di 5 m, corrispondente a circa 1/3 dell'altezza media delle piante mature.

Funzione K di Ripley

Le principali caratteristiche di una distribuzione di punti possono essere riassunte dalla sua densità che può essere quantificata attraverso la funzione **K** di Ripley (1977):

$$K(d) = \lambda^{-1} E(d)$$

Tab. 1 - Caratteristiche fisiografiche, numero totale di individui arborei per ogni specie censiti nelle tre aree, suddivisi in rinnovazione e pre-rinnovazione ($h < 5$ m) e piante adulte ($h > 5$ m).

Area	Quota m s.l.m	Penden- za (°)	Esposi- zione	Larice		Pino cembro		Abete rosso		Totale piante
				h < 5m	h > 5m	h < 5m	h > 5m	h < 5m	h > 5m	
C1	2210	17	N-E	124	0	64	0	14	0	202
C2	2090	25	N-E	264	232	168	51	28	15	758
C3	1940	18	N-E	17	123	66	76	76	134	492

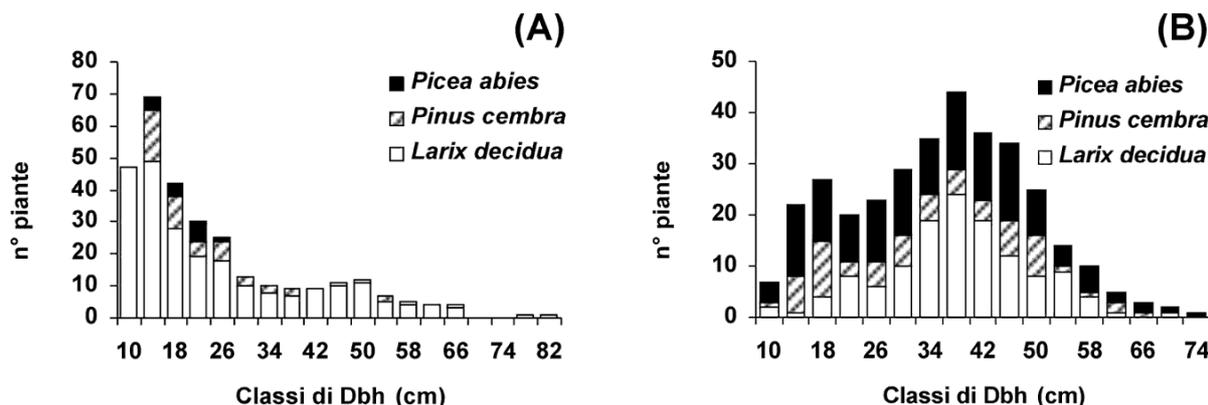


Fig. 4 - Distribuzione dei diametri delle piante adulte: area C2 (A) e area C3 (B).

nella quale $E(d)$ è il numero di eventi atteso all'interno di una distanza d da un evento arbitrario, λ è il numero medio di eventi per area calcolato come n/A , dove n è il numero totale di eventi e A è l'area totale considerata. Il valore atteso di questa grandezza è:

$$E(d) = (n/A) \cdot K(d)$$

dove $K(d)$ rappresenta l'area dei cerchi con raggio d . In condizioni di completa casualità il numero atteso di eventi $E(csr)$ entro la distanza d sarà (Levine 2002):

$$E(csr) = (n/A) \cdot \pi d^2$$

quindi:

$$K(d) = \pi d^2$$

Confrontando questo valore con quello determinato per una particolare distribuzione si può dedurre, per la scala definita dalla distanza d , se gli eventi siano più o meno concentrati di quanto ci si sarebbe potuti aspettare. Il valore di K deve essere confrontato con quello teorico ottenuto in condizioni di completa casualità. A causa della non linearità della relazione, per rappresentare i valori della differenza $K(d) - \pi d^2$ rispetto alla distanza d si è proceduto alla linearizzazione riportando i valori di $L(d)$ rispetto alla distanza:

$$L(d) = d - \frac{\sqrt{K(d)}}{\pi}$$

Valori positivi denotano aggregazione o *clustering* tra gli eventi, valori negativi denotano invece segregazione tra gli eventi stessi. Per verificare la significatività delle differenze calcolate si ricorre a una serie di simulazioni (Lapham et al. 2000) nelle quali il medesimo numero di eventi n viene distribuito ca-

sualmente all'interno della regione R ; per la distribuzione così ottenuta si calcola la statistica $L(d)$, per ciascuna distanza d . Nel presente lavoro si è scelto di operare 1000 reiterazioni che dovrebbero garantire un livello di significatività del 95%. Per tenere conto dell'effetto bordo o "edge effect" si è applicata una correzione basata su una superficie di analisi ridotta e limitata ad una distanza pari alla metà del lato più corto dell'area.

Per considerare le interazioni distributive tra eventi di tipo differente, (ad es. le differenti specie), si è fatto ricorso alla funzione K di Ripley bivariata che rappresenta una generalizzazione della precedente.

Misure locali di autocorrelazione spaziale

Le statistiche per la misura del grado di autocorrelazione spaziale a livello locale consentono di individuare il contributo di ogni evento rispetto al comportamento globale della distribuzione (Anselin 1995, Getis & Ord 1996, Unwin 1996, Fotheringham & Brunson 1999, Fotheringham et al. 2000). In particolare si è fatto ricorso alla statistica *local G** (Getis & Ord 1992, 1996), che fornisce un indice di associazione spaziale di un set di osservazioni che ricadono entro una distanza critica d scelta arbitrariamente (nel presente studio: 2 e 10 m) a partire da ciascun evento della distribuzione in esame:

$$G_i^* = \frac{\sum_j c_{ij}(d) X_j}{\sum_j X_j}$$

dove $c_{ij}(d)$ è un filtro binario di valore 1 se la coppia di piante i e j ricadono nella stessa classe di distanza, 0 negli altri casi. X_j è il valore della variabile oggetto di studio nella localizzazione j .

Valori positivi o negativi e significativi di G_i^* indicano la presenza di aggregazione in corrispondenza

dei valori rispettivamente più alti o più bassi della variabile X (Sokal et al. 1998). Poiché il risultato di tale statistica è associato alle coordinate di ciascun evento la restituzione grafica dei risultati risulta più complessa rispetto alle altre statistiche spaziali. In questo studio si è scelto di presentare i risultati sotto forma di interpolazione dei diversi punti tramite il metodo definito *natural neighbour*.

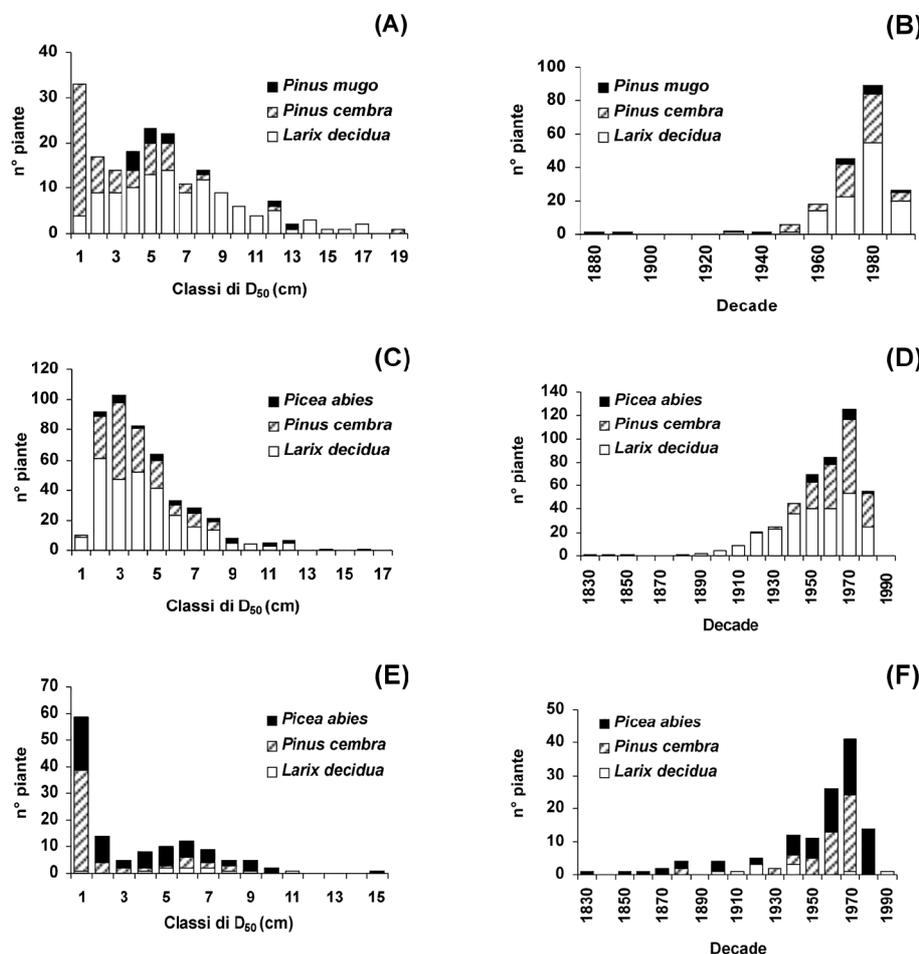
Risultati

Caratteristiche delle cenosi

Nel plot C2 il soprassuolo adulto, ovvero gli individui di altezza superiore a 5 m, è composto da 298 soggetti (Fig. 2). Il larice rappresenta il 78% degli individui e il 78% dell'area basimetrica; il pino cembro il 17% degli individui e il 17% dell'area basimetrica. L'abete rosso costituisce il restante 5% degli individui e il 4% di area basimetrica. La distribuzione diametrica delle piante adulte assume un andamento esponenziale negativo ad indicare una probabile disetaneità (Fig. 4A). Il soprassuolo ha una struttura tendenzialmente biplana, con molti individui di piccole dimensioni e delle tre specie nel piano dominato

e pochi individui di larice e cembro nel piano dominante. La distribuzione di frequenza dei diametri della rinnovazione evidenzia un significativo e progressivo aumento soprattutto del cembro a scapito della quota di presenza del larice (Fig. 5C). Tale fenomeno appare più evidente osservando la struttura cronologica della rinnovazione in cui si possono apprezzare il progressivo aumento numerico del cembro (così come l'abete rosso) negli ultimi 60 anni e la presenza del larice da molto più tempo (Fig. 5D).

Nel plot C3 (Fig. 3) la specie dominante è l'abete rosso con il 40% degli individui e il 40% dell'area basimetrica, il larice raggiunge il 37% di consistenza numerica ed il 41% dell'area basimetrica. Il cembro rappresenta il 20% degli individui e il 18% dell'area basimetrica. La distribuzione dei diametri (Fig. 4B) conferma una struttura monoplana del soprassuolo adulto con copertura delle chiome omogenea. Si distingue comunque una struttura sociale rappresentata da un cospicuo piano dominante, costituito principalmente da larice e abete rosso, e da un piano dominato formato da rinnovazione e pre-rinnovazione nel quale il larice scende all'11% a favore del pino cembro e in misura minore dell'abete rosso. Il larice è



(B) Fig. 5 - Distribuzione dei diametri e delle età della rinnovazione e della pre-rinnovazione per l'area C1 (A) e (B), C2 (C) e (D) e C3 (E) e (F).

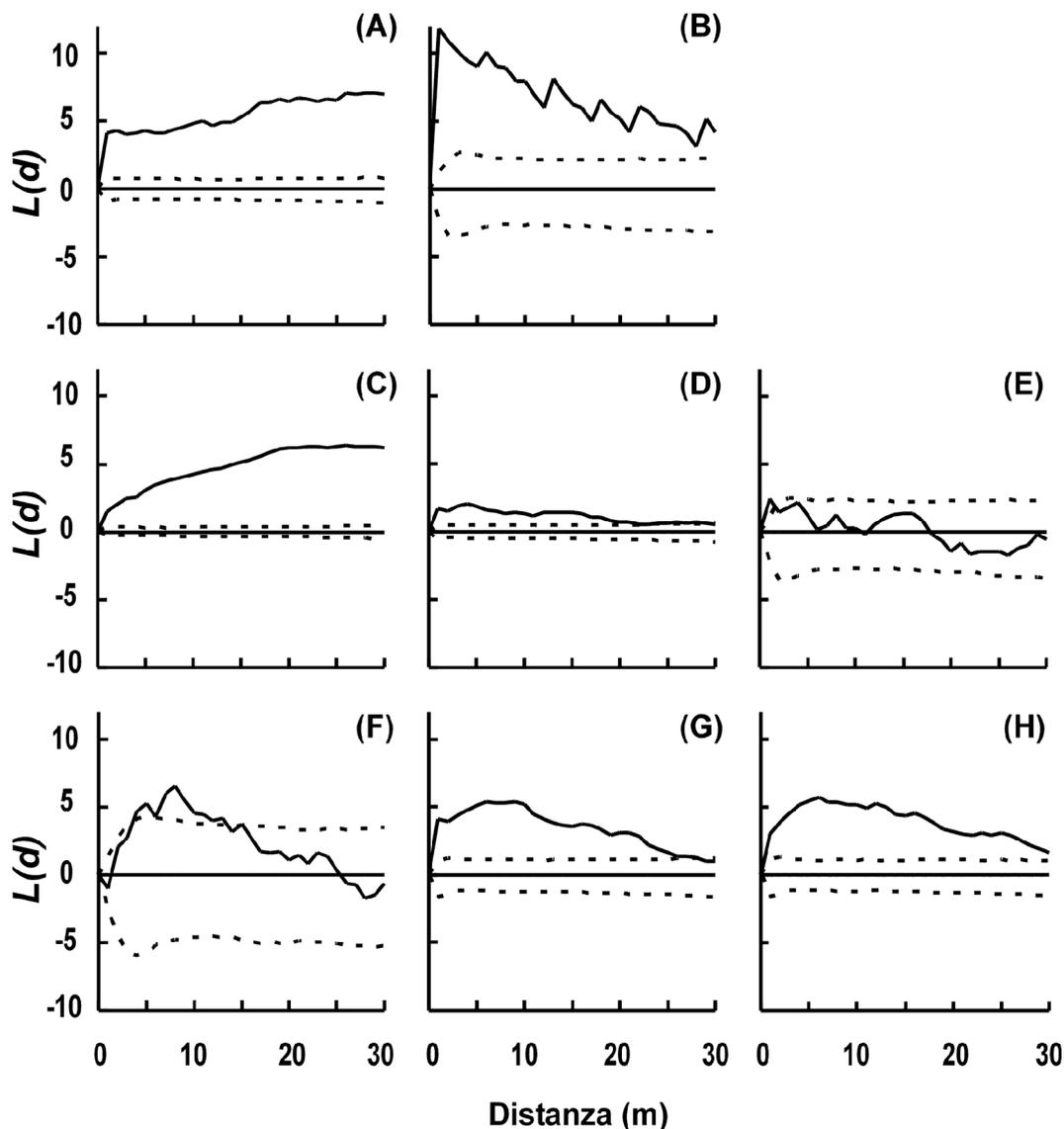


Fig. 6 - Grafici del valore di $L(d)$ in funzione della distanza per la rinnovazione e pre-rinnovazione di: *Larix decidua* area C1 (A), *Pinus cembra* area C1 (B), *Larix decidua* area C2 (C), *Pinus cembra* area C2 (D), *Picea abies* area C2 (E), *Larix decidua* area C3 (F), *Pinus cembra* area C3 (G), *Picea abies* area C3 (H). Le linee tratteggiate rappresentano i limiti di significatività per $p < 0.05$.

scarsamente ma omogeneamente rappresentato in tutti i diametri, mentre abete rosso e cembro sono prevalenti in quelli minori, con un progressivo aumento negli ultimi 50 anni (Fig. 5E). La struttura cronologica è più articolata delle precedenti con alcune classi di età non rappresentate ed evidenzia la diminuzione progressiva del numero di piante di larice negli ultimi 50 anni (Fig. 5F).

Nel plot C1 sono state censite in totale 202 piante (Fig. 1) rappresentate da *Larix decidua* (61%) e in misura più ridotta da *Pinus cembra* (32%) e *Pinus mugo* (7%). La struttura è disetanea a gruppi, tipica di una cenosi di neoformazione molto giovane, caratterizzata dalla colonizzazione iniziale di alcuni individui di

pino mugo e da progressive coorti di larice e di cembro. La densità è relativamente bassa, manca la struttura verticale e la competizione individuale è praticamente assente. Le piante di cembro hanno diametri inferiori rispetto al larice ma le loro distribuzioni in classi di età non sono molto diverse (Fig. 5A, Fig. 5B).

La distribuzione spaziale della rinnovazione

La funzione K di Ripley univariata evidenzia per tutte e tre le specie una elevata tendenza all'aggregazione intraspecifica. Nel larice l'aggregazione mostra valori crescenti all'aumentare della distanza sia nell'area C1 che nell'area C2 (Fig. 6A, Fig. 6C) mentre

nell'area C3 l'aggregazione è limitata alla breve distanza (Fig. 6F).

Per cembro (Fig. 6B, Fig. 6D, Fig. 6G) e picea (Fig. 6E, Fig. 6H) in tutte e tre le aree l'aggregazione diminuisce all'aumentare della distanza con valori più elevati di aggregazione nella breve distanza. A livello interspecifico si nota in tutte e tre le aree attrazione tra rinnovazione di larice e cembro dalla breve alla lunga distanza (Fig. 7A, Fig. 7B, Fig. 7C), ma mai nella brevissima distanza, tra 1 e 4 m. L'abete rosso nell'area C3 mostra un'elevata tendenza all'attrazione con la rinnovazione di larice (Fig. 7D), minore con quella di cembro (Fig. 7E).

L'interazione tra le distribuzioni della rinnovazione e delle piante adulte ha evidenziato nelle aree C2 e C3 una attrazione tra giovani piante di cembro e piante adulte di larice (Fig. 8A, Fig. 8C) mentre la rinnovazione di larice manifesta nell'area C2 e nell'area C3 una evidente repulsione nei riguardi delle piante adulte di cembro (Fig. 8B, Fig. 8D). Nell'area C3 tutte e tre le specie e in particolare l'abete rosso, presentano repulsione nei confronti di piante adulte della stessa specie soprattutto nella breve distanza

(Fig. 8E, Fig. 8F, Fig. 8G).

La struttura spaziale della rinnovazione

La statistica G_i^* di Getis permette di individuare e collocare spazialmente (Fig. 9, 10 e 11) aggregazioni di piante coetanee che presentano età più elevate (zone in colore rosso) ed età più ridotte (zone in colore blu) rispetto all'intorno.

Nell'area C1 i nuclei di aggregazione più consistenti di larice e cembro coincidono e si trovano nella parte Est dell'area. Il *pattern* del larice (Fig. 9B, Fig. 9E) è più articolato e più evidente anche a scale spaziali differenti rispetto a quello del cembro (Fig. 9A, Fig. 9D) inoltre, tendenzialmente costituisce aggregazioni di dimensioni più ampie. L'analisi congiunta delle due specie evidenzia una frequente contiguità tra nuclei di piante di età elevata con aggregazioni di individui più giovani (Fig. 9C, Fig. 9F).

Nell'area C2 il *pattern* aggregativo è molto evidente nel larice alla distanza di 2 m (Fig. 10B) e soprattutto a 10 m (Fig. 10E) con nuclei di piante più giovani nella parte Nord dell'area e di piante di età maggiore nella parte Sud-Est. L'effetto appare molto più sfu-

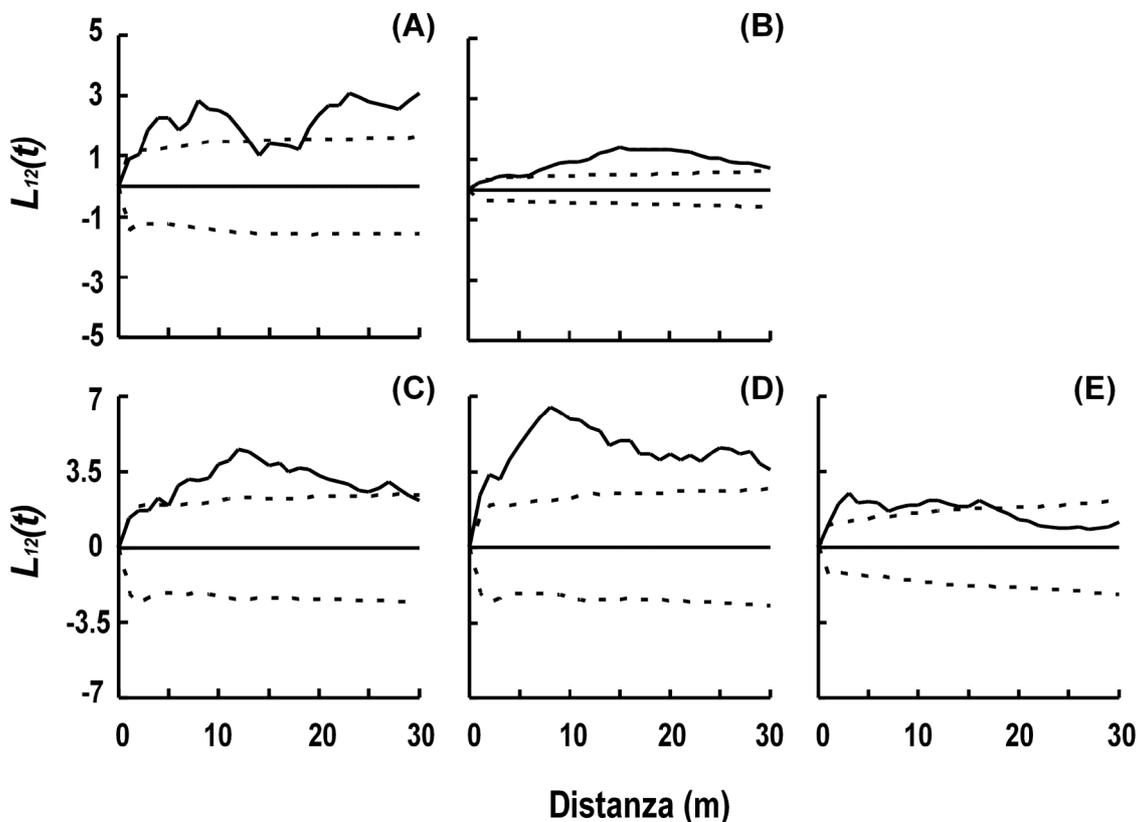


Fig. 7 - Grafici del valore di $L_{12}(t)$ in funzione della distanza rappresentanti le interazioni tra le distribuzioni spaziali della rinnovazione e pre-rinnovazione di: *Larix decidua* e *Pinus cembra* area C1 (A), C2 (B) e C3 (C); *Larix decidua* e *Picea abies* area C3 (D), *Pinus cembra* e *Picea abies* area C3 (E). Le linee tratteggiate rappresentano i limiti di significatività per $p < 0.05$.

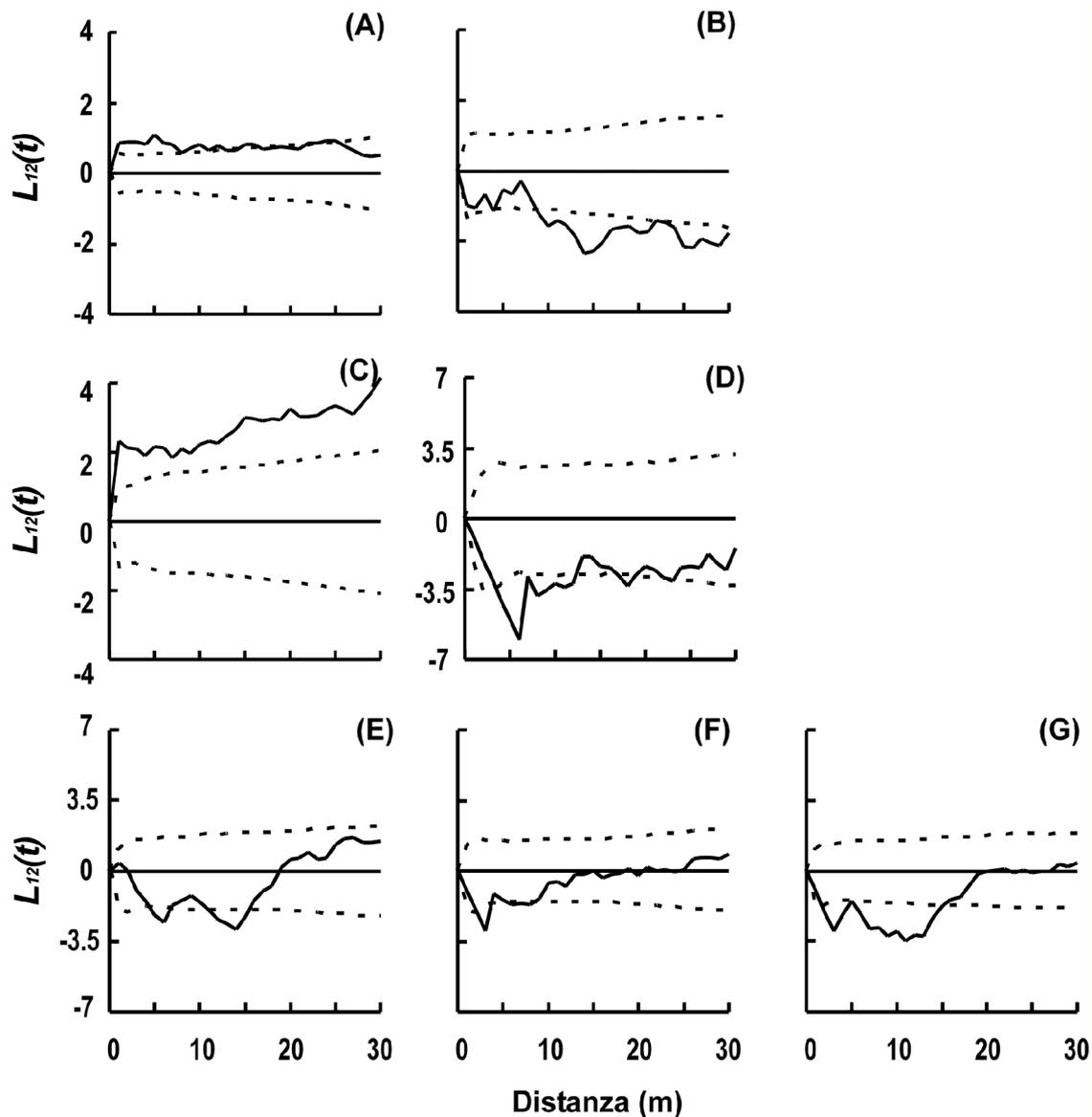


Fig. 8 - Grafici del valore di $L_{12}(d)$ in funzione della distanza rappresentanti le interazioni tra le distribuzioni spaziali rispettivamente delle piante giovani e rinnovazione e individui adulti di: *Pinus cembra* e *Larix decidua* area C2 (A), *Larix decidua* e *Pinus cembra* area C2 (B), *Pinus cembra* e *Larix decidua* area C3 (C), *Larix decidua* e *Pinus cembra* area C3 (D), *Larix decidua* e *Larix decidua* area C3 (E), *Pinus cembra* e *Pinus cembra* area C3 (F), *Picea abies* e *Picea abies* area C3 (G).

mato e limitato nel cembro (Fig. 10A, Fig. 10D). Nell'analisi delle due specie associate (Fig. 10C, Fig. 10F) la presenza distribuita di aree non evidenziate per entrambe le specie indica una significativa tendenza aggregativa di distinti nuclei di rinnovazione di età diverse, ma misti e coetanei al loro interno, in particolare nella breve distanza.

Nell'area C3 si osserva, soprattutto, un nucleo di rinnovazione coetanea di abete rosso nei due livelli di scala, (Fig. 11B, Fig. 11E) e di cembro solo a 10 m (Fig. 11A, Fig. 11D) collocati entrambi nella parte centrale dell'area L'analisi congiunta delle due spe-

cie (Fig. 11C, Fig. 11F) per la distanza di 10 m sottolinea, attraverso l'aumento dei valori di significatività delle aggregazioni nella parte N e NE, la presenza di aggregazioni miste e coetanee ma cronologicamente separate.

Discussione

Caratteristiche dei popolamenti

Tutte e tre le cenosi forestali in esame convergono tipologicamente verso il larici-cembreto sebbene si differenzino per struttura cronologica.

Nell'area C1 il larici-cembreto tipico si trova nella fase iniziale di ricolonizzazione, costituito prevalentemente da individui giovani fra i quali il larice è la specie più abbondante, con frequenza doppia rispetto al pino cembro. Sebbene il cembro, grazie alla capacità di disseminazione della nocciolaia, generalmente abbia una migliore attitudine ricolonizzativa in ambienti di alta quota, in questo caso la scarsa densità e la discontinuità della copertura erbaceo-arbustiva fanno sì che quest'ultima non rappresenti un fattore limitante per i giovani semenzali di larice. A parità di età, inoltre, le piante di larice mostrano dimensioni maggiori rispetto al cembro. Il larice, infatti, pur essendo meno resistente al gelo e al disseccamento, è comunque in grado di crescere in condizioni estreme (Tranquillini 1979, Schönenberger 2001) e non è, contrariamente a quanto avviene per il cembro, soggetto ad attacchi di micopatogeni in occasione di prolungata copertura nevosa (Holtmeier 1995) che risulta essere il principale fattore limitante la sopravvivenza dei giovani cembri in zona subalpina. Nei siti dove la neve scompare dopo il 10 giugno non vi è possibilità di sopravvivenza, il larice invece risulta molto più tollerante nei confronti del perdu-

rare della coltre nevosa, il suo tasso di sopravvivenza si è dimostrato doppio rispetto a quello di cembro e mugò (Schoenenberger et al. 1995). Da studi analoghi, le muffe della neve *Phacidium infestans* e *Ascoclix abietina* sono risultate la causa di più del 60% della mortalità delle giovani piante di cembro (Senn et al. 1994).

La distribuzione delle classi cronologiche presenta in entrambe le specie un andamento tipicamente disetaneo. L'avvio della ricolonizzazione da parte di cembro e larice risale a 50 - 60 anni fa, probabilmente determinata da un significativo cambiamento nell'uso del suolo quale la cessazione del pascolo ovino.

Nell'area di *timberline* (C2) l'assetto strutturale del soprassuolo adulto e della rinnovazione indicherebbe anche qui la presenza del tipo forestale del larici-cembreto tipico, caratterizzato dalla contemporanea presenza di più coorti cronologicamente differenziate (De Mas & Piutti 1994).

La chiara dominanza del larice, associata però alla significativa riduzione tra le generazioni più giovani soprattutto a favore del cembro, sono chiari indizi dell'attuale fase successionale nella quale comincia ad evidenziarsi una certa competizione tra rinnova-

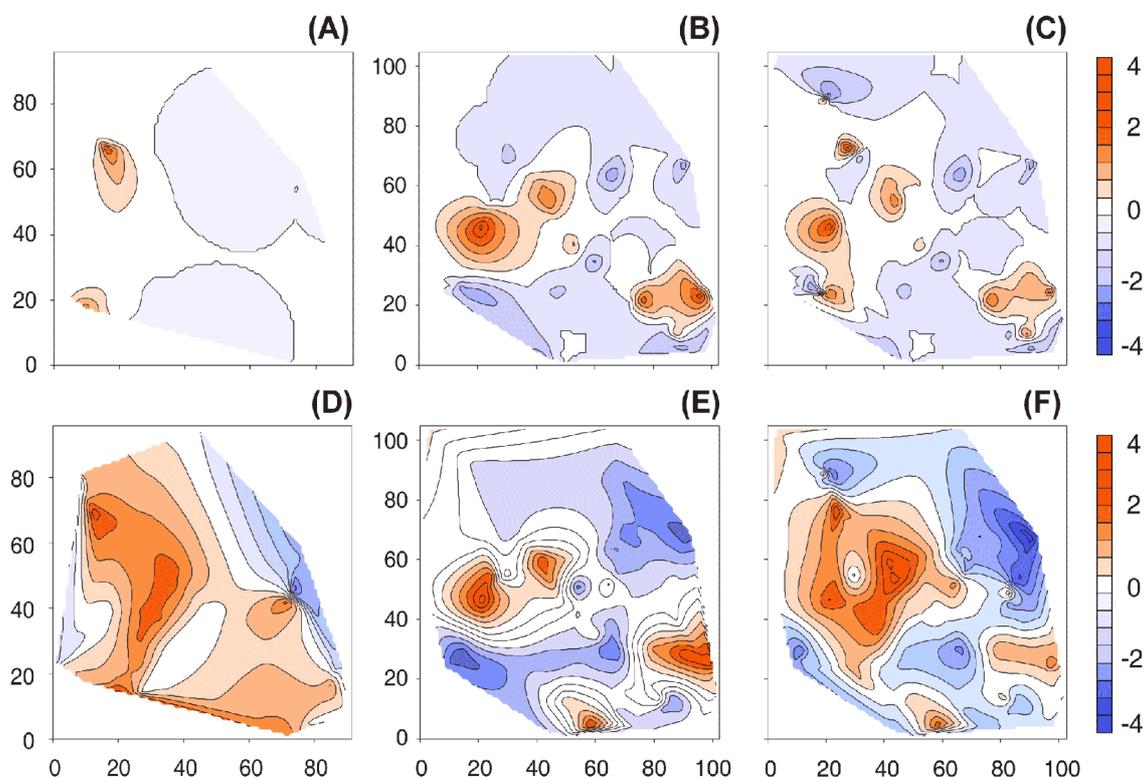


Fig. 9 - Area C1: interpolazione sul piano orizzontale degli eventi con eguale valore di $z-G_i^*$ per l'età alla distanza di 2 m per *Pinus cembra* (A), *Larix decidua* (B) e per entrambe le specie (C); alla distanza di 10 m per *Pinus cembra* (D), per *Larix decidua* (E), e per entrambe le specie (F). Le scale di gradazione indicano il valore di significatività.

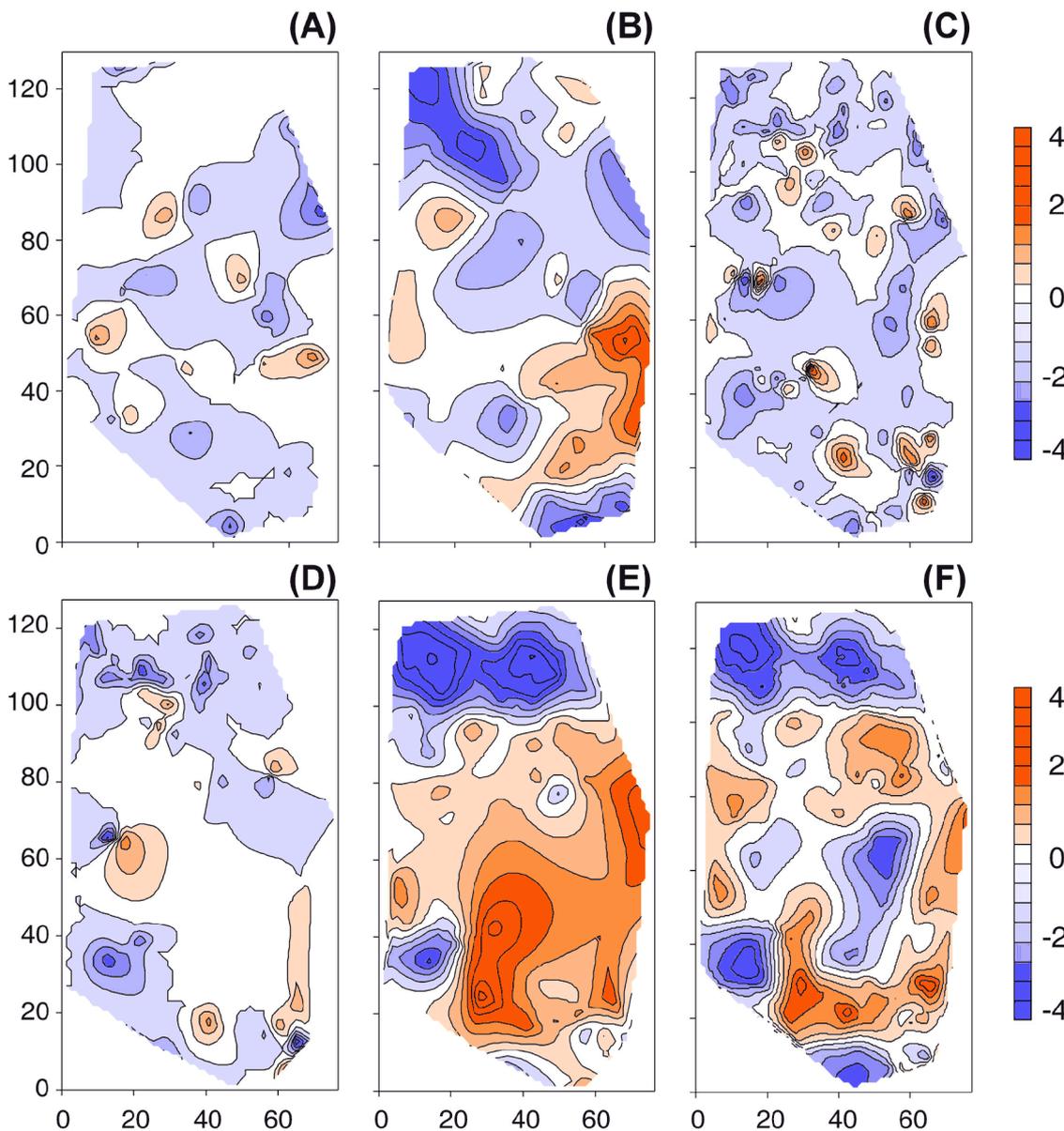


Fig. 10 - Area C2: interpolazione sul piano orizzontale degli eventi con eguale valore di $z-G_i^*$ per l'età alla distanza di 2 m per *Pinus cembra* (A), per *Larix decidua* (B) e per entrambe le specie (C); alla distanza di 10 m per *Pinus cembra* (D), per *Larix decidua* (E), e per entrambe le specie (F). Le scale di gradazione indicano il valore di significatività.

zione di larice e pino cembro. Quest'ultimo attualmente si troverebbe favorito per la maggiore tolleranza all'ombra e per il maggiore successo germinativo dovuto alla nocciolaia e ai suoi nascondigli che assicurano ai semi condizioni di sviluppo ideali. Il soprassuolo adulto, infatti, per quanto non eccessivamente denso, ha comunque una copertura sufficiente per interferire sulla disponibilità di radiazione luminosa e sulla dispersione del seme di larice da parte del vento, limitandone la possibilità di ecesi (Holtmeier 1995).

Questa tendenza è confermata dalla distribuzione

delle classi di età nella quale si può osservare come la rinnovazione di larice sia costituita da numerosi individui in classi di età superiori ai 60 anni, mentre nel pino cembro e nell'abete rosso solo pochi individui superano questa soglia. Il loro ingresso nel popolamento è quindi più recente rispetto a quello del larice e da riferire principalmente alla riduzione delle utilizzazioni che ha interessato gran parte dei boschi di alta quota a partire dal secolo scorso. Tuttavia, questi risultati vanno interpretati con prudenza perché, se in linea di tendenza il cembro è specie propria di fasi successionali più evolute rispetto al lari-

ce, in pratica le dinamiche sono così lente da consentire lunghe fasi di mescolanza, mentre la complessa micromorfologia del terreno ed eventuali disturbi, estremamente frequenti in queste stazioni di limite, possono determinare occasioni contemporanee di insediamento per entrambe le specie. E' interessante notare come l'abete rosso, pur rappresentando solo il 6% della pre-rinnovazione e della rinnovazione, sia la specie con le più elevate dimensioni medie, confermando quindi le note caratteristiche di specie plastica che, adattandosi alla micromorfologia dell'area, esprime al meglio le sue potenzialità nelle situazioni favorevoli, mentre, in condizioni avverse, riesce a mantenersi vitale ma con caratteristiche di più basso profilo (Antos & Parish 2002).

Nell'area C3 il popolamento è un larici-cembreto con abete rosso. Quest'ultima specie può, infatti, partecipare in misura maggiore e localmente anche prevalere nelle aree non più di limite, dove l'attività alpicolturale è cessata da lungo tempo e il processo di ricolonizzazione è avvenuto più velocemente (Filippello et al. 1980). La notevole differenza tra soprassuolo adulto (che vede predominare larice e abete

rosso) e rinnovazione (nella quale, invece, prevalgono abete rosso e cembro), indica che il processo evolutivo è già avanzato: sotto il larice si insediano cembro e abete rosso che sono meno fotoinibiti dal piano dominante.

La distribuzione per classi d'età della rinnovazione mostra un progressivo aumento di cembro e abete rosso a partire dalla fine dagli anni 40. Considerando che ancora oggi questa area è interessata dalla pratica dell'alpeggio si può supporre che agli inizi del 900, quando la consistenza del patrimonio zootecnico in Val Federa era molto più elevata, la pressione di tale attività dovesse essere estremamente forte mentre, con la fine della seconda guerra mondiale, i mutamenti nella struttura socio-economica e la fortissima contrazione delle attività agricole, hanno avuto come diretta conseguenza un progressivo ingresso di rinnovazione, in particolare quella di specie più tolleranti l'ombreggiamento come abete rosso e pino cembro (Lorimer 1983, Kobe et al. 1995). Tuttavia è da notare la presenza dell'abete rosso in tutte le classi cronologiche (fino al 1830) ovvero di pre-rinnovazione sicuramente incentivata dagli interven-

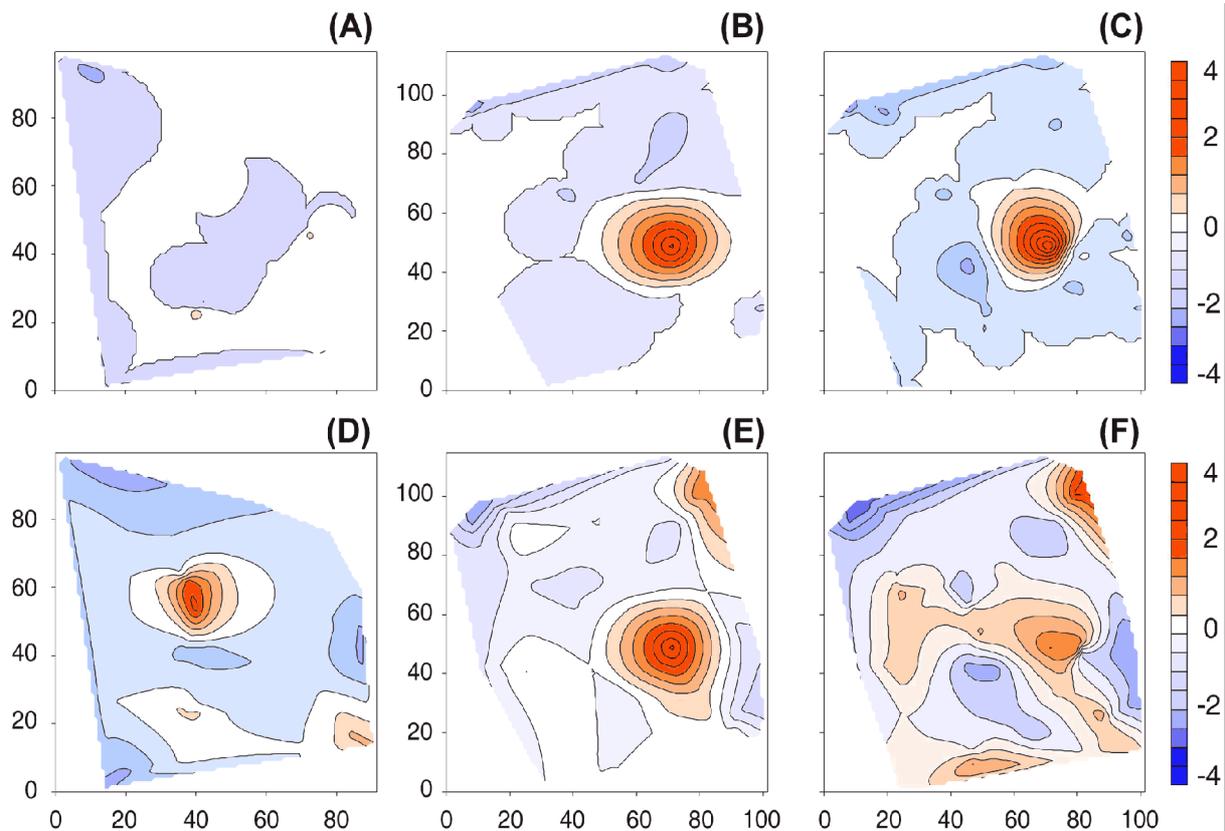


Fig. 11 - Area C3: interpolazione sul piano orizzontale degli eventi con eguale valore di $z-G_i^*$ per l'età alla distanza di 2 m per *Pinus cembra* (A), per *Picea abies* (B) e per entrambe le specie (C); alla distanza di 10 m per *Pinus cembra* (D), per *Picea abies* (E), e per entrambe le specie (F). Le scale di gradazione indicano il valore di significatività.

ti selvicolturali finalizzati a mantenere una struttura coetanea (ma nella quale sono diminuiti nel tempo i tagli intercalari) mentre il cembro pur essendo prevalente nei diametri minori non sembra rinnovarsi negli ultimi 20 anni ad indicare una condizione di possibile sofferenza in cenosi con copertura saturata come quella in C3.

La distribuzione spaziale della rinnovazione

Larice e cembro mostrano *pattern* spaziali con generale tendenza all'aggregazione, la quale nella lunga distanza può essere interpretata come il risultato di un processo di ricolonizzazione dell'area. (Goreaud et al. 1997, Didier 2001). Diverso è invece il fenomeno nelle brevi distanze: nel cembro sembra essere determinante l'azione di disseminazione della nocciolaia (Contini & Lavarello 1982, Crocq 1990, Mattes 1994) con la conseguente formazione di "cespi" (Del Favero et al. 1985) in corrispondenza dei nascondigli di semi dimenticati dal corvide (Camaret et al. 1998). L'andamento a denti di sega della funzione *K* di Ripley osservato in individui di cembro è interpretabile come una presenza di questi nuclei di individui ad intervalli più o meno regolari (4 - 6 m). Con l'aumentare dell'età la distanza di aggregazione e l'aggregazione stessa si riducono in relazione, probabilmente, a fenomeni di competizione tra gli individui del cespo.

Nel larice, invece, l'aggregazione nella breve distanza sarebbe da associare, nelle aree C1 e C2, alla variabilità dei micrositi che rappresenta un importante fattore per la rinnovazione della specie (Oswald & Neuenschwander 1993). Lievi irregolarità nella superficie possono determinare notevoli differenze, così che nicchie favorevoli e sfavorevoli possono trovarsi anche molto ravvicinate (Schoenenberger et al. 1995). Nell'area C3 la minore significatività nella distribuzione probabilmente dipende della forte pressione selettiva esercitata dal piano dominante e dalla componente erbacea.

L'elevata aggregazione intraspecifica per cembro e abete rosso, molto accentuata per la breve distanza, produce un *pattern* molto simile che deriva peraltro da condizioni diverse. Mentre il cembro è ancora condizionato dall'attività della nocciolaia (Contini & Lavarello 1982, Crocq 1990, Mattes 1994), il novellame di abete rosso ha una distribuzione più diffusa o a piccoli gruppi localizzati in microambienti favorevoli (massi, dossi, ceppaie sradicate, ecc.). A questo "nurse log effect" si attribuisce la riduzione della competizione con la vegetazione erbacea e la maggiore disponibilità idrica e di calore (Piussi 1979, Harmon

& Franklin 1989, Hofgaard 1993, Del Favero 2002).

Larice e cembro mostrano aggregazione reciproca dalla breve alla lunga distanza, tuttavia, nella brevissima distanza (fino a 2 m) il fenomeno aggregativo diventa di natura intraspecifica. Ne consegue una struttura a "cespi" in cui convivono piccoli nuclei contigui delle due specie. Questi nuclei plurispecifici rappresentano una delle forme più evolute di ricolonizzazione dei pascoli alpini. Essi costituiscono dei microsistemi isolati caratterizzati al loro interno da una sorta di rapporto simbiotico tra gli elementi costituenti che conferiscono al cespo notevoli capacità di resistenza a perturbazioni di natura fisica e meccanica (Mlinsek 1975). L'aggregazione tra larice e cembro può comunque derivare da diverse condizioni: in fase di disseminazione, la presenza di semenzali già insediati di larice può costituire elemento preferenziale per il deposito dei semi di cembro da parte della nocciolaia. Inoltre non è da trascurare l'effetto di ombreggiamento, che consente di garantire limitatamente alla loro area d'insidenza condizioni microclimatiche più favorevoli per il cembro anche nelle zone più calde (Oswald & Neuenschwander 1993).

Nelle aree C2 e C3 l'assenza di aggregazione tra rinnovazione di cembro e larice nella brevissima distanza deve essere interpretata unitamente alla tendenza aggregativa tra rinnovazione di cembro e piante adulte di larice. Questo fenomeno è spesso favorito dalla elevata copertura erbacea presente al di sotto delle chiome di larice che impedisce ai suoi semi leggeri di raggiungere il suolo minerale. I semi di cembro, invece, non hanno questo problema poiché la nocciolaia predilige, come nascondigli, anche la parte basale dei fusti e le cavità formate dalle radici (Motta & Dotta 1994, Tomback 1994). La rinnovazione di larice dunque si aggrega con quella di cembro, ma non riesce a condividere le condizioni di ombreggiamento sotto le quali si rinnova quest'ultimo, tollerate invece dall'abete rosso come dimostra l'attrazione per la breve distanze con la rinnovazione di cembro.

Più interessante è in questo caso la forte repulsione intraspecifica nella breve distanza tra la rinnovazione e piante adulte, comune a tutte e tre le specie ma particolarmente accentuata per l'abete rosso, il quale mostra repulsione, fino a 14 m di distanza, dalle piante madri. Tale risultato rappresenta la conferma oggettiva delle esigenze di luce e calore della rinnovazione (Brang 1998, Motta & Edouard 2005) che, evitando le aree a copertura regolare, preferisce le piccole radure (Piussi & Zanzi Sulli 1972, Del Favero 2002). Va comunque ricordato che i micrositi favore-

voli per l'affermazione dei semenzali non sono identici a quelli favorevoli per il loro accrescimento (Brang 1998).

Le strutture spaziali simili della rinnovazione di larice e cembro nelle aree C1 e C2 evidenziano l'ingresso delle due specie avvenuto in modo sincrono e più o meno negli stessi siti a conferma di quanto indicato dai pattern aggregativi interspecifici della rinnovazione. Tuttavia la maggiore disomogeneità nella struttura spaziale del larice implica una migliore capacità di questa specie a sfruttare le occasioni favorevoli per l'insediamento con ingressi successivi in zone diverse, a differenza del pino cembro che sembra prediligere nel tempo siti più omotipici. Nonostante i gruppi coetanei di larice siano caratterizzati da dimensioni maggiori e densità più elevata, la rinnovazione di entrambe le specie è comunque legata a particolari micrositi che sono meno numerosi nell'area C1 a causa dell'altitudine e delle condizioni più estreme rispetto all'area C2. Di conseguenza alla *treeline* la struttura spaziale appare più semplificata rispetto alla *timberline* dove il livello di complessità risulta molto maggiore, con un continuo alternarsi di piccoli gruppi coetanei. L'analisi della struttura spaziale sembra quindi indicare che la cenosi in C2 è in fase evolutiva e caratterizzata da una struttura complessa in cui prevalgono processi di rinnovazione localizzati determinati dallo schianto di pochi individui adulti (Carrer & Urbinati 2001).

Nel larice i gruppi coetanei di rinnovazione con età maggiore si concentrano nei siti più esposti e caldi dell'area C1 e nelle zone a maggiore copertura dell'area C2. I gruppi coetanei di rinnovazione più giovane si situano, invece, con una bassa densità nelle zone di impluvio dell'area C1 e, con densità molto più elevata, nelle zone con copertura minore dell'area C2 nella quale la presenza cospicua e concentrata di larice è il risultato di una importante ma localizzata perturbazione che ha interessato il settore Nord dell'area.

La struttura spaziale della rinnovazione di pino cembro nell'area C1 e nella C2 conferma in parte i *pattern* spaziali osservati ed evidenzia che i gruppi coetanei si concentrano nei settori a scioglimento anticipato (primaverile) della neve, che costituisce un fattore estremamente limitante per la specie. L'autocorrelazione più elevata nell'area C1 è da collegare al beneficio che la rinnovazione di cembro trarrebbe nel mantenere a lungo la struttura di cespo aumentando la capacità del collettivo di difendersi dalle difficili condizioni dell'alta quota. Nell'area C2, invece, la presenza di un cospicuo piano dominante accentue-

rebbe la competizione all'interno del cespo ed il conseguente diradamento e deperimento della struttura stessa.

Nell'area C3 la struttura spaziale dell'abete rosso è dominata da dinamiche legate all'apertura di buche nelle quali la rinnovazione si caratterizza con sciami coetanei ad elevata densità, come conferma l'ingresso recente di rinnovazione lungo l'apertura stretta e lineare nella parte Nord dell'area dovuta ad uno schianto. Il cluster di rinnovazione più datato ed esteso presente al centro dell'area ed individuabile a diversi livelli di distanza critica indica che la densità all'interno del gruppo è elevata.

Il cembro mostra una struttura spaziale molto simile a quella dell'abete rosso, sia per le posizioni occupate che per l'età dei gruppi di rinnovazione. E' molto probabile che le buche, forse per la presenza di materiale legnoso in decomposizione o ceppaie, rappresentino siti ideali anche per il cembro, confermando l'ipotesi di coincidenza tra i micrositi di rinnovazione per queste due specie emersa dall'analisi dei *pattern* spaziali. L'assenza di autocorrelazione spaziale positiva per la breve distanza nel caso del cembro suggerisce una prevalenza di piante singole rispetto ai cespi. In questo caso si assisterebbe ad un'evoluzione ancora più rapida dei piccoli nuclei di rinnovazione con un'elevata mortalità attribuibile a diversi fattori che comprendono età, competizione con vegetazione erbacea e rinnovazione di abete rosso e, in particolar modo, danni da ungulati, particolarmente importanti per questa specie.

Conclusioni

I risultati di questa analisi confermano che i *pattern* spaziali della rinnovazione sono strettamente legati alle condizioni ambientali che ne hanno determinato l'insediamento e l'ecesi. Ad un livello di scala fine assumono grande importanza i micrositi di rinnovazione nei quali più specie e più generazioni, trovando condizioni favorevoli o meno limitanti rispetto all'intorno, danno origine a piccoli gruppi eterogenei per specie e per età. Ad un livello di dettaglio inferiore sono favorite le specie che presentano caratteristiche ecologiche più idonee alle condizioni stazionali ed allo stadio successionale del popolamento. In questo caso si individuano generalmente gruppi di dimensioni consistenti, omogenei per specie e per età. Incrociando i risultati emersi da questi due ambiti è possibile ipotizzare che la rinnovazione, in un primo tempo, tende ad invadere siti dove le condizioni sono diffusamente più favorevoli, ed in un secondo tempo, e con densità minore, anche zone

meno adatte ma sempre caratterizzate da alcuni micro-siti idonei. Fondamentale è il legame tra rinnovazione e popolamento adulto: la struttura spaziale del soprassuolo adulto condiziona quella della rinnovazione, la quale a sua volta fornisce indicazioni sulla struttura spaziale della cenosi in divenire. Le informazioni ottenute dallo studio della struttura spaziale, integrate con quelle della struttura cronologica, si dimostrano quindi importanti nell'analisi dei dinamismi evolutivi delle cenosi forestali. I *pattern* distributivi informano sui processi che li hanno generati e contribuiscono a delineare traiettorie evolutive del popolamento forestale nel suo complesso.

Bibliografia

- Aniol RW (1987). A new device for computer assisted measurement of tree-ring widths. *Dendrochronologia* 5: 135-141.
- Anselin L (1995). Local indicators of spatial association - LISA. *Geographical Analysis* 27: 93-115.
- Antos JA, Parish R (2002). Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Canadian Journal of Research* 32: 1935-1946.
- Armand AD (1992). Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. In: *Landscape boundaries* (Hansen AJ, Castri F eds), Vol. 92, Springer-Verlag, NY, pp. 360-378.
- Beniston M, Innes JL (1998). Impacts of climatic variability and extreme on forests: synthesis. In: *The impacts of climate variability on forests* (Beniston M, Innes JL eds), Springer Verlag, Berlin, pp. 309-318.
- Bormann FH, Likens GE (1979). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York, pp. 253.
- Brang P (1998). Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian Journal of Research* 28: 626-639.
- Camaret S, Guerin B, Leclerc D (1998). Impact of nutcracker (*Nucifraga caryocatactes* L.) on the spatial distribution of Swiss Stone Pine (*Pinus cembra* L.) regeneration. *Bulletin de la Societe Zoologique de France* 123: 383-392.
- Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Research* 20: 620-631.
- Carrer M, Urbinati C (2001). Spatial analysis of structural and tree-ring related parameters in a timberline forest in the Italian Alps. *Journal of Vegetation Science* 12: 643-652.
- Chen J, Bradshaw GA (1999). Structure in space: a case study of an old-growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management* 120: 219-233.
- Contini L, Lavarello Y (1982). Le pin cembro (*Pinus cembra* L.): végétation, écologie, sylviculture et production. Inra, Paris.
- Crocq C (1990). Le Casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*). Lechevalier-R. Chabaud, France.
- De Mas G, Piutti E (1994). Structure of Swiss stone pine in northeastern Italy. *Proceedings-International Workshop on subalpine pines and their environment: the status of our knowledge*. USDA Forest Service, Odgen, Utah, General Technical Report, INT-GTR-309: 226-239.
- Del Favero R, Lasen C (1993). La vegetazione forestale del Veneto. Libreria Progetto, Padova.
- Del Favero R (2002). I tipi forestali della Lombardia. Regione Lombardia, Cierre Ed., Caselle di Sommacampagna, VR, Italy.
- Del Favero R, De Mas G, Lasen C, Paiero P (1985). Il pino cembro nel Veneto. Regione Veneto, Assessorato Agricoltura e Foreste, Dipartimento Foreste, Spinea, VE, Italy.
- Didier L (2001). Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Ecology and Management* 145: 62-77.
- Duncan RP, Stewart GH (1991). The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Canadian Journal of Research* 21: 1703-1710.
- Filipello S, Sartori F, Vittadini M (1980). Le associazioni del Cembro nel versante meridionale dell'arco alpino. 2. La vegetazione: aspetti forestali. *Atti Istituto di Botanica e Laboratorio Crittogamico dell'Università di Pavia* 6 (14): 1-46.
- Ford ED (1975). Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *The Journal of Ecology* 63: 311-333.
- Fotheringham AS, Brunsdon C, Charlton M (2000). *Quantitative Geography: Perspectives on Spatial Data Analysis*. Sage Publications, Thousand Oaks, CA, USA.
- Fotheringham AS, Brunsdon C (1999). Local forms of spatial analysis. *Geographical Analysis* 31: 340-358.
- Franklin JF, Cromack Jr K, Denison W, McKee A, Maser C, Sedell J, Swanson F, Juday G (1981). Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. *USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-118* 48.
- Frelich LE, Graumlich LJ (1994). Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Research* 24: 1939-1947.
- Germino MJ, Smith WK, Resor AC (2002). Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- Getis A, Ord JK (1992). The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geographical Analysis* 24: 189-206.
- Getis A, Ord JK (1996). Local spatial statistics: an overview. In: *"Spatial Analysis: Modelling in a GIS Environ-*

- ment" (Longley P, Batty M eds). John Wiley & Sons, New York, pp. 261-277.
- Goreaud F, Courbaud B, Collinet F (1997). Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics: a few examples. Proceedings of the IUFRO workshop, Empirical and process based models for forest tree and stand growth simulation: 20-26.
- Grassi G, Minotta G, Tonon G, Bagnaresi U (2004). Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. Canadian Journal of Research 34: 141-149.
- Gray AN, Spies TA (1998). Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. Ecology 79: 2571-2571.
- Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charron I, Simard MJ (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Canadian Journal of Research 29: 824-839.
- Grubb PJ (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Reviews 52:107-145
- Harmon ME, Franklin JF (1989). Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48-59.
- Harper JL (1977). Population Biology of Plants. Academic Press, Oxford, UK.
- Hättenschwiler S, Smith KS (1999). Seedling occurrence in alpine treeline conifers: a case study from the Central Rocky Mountains, USA. Acta Oecologica 20: 219-224.
- Hofgaard A (1993). Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 4: 601-608.
- Holtmeier FK (1995). European larch in middle Europe with special reference to the central alps. Ecology and Management of *Larix* Forests: A Look Ahead. General Technical Report, GTR-INT-319. USDA Forest Serv., Intermountain Research Station: 41-49.
- Hytteborn H, Packham JR, Verwujst T (1987). Tree population dynamics stand structure and species composition in the montane virgin of Vallibacken, northern Sweden. Vegetatio 72: 3-19.
- Kimmins JP (1987). Forest ecology. Macmillan Publ. Comp., New York, USA.
- Kobe RK, Pacala SW, Silander JA Jr, Canham CD (1995). Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications 5: 517-532.
- Kozłowski TT (2002). Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. Ecology and Management 158: 195-221.
- Kräuchi N, Brang P, Schönenberg W (2000). Forests of mountainous regions: gap in knowledge and research needs. Ecology and Management 132: 73-82.
- Lapham KA, Bailey CG, Wiles GC, Calkin PE, Post A (2000). A thousand year history of glacial change from Columbia Glacier, Alaska. In: Geological Society of America, North-Central Section, 35th annual meeting (Anonymous eds). Geological Society of America (GSA).
- Levine N (2002). CrimeStat: A Spatial Statistics Program for the Analysis of Crime Incident Locations (v 2.0). Ned Levine & Associates, Houston, TX, and the National Institute of Justice, Washington, DC.
- Lorimer CG (1983). A test of the accuracy of shade-tolerance classifications based on physiognomic and reproductive traits. Canadian Journal of Botany 61: 1595-1598.
- Lorimer CG (1984). Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. Canadian Journal of Research 15: 200-213.
- Lorimer CG, Frelich LE (1989). A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. Canadian Journal of Research 19: 651-663.
- Mattes H (1994). Coevolutional aspects of stone pines and nutcrackers. In: "International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge" (Schmidt WC, Holtmeier FK eds). General Technical Report, St. Moritz, Switzerland, pp. 31-35.
- Mlinsek D (1975). Die Waldpflege in subalpinen Fichtenwald am Beispiel von Pokljnje. Forstw. Cbl. 94: 202-209.
- Motta R, Dotta A (1994). Some aspects of cembra pine regeneration in the Italian Cottian Alps. In: "International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge" (Schmidt WC, Holtmeier FK eds). General Technical Report, pp. 254-260.
- Motta R, Edouard J (2005). Stand structure and dynamics in a mixed and multilayered forest in the Upper Susa Valley, Piedmont, Italy. Canadian Journal of Forest Research 35: 21-36.
- Motta R, Haudemand JC (1999). Selvicoltura nelle foreste di protezione diretta delle Alpi. Il bosco "Ban de Ville" di Courmayeur (AO). Monti e boschi 50: 5-14.
- Motta R, Nola P, Piussi P (1999). Structure and stand development in three subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (Trento, Italy). Global Ecology and Biodiversity 8: 455-473.
- Mou P, Fahey TJ (1993). REGROW: A computer model simulating the early successional process of a disturbed northern hardwood ecosystem. The Journal of Applied Ecology 30: 676-688.
- Noble IR (1993). A model of the responses of ecotones to climate change. Ecological Applications 3: 396-403.
- Oliver CD, Larson BC (1996). Stand dynamics. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Oswald BP, Neuenschwander LF (1993). Microsite variability

- lity and safe site description for western larch germination and establishment. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 148-156.
- Payette S, Filion L, Delwaide A (1990). Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Québec. *Canadian Journal of Research* 20: 1228-1241.
- Pickett STA, Kolasa J, Armesto JJ, Collins SL (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Piussi P (1979). Nuovi studi sulla rinnovazione delle peccete nella Val di Fiemme. *Memorie del Museo Tridentino di Scienze Naturali* 23: 113-169.
- Piussi P, Zanzi Sulli A (1972). La germinazione del seme di *Picea* nel quadro della rinnovazione delle peccete. *Informatore Botanico Italiano* 4: 160-164.
- Reed DD, Burkhart HE (1985). Spatial autocorrelation of individual tree characteristics in loblolly pine stands. *Science* 31 (3): 575-587.
- Ripley BD (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (methodological)* 39: 172-212.
- Schoenenberger W (2001). Cluster afforestation for creating diverse mountain forest structures. A review. *Ecology and Management* 145: 121-128.
- Schoenenberger W, Senn J, Wasem U (1995). Factors affecting establishment of planted trees, including European larch, near the alpine timberline ecology and management of *Larix* forests: A look ahead. Proceedings of an International Symposium USDA, Forest Service Intermountain Research Station General Technical Report, GTR-INT-319: 41-49.
- Senn J, Schoenenberger W, Wasem U (1994). Survival and growth of planted cembral pines at the alpine timberline Proceedings of the International Workshop on Subalpine Stone Pines and their Environment: the Status of our Knowledge, INT-GTR 309, St Moritz, Switzerland, 5-11 September 1992. Intermountain Research Station, UT, USA: 105-109.
- Sokal RR, Oden NL, Thomson BA (1998). Local spatial autocorrelation in biological variables. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 41-62.
- Spies TA (1998). Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 72: 34-39.
- Stern R (1988). The consequences of human impact on tree borderlines. In: "Human influence on forest ecosystems development in Europe" (Salbitano F ed). ESF FERN-CNR, Pitagora Editrice, Bologna, pp. 279-286.
- Stewart GH (1986). Population dynamics of a montane conifer forest, Western Cascade Range, Oregon, USA. *Ecology* 67: 534-544.
- Stewart GH, Rose AB (1990). The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Vegetatio* 87: 101-114.
- Szwagrzyk J (1992). Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris* - *Fagus sylvatica* forest. *Ecology and Management* 51 (4): 301-315.
- Taylor AH, Zisheng Q (1988). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology* 76: 1204-1218.
- Tomback DF (1994). Ecological relationship between Clark's Nutcracker and four wingless-seed strobilus pines of Western North America. Proceedings of the "International Workshop on subalpine pines and their environment: the status of our knowledge". USDA Forest Service, Ogden, Utah, General Technical Report, INT-GTR-309: 221-224.
- Tranquillini W (1979). Physiological ecology of the alpine timberline. Springer-Verlag, Berlin.
- Unwin A (1996). Exploratory spatial analysis and local statistics. *Computational Statistics* 11: 387-400.
- White PS (1979). Pattern, processes and natural disturbance. *Botanical Reviews* 45: 229-299.