

Ricostruzione della storia di un popolamento di pino montano (*Pinus mugo* Turra) nel Parco Nazionale Svizzero: gli anelli annuali testimoni di azioni di disturbo antropiche e naturali

GIOVANNI FONTANA* - PAOLO CHERUBINI** - DANIEL RIGLING**- MATTHIAS DOBBERTIN**
- PETER BRANG** - JOHN L. INNES***

Introduzione

Gli anelli annuali sono stati frequentemente utilizzati come indicatori di stress causati da cambiamenti ambientali di larga scala. Metodi dendroecologici sono stati usati per ricostruire il clima del passato e per evidenziare "trends" di crescita anomali (Cherubini *et al.*, 1998). Tramite gli anelli annuali, sono state ricostruite le dinamiche di accrescimento di estese formazioni forestali, soggette a disturbi ricorrenti quali fuoco e pullulazioni di insetti defogliatori (Harcombe, 1986; Morin, 1994; Zhang *et al.*, 1999). Ancora poco si sa però della storia di popolamenti alpini e sub-alpini a lungo utilizzati dall'uomo (pascolo, attività selvicolturali) e poi lasciati all'evoluzione naturale.

Conoscere la storia delle passate azioni di disturbo di queste formazioni, spesso abbandonate e fragili di fronte ai patogeni, fornisce un importante aiuto per comprenderne lo sviluppo spazio-temporale e per migliorarne la gestione futura. In particolare sono ancora poco chiari gli effetti che le infezioni di funghi patogeni hanno nel lungo periodo sull'accrescimento degli alberi. Si conosce ad esempio il ruolo che hanno nel ridurre i tassi di accrescimento degli alberi, riducendone l'apparato fogliare, come avviene ad esempio nelle infezioni di *Chrysomyxa rhododendri* D.C. sull'abete rosso (Oberhuber *et al.*, 1999). Non è tuttavia ancora chiaro se gli anelli annuali di accrescimento possano essere un valido

strumento per ricostruire la storia dell'infezione e dello sviluppo di una patologia fino alla morte dell'albero.

In questo lavoro viene analizzato l'accrescimento di pini montani (*Pinus mugo* Turra) recentemente morti e attaccati, rispettivamente, da *Armillaria* spp. e da *H. annosum*, in un popolamento lasciato all'evoluzione naturale, dopo decenni di intenso sfruttamento antropico. Scopo del lavoro è ricostruire la storia dei vari disturbi (antropici e naturali) succedutisi nel corso della sua evoluzione, ed in particolare determinare se, e in quale misura, gli anelli annuali possano servire a ricostruire l'inizio dell'infezione ed a descrivere le diverse modalità di aggressione dei due patogeni fino alla morte degli alberi attaccati.

Materiali e metodi

L'area di indagine è all'interno del Parco Nazionale Svizzero, nelle Alpi Svizzere Centrali (lat. 46° 39' 50" N, long. 10° 13' 51" E). Si trova ad una quota compresa tra 1890 e 1907 m s.l.m., in una delle aree del progetto *Langfristige Waldökosystem-Forschung LWF* (Ricerche a lungo termine sugli ecosistemi forestali). Il soprassuolo è un popolamento puro di pino montano (*Pinus mugo* Turra), classificato come *Erico-pinetum montanae* (Ellenberg e Klötzli, 1972), con la sporadica presenza di *Pinus cembra* L. e *Larix decidua* Mill. sotto copertura (fig. 1).

A partire dal 1914, anno di istituzione del parco, è stato lasciato all'evoluzione naturale, dopo che nel passato aveva subito un intenso disturbo antropico (Parolini, 1995; Hauenstein, 1998). La media annuale delle precipitazioni totali, nel periodo 1964-98, è 895 mm, con un massimo in estate ed un minimo in inverno. La temperatura media annuale è 0,4 °C.

Il campionamento ai fini dendrocronologici è stato effettuato su alberi precedentemente oggetto di analisi fitopatologiche, dei quali era stato accertato lo stato di infezione delle radici da parte o di *Armillaria* o di *H. annosum*. È avvenuto in due fasi successive: nel maggio 1999 sono stati campiona-

*Dottore forestale, libero professionista, Verona, Italia.

**Istituto federale di ricerca per la foresta, la neve e il paesaggio (WSL), CH-8903 Birmensdorf, Svizzera.

*** Department of Forest Resources Management, University of British Columbia, Forest Sciences Centre, 2045, 2424 Main Mall, Vancouver, B.C. V6T 1Z4, Canada.

Corresponding author:

Giovanni Fontana

Via Cesiolo 18

37126 Verona

tel. 045-8345651

e-mail: gfontana70@hotmail.com

Tab. 1 - Tab. 1 - Valori di *Gleichläufigkeit* (%) tra le cronologie individuali degli albeti attaccati da *H. annosum* e *Armillaria* e la cronologia media di tutti gli alberi morti, crossdatati con successo, in Pnz1 z Pnz2. Significatività statistica: *95%; **pp%; *99.9% (Autore: Giovanni Fontana).**

		***	**	*	non datate
Pnz1	<i>H. annosum</i>	75.0	13.9	11.1	
	<i>Armillaria</i>	50.0	21.4	21.4	7.1
Pnz2	<i>H. annosum</i>	77.8	16.7		
	<i>Armillaria</i>	50.0	7.1		42.9

Tab. 2 - Brusche riduzioni dell'accrescimento e "trend" di lenta riduzione dell'accrescimento, negli alberi attaccati da *H. annosum* e *Armillaria* (%), in Pnz1 e Pnz2 (Autore: Giovanni Fontana).

		brusca riduzione accrescimento	riduzione accrescimento < 40%	"trend" di lenta riduzione accrescimento
Pnz1	<i>H. annosum</i>	30.6	8.3	61.1
	<i>Armillaria</i>			100
Pnz2	<i>H. annosum</i>	64.7	17.7	17.6
	<i>Armillaria</i>			100

ti 31 alberi (denominati 'Pnz1'), nel settembre 1999 30 alberi (denominati 'Pnz2'). Tutti gli alberi erano morti, secondo le osservazioni effettuate sullo stato di trasparenza della chioma (presenza o assenza di aghi verdi), nei due anni precedenti il campionamento. Infatti, negli ultimi anni, erano stati oggetto di osservazione nell'ambito dei rilievi svolti annualmente dall'"*Inventario Sanasilva*", un inventario annuale delle chiome degli alberi in Svizzera.

Da ogni albero sono stati prelevati tre campioni dalle radici per le analisi fitopatologiche e due carote dal fusto, a 1 m e a 20 cm di altezza, per le analisi dendrocronologiche (fig. 2). Nel maggio 1999, abbiamo anche raccolto, con lo stesso metodo, due carote dal fusto di 5 alberi vivi, a circa 50 m di distanza dall'area d'indagine (campione denominato 'L'). Complessivamente sono state esaminate 132 carote, 62 provenienti dal primo campione di alberi morti (Pnz1), 60 dal secondo (Pnz2) e 10 dagli alberi vivi (L).

La presenza di *H. annosum* è stata confermata dalla sua fase conidiale *Spiniger meinekellus* (Ohlson) Stalpers (Worral e Harrington, 1992), mentre le specie di *Armillaria* sono state identificate dalle tipiche ife a "spazzola". Colture pure di *Armillaria* sono state isolate dai campioni delle radici per confermarne l'identificazione e per determinarne la specie (Daniel Rigling, dati non pubblicati). Sono stati esclusi dalle successive analisi gli alberi attaccati da entrambi i patogeni.

Le carote sono state essiccate, incollate su un apposito supporto di legno, levigate e quindi utilizzate per la misura delle ampiezze anulari.

Per la misura è stato impiegato lo strumento LINTAB (Digital LINear TABLE for tree ring measurement) ed il programma TSAP (Time Series Analysis Program) (Frank Rinn, Heidelberg, Germania).

Le ampiezze anulari di ogni albero sono state quindi stampate su carta, crossdate visivamente al tavolo luminoso e quindi crossdate statisticamente usando la *Gleichläufigkeit* (non esiste un termine equivalente in italiano), che è una misura della corrispondenza esistente di anno in anno tra gli andamenti di due serie temporali, basata sulla concordanza del segno della variazione, ed il test del *t* di Student, che determina il grado di correlazione tra le curve. Metodi standard sono stati utilizzati per costruire le cronologie medie

(Fritts, 1976). Dato il ridotto numero di piante vive che è stato possibile utilizzare per costruire la cronologia di riferimento "L" (ci trovavamo infatti in un parco nazionale), abbiamo utilizzato come cronologie di riferimento anche due altre curve provenienti da popolamenti limitrofi alla nostra area d'indagine: "R1" costruita da Fontana & Brang (dati non pubblicati) e "R2" costruita da Stöckli (1996). La crossdatazione è stata effettuata visivamente e statisticamente utilizzando TSAP (*Gleichläufigkeit* e test del *t* di Student). Abbiamo considerato come anno di morte di un albero l'anno in cui è stato formato l'anello più esterno sulla carota (Dynesius e Jonsson, 1991; Mast e Veblen, 1994).

Gli anelli mancanti o discontinui sono stati identificati attraverso la crossdatazione tra le cronologie ottenute dallo stesso albero, le cronologie medie e le cronologie di riferimento.

Gli skeleton plots (Stokes e Smiley, 1968; Schweingruber *et al.*, 1990) sono stati utilizzati per determinare l'età del fusto e per avere altre informazioni sulla storia della vita di ogni singolo albero e del popolamento nel suo complesso. Abbiamo individuato la presenza del primo anello annuale (collocato nelle immediate vicinanze del midollo), la presenza di anelli caratterizzati da cellule collassate e parenchima di origine traumatica, descritti come anelli da gelo (Glerum e Farrar, 1966), e la presenza di ogni brusca variazione dell'accrescimento e di ogni "trend" di lenta riduzione dell'accrescimento.

Una brusca variazione dell'accrescimento è definita come un'improvviso cambiamento (incremento o decremento) nell'incremento annuale negli ultimi 30 anelli formati prima della morte, da un minimo di un anno ad un massimo di 15 anni di durata, e con un incremento medio superiore o inferiore di almeno il 40% rispetto allo stesso numero di anni precedenti.

Un "trend" di lenta riduzione dell'accrescimento è definito come una diminuzione costante dell'incremento annuale, dove non si rilevano brusche variazioni negative dell'accrescimento.

Risultati

Abbiamo costruito due cronologie medie, una utilizzando tutti gli alberi attaccati solo da *Armillaria* (DA), l'altra utilizzando quelli attaccati da *H. annosum* (DH), per ognuno dei due campioni Pnz1 e Pnz2. In fig. 3 sono rappresentate a confronto con la curva degli alberi vivi "L" e con le due curve di riferimento "R1" e "R2". Dieci carote (8% di tutti i campioni esaminati) sono state escluse a causa dei valori di correlazione statisticamente non significativi riscontrati con le cronologie di riferimento. Gli isolati di *Armillaria* ottenuti dai campioni delle radici di 16 alberi sono stati identificati al livello di specie.

La metà degli isolati appartiene a *A. borealis* Marxmüller e Korhonen, l'altra metà a *A. cepistipes* Velenovsky. Date le piccole dimensioni dei campioni e considerato che entrambe le specie hanno un comportamento simile nei confronti dell'ospite (Guillaumin *et al.*, 1993), le cronologie degli alberi attaccati da entrambe le specie di *Armillaria* sono state considerate insieme per le successive analisi e denominate *Armillaria*.

Coefficienti di correlazione significativi sono stati evidenziati tra la cronologia media degli alberi vivi (L) e le cronologie medie di tutti gli alberi morti (Pnz1: *Gleichläufigkeit*



Fig. 1 - Aspetto del popolamento di pino montano (*Pinus mugo* Turra), con presenza sporadica di *Pinus cembra* L. e *Larix decidua* Mill. sottocopertura (Autore: Matthias Dobbertin – WSL).



Fig. 2 - L'analisi degli anelli annuali di *Pinus mugo* Turra nel Parco Nazionale Svizzero in Engadina ha consentito la ricostruzione della storia della vita degli alberi e del loro stato di salute in relazione al loro deperimento causato da due diversi agenti patogeni fungini (Autore: Marcus Schaub – WSL).

61%, 1792-1997, Pnz2: *Gleichläufigkeit* 63%, 1793-1997). Il più alto valore di *Gleichläufigkeit*, riscontrato in entrambi i campioni 'Pnz1' e 'Pnz2' dal confronto con la cronologia media di tutti gli alberi morti crossdatati con successo, è quello delle cronologie individuali degli alberi colpiti da *H. annosum* (tab. 1).

L'età del midollo, nelle carote prelevate a 20 cm dal suolo, fornisce un'indicazione sull'età degli alberi e rivela una struttura dell'età simile negli alberi attaccati da *Armillaria* e da *H. annosum* (fig. 4). In entrambi i casi gli alberi più vecchi presentano la stessa età, circa 200 anni, in Pnz1 e Pnz2. È stata anche rilevata una notevole differenza d'età del midollo, tra i campioni prelevati a 20 cm e ad 1 metro di altezza dal suolo. Il tempo medio necessario agli alberi per

raggiungere 1 metro di altezza è 22 anni. Anelli da gelo sono stati riscontrati in corrispondenza del 1835 (10 carote) e del 1865 (5 carote).

Le cronologie medie presentano un andamento caratterizzato da una brusca ripresa intorno al 1858, registrata in 51 carote di 32 alberi. Le cronologie costruite con alberi morti (DH e DA), in Pnz1 e Pnz2, presentano negli ultimi decenni un decremento degli accrescimenti radiali maggiore rispetto alle cronologie di riferimento, costruite con alberi vivi (L, R1, R2).

Nello stabilire l'anno di formazione dell'anello più esterno delle due carote prelevate dallo stesso albero morto, crossdatando cioè le due cronologie di ogni albero morto con quelle di riferimento, due diversi anni di morte per lo stesso

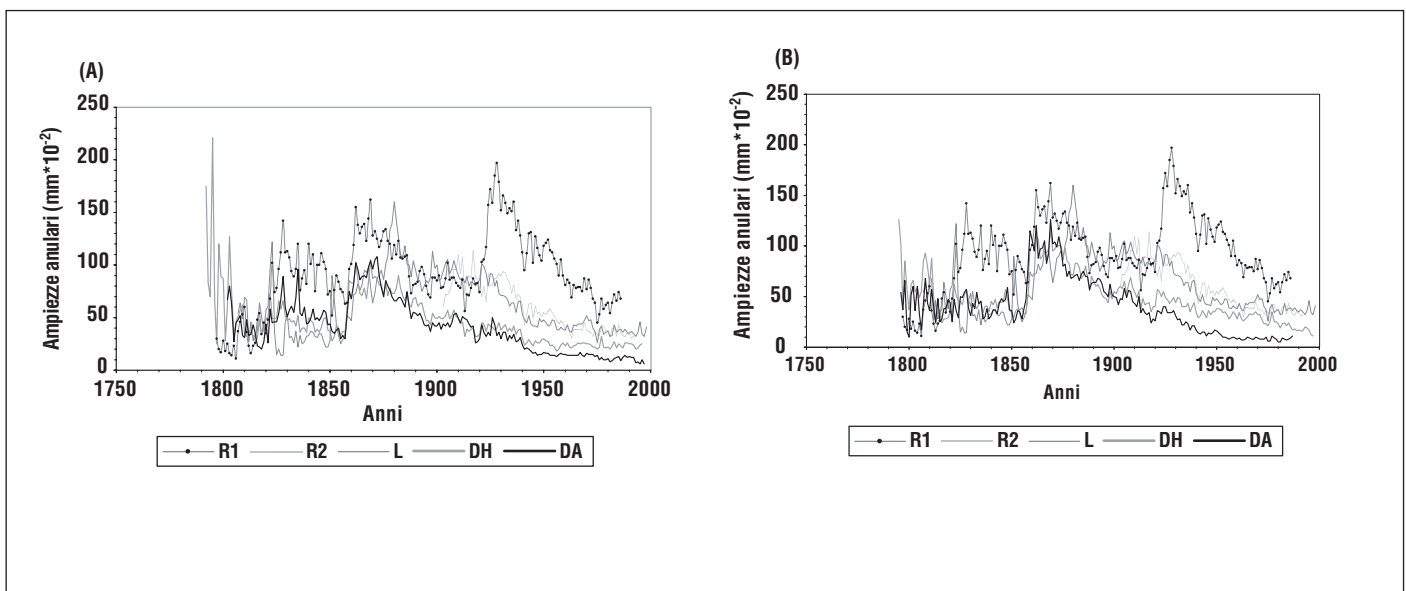


Fig. 3 - Cronologie di riferimento (R1 e R2), cronologia di riferimento delle piante vive (L) e cronologie medie delle piante attaccate da *H. annosum* (DH) e da *Armillaria* (DA), in Pnz1 (A) e Pnz2 (B) (Autore: Giovanni Fontana).

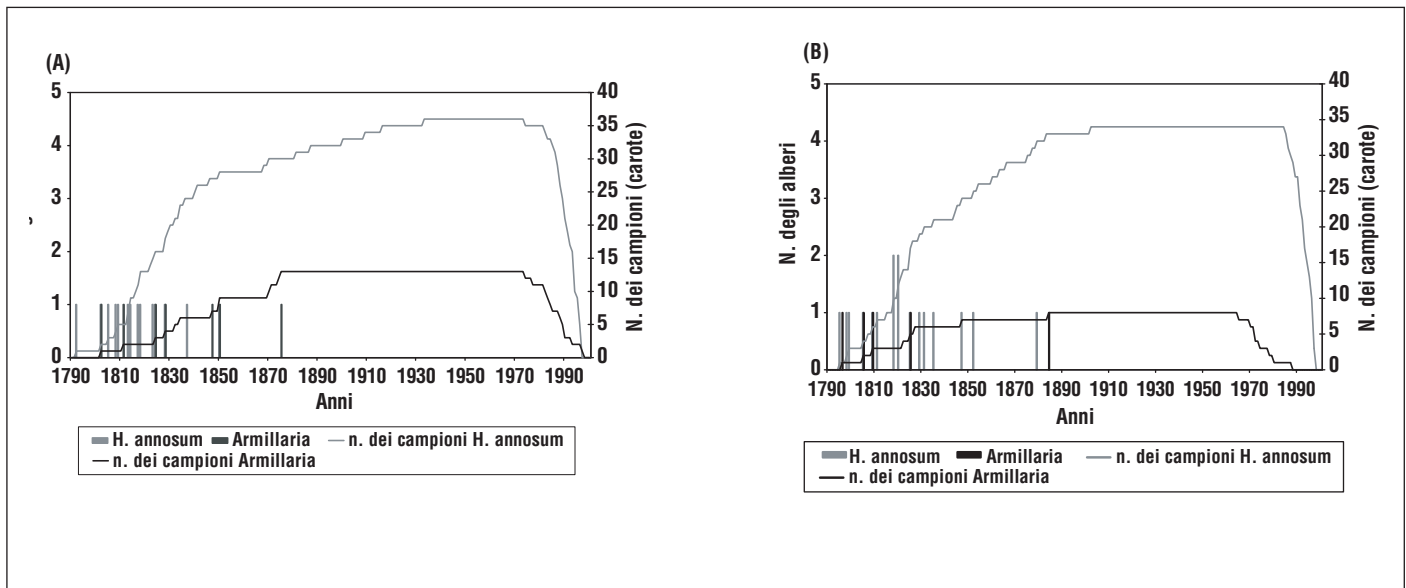


Fig. 4 - Distribuzione dei campioni nel tempo e struttura dell'età degli alberi, attaccati da *H. annosum* e da *Armillaria* in Pnz1 (A) e Pnz2 (B) (Autore: Giovanni Fontana).

albero sono stati riscontrati nel 79% dei casi, e la differenza varia da 1 a 24 anni.

Questo indica che per alcuni anni prima della morte dell'albero l'accrescimento radiale, se è avvenuto, è avvenuto solo in una parte della circonferenza dell'albero, da noi non trovato nell'analisi delle carote. Per ogni albero, abbiamo assunto che l'anno di formazione dell'ultimo anello (abbiamo preso il più recente delle due carote) corrispondesse all'ultimo anello formato prima della morte, e questo è stato definito come anno di morte dell'albero: esso variava dal 1966 al 1997.

È stata inoltre rilevata una notevole differenza (fino a 31 anni) tra l'ultimo anno di formazione dell'anello e la data di morte registrata durante le rilevazioni dello stato di trasparenza delle chiome.

Presumibilmente, gli alberi mantengono aghi anche quando l'attività cambiale, come rilevato dall'analisi degli accrescimenti annuali, è cessata. In entrambi i campioni Pnz1 e Pnz2 tutte le carote degli alberi attaccati da *Armillaria* mostrano una lenta diminuzione dell'accrescimento fino alla morte. Al contrario, gli alberi attaccati da *H. annosum*, fino addirittura ad oltre il 60% delle carote in Pnz2, mostrano una brusca riduzione dell'accrescimento (tab. 2).

Gli alberi attaccati da *H. annosum* hanno un diametro a petto d'uomo significativamente maggiore rispetto a quelli attaccati da *Armillaria* (fig. 5).

Discussione

Gli alberi sembrano essersi insediati dopo un incendio agli inizi del 1800.

L'età del midollo sulle carote prelevate vicino al suolo dà l'età approssimativa di ogni albero, e ne fornisce quindi informazioni sulla data di insediamento. La differenza tra il numero di anelli misurati sulle due carote prelevate a diverse altezze dal medesimo albero indica che, in media, gli alberi hanno raggiunto un metro di altezza dopo 22 anni. Questo tasso di crescita nel periodo giovanile suggerisce la presenza di una bassa competizione per le risorse tra gli individui.

Dopo il 1858, le cronologie medie mostrano una eviden-

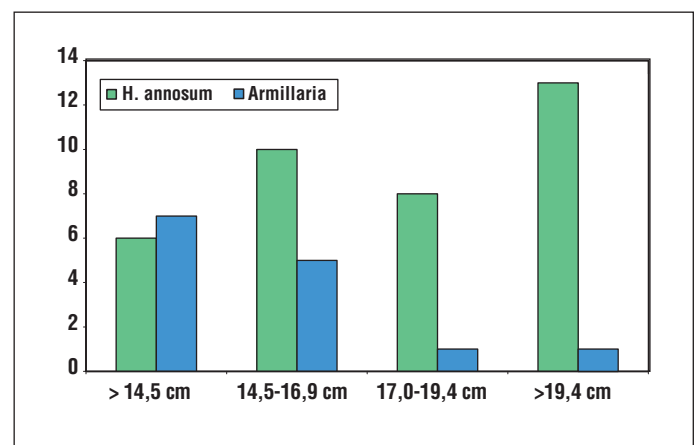


Fig. 5 - Distribuzione diametrica di tutti gli alberi esaminati, raggruppati in 4 classi, attaccati rispettivamente da *H. annosum* e da *Armillaria* (Autore: Giovanni Fontana).

te ripresa negli accrescimenti, dovuta ad un cambiamento di posizione sociale in seguito ad intense utilizzazioni forestali, confermate anche da fonti storiche (Parolini, 1995; Hauenstein, 1998).

I piani di gestione forestale e la documentazione scritta relativa all'area riportano sia la presenza di un'intensa attività forestale, sia il succedersi di incendi (Parolini, 1995).

Gli alberi che si sono insediati dopo un taglio raso, però, non mostrano una ripresa dopo un periodo giovanile (Cherubini *et al.*, 2002). Riteniamo dunque probabile che gli alberi si siano insediati dopo un incendio ed abbiano avuto una ripresa degli accrescimenti dopo un taglio intenso avvenuto nel corso del 1857 (che avrebbe eliminato tutti gli alberi in quel momento dominanti).

Tutti gli alberi morti presentano un andamento decrescente nelle sequenze anulari più accentuato rispetto alle cronologie di riferimento.

Questo andamento riflette uno stress presente da lungo tempo, causato forse da una riduzione delle risorse in seguito all'aumento della competizione o, più probabilmente, dovuto alle infezioni agli apparati radicali da parte dei due patogeni. In particolare le due cronologie medie delle piante

attaccate da “*Armillaria*”, presentano una graduale riduzione dell’accrescimento a partire dal 1923 per Pnz1 e dal 1913 per Pnz2 (fig. 3).

Danni da gelo (anelli da gelo sono stati da noi osservati negli anelli nel 1835 e nel 1865) potrebbero aver favorito l’ingresso dei funghi patogeni (Rhoads, 1923). Nell’area in esame, una gelata è stata registrata nel 1923 (Stöckli, 1996) e l’attacco successivo di un patogeno potrebbe essere la possibile spiegazione della perdita in produttività, come già suggerito per altre zone (Hrib *et al.*, 1983).

Questo sembra anche essere confermato dal fatto che attacchi di *Armillaria* sono stati per la prima volta registrati nel Parco Nazionale Svizzero nel 1923 (Gäumann e Campell, 1932).

Gli alberi attaccati da *Armillaria* presentano l’aspetto tipico degli alberi del piano dominato, con diametri più piccoli rispetto agli alberi attaccati da *H. annosum* (fig. 5). Questa conclusione è confermata dal fatto che le due specie di *Armillaria* identificate, *A. borealis* e *A. cepistipes*, sono conosciute come saprofiti o deboli patogeni, che attaccano alberi indeboliti da altri fattori (Guillaumin *et al.*, 1993).

Gli alberi attaccati da *H. annosum* rappresentano invece probabilmente gli alberi originariamente dominanti, attaccati e portati a morte in pochi anni. In questo caso è stato impossibile, tramite gli anelli annuali, stabilire l’anno di inizio dell’infezione o individuarne il principale fattore scatenante.

Questo risultato conferma quanto ipotizzato da Dobbertin *et al.* (2001): *H. annosum* agisce da patogeno primario nei popolamenti di pino montano del Parco Nazionale Svizzero, diventandone la causa principale di mortalità.

Solo per pochi alberi è stato impossibile assegnare l’anno di morte delle cellule del cambio. Pur essendo riusciti a determinare l’ultimo anno di attività del cambio per 58 degli alberi campionati, abbiamo tuttavia riscontrato una differenza, a volte marcata, tra l’anno di formazione dell’ultimo anello delle due carote prelevate dallo stesso albero. La diversa altezza del prelievo (1 m e 20 cm) sembra indicare che gli anelli annuali non si siano formati ogni anno regolarmente lungo il fusto.

Interi anelli possono mancare, o essere solo parzialmente presenti. Anelli discontinui e anelli mancanti sono stati rilevati in molti campioni.

Un anello è definito “mancante” se non sono visibili incrementi lungo tutta la circonferenza del fusto ad una determinata altezza, e “discontinuo” o “parziale” se è formato in maniera incompleta lungo la circonferenza (Lorimer *et al.*, 1999).

La frequenza di anelli discontinui o mancanti negli alberi dominati è più elevata che negli alberi dominanti (Bormann, 1965; Lorimer *et al.*, 1999). Nel nostro caso, gli alberi, in particolare quelli attaccati da *Armillaria*, erano probabilmente deperienti e dominati da lungo tempo. L’accrescimento radiale può continuare per molti anni lungo una sezione della circonferenza del fusto, mentre il cambio ha cessato di funzionare nelle altre sezioni (Larson *et al.*, 1993; Daniels *et al.*, 1997).

Il più recente anno di formazione dell’ultimo anello, misurato in entrambe le carote di ogni albero, rappresenta la migliore stima dendrocronologica dell’anno di morte. La morte sembra avvenire alcuni anni dopo, secondo quanto riportato da alcune, rare, osservazioni del fenomeno (Mast e Veblen, 1994).

L’utilizzo dei metodi dendrocronologici per determinare

la data di morte di un albero rimane perciò soggetto ad alcuni errori, in particolare dovuti al fatto che gli alberi possono mancare di anelli multipli discontinui negli ultimi anni, precedenti la morte.

La differenza (fino a 31 anni) riscontrata tra l’anno di morte stimato attraverso l’analisi dello stato di trasparenza delle chiome (l’assenza di aghi verdi e quindi la cessata attività fotosintetica) e l’anno di formazione dell’ultimo anello lungo il fusto (fine dell’attività cambiale) può essere spiegata dal fatto che nuovi aghi possono formarsi o rimanere verdi anche quando il cambio non è più attivo. Gli aghi, nell’area in esame, vengono usualmente mantenuti dal *P. mugo* per 8-10 anni prima di cadere (Dobbertin, osservazione personale). I nostri dati indicano che gli aghi riescono a sopravvivere senza la formazione di nuovo xilema.

Gli alberi sembrano sopravvivere senza formare nessun nuovo tessuto di conduzione dal suolo alla chioma. Dal punto di vista idraulico ciò è spiegabile ipotizzando che l’albero continui ad usare i vecchi vasi conduttori dello xilema, o che l’acqua arrivi alle chiome per altra via.

Data la bassa umidità atmosferica caratteristica dell’ambiente nel quale si trova l’area di studio, sembra però improbabile che anche un numero limitato di aghi delle chiome possa sopravvivere sfruttando solo la minima risorsa d’acqua proveniente dall’umidità atmosferica (Cherubini *et al.*, 2002).

Particolarmente intrigante pare l’ipotesi che il pino montano, a compensazione dei ridotti accrescimenti radiali in simili difficili condizioni stagionali di alta quota, possa avere evolutivamente sviluppato la capacità di usare le stesse tracheidi, gli elementi di conduzione idraulica, per molti anni dopo la loro formazione.

Conclusioni

Gli anelli annuali sono una valida fonte di informazioni per ricostruire la storia di un popolamento forestale. Integrando ad essi le informazioni delle fonti storiche, permettendo la ricostruzione dei passati disturbi naturali e gestionali in formazioni dove le attività antropiche sono state intense. Essi non danno però risposte sicure sulla data di inizio di un’infezione fungina, pur riuscendo a dare informazioni sullo sviluppo di una patologia fino alla morte dell’albero. Due diversi modelli di accrescimento sono stati infatti evidenziati negli alberi attaccati da *Armillaria* e da *H. annosum*.

Anche se l’anno esatto di morte non può essere determinato con precisione, a causa della formazione irregolare di anelli poco prima della morte, gli anelli annuali forniscono un importante contributo alla comprensione di particolari disturbi, come le malattie fungine ed il complesso sistema di interazione ospite-patogeno.

Parole chiave: dendrocronologia, dendroecologia, azioni di disturbo, anelli mancanti, anelli discontinui

RIASSUNTO

In questo lavoro proviamo l’ipotesi che gli anelli annuali possano essere usati per ricostruire la storia dei disturbi antropici e naturali susseguitisi in un popolamento puro di pino montano (*Pinus mugo* Turra). Scopo del lavoro è in particolare determinare se, e in che misura, gli anelli annuali di accrescimento possano essere usati come indicatori della storia del popolamento, e dell’infezione e deperimento, fino alla morte, di alberi attaccati rispettivamente da *Armillaria* spp. e da *Heterobasidion annosum*. Analisi dendroecologiche e fitopatologiche sono state effettuate nel Parco Nazionale Svizzero in Engadina. La struttura dell’età e le curve di accrescimen-

to sono state usate per determinare l'origine del popolamento e per seguirne lo sviluppo nel tempo. Gli alberi sembrano essersi insediati dopo un incendio agli inizi del 1800. Dopo il 1858, gli alberi presentano una forte ripresa degli accrescimenti, che può essere spiegata da intense attività selvicolturali, testimoniate anche da fonti storiche.

A partire dai primi decenni del 1900 si assiste invece ad una riduzione del tasso di accrescimento durata fino alla morte, dovuta probabilmente all'infezione dei due funghi patogeni. Risulta però impossibile stabilire con esattezza la data di inizio dell'infezione. L'anno di morte di ogni albero è stato determinato usando tecniche dendrocronologiche, crossdatando le cronologie degli alberi morti con cronologie di riferimento provenienti da alberi vivi.

Questo metodo non sempre fornisce date esatte, a causa di anelli mancanti multipli discontinui.

Tutti gli alberi attaccati da *Armillaria* presentano una lenta riduzione degli accrescimenti negli ultimi decenni, che rivela un lungo periodo di vita nello strato dominato ed il ruolo di *Armillaria* quale aggressore di alberi già debilitati dalla competizione.

Al contrario, gli alberi attaccati da *H. annosum* muoiono in breve tempo, anche se possono essere stati attaccati molto prima. È stata anche riscontrata una notevole differenza (fino a 31 anni) tra l'anno di morte stimato attraverso l'analisi dello stato di trasparenza delle chiome (presenza o meno di aghi verdi) e l'anno di formazione dell'ultimo anello nelle carote (corrispondente alla fine dell'attività cambiale). Presumibilmente nuovi aghi possono formarsi e rimanere verdi per alcuni anni dopo che il cambio, a diverse altezze lungo il fusto, ha cessato di essere attivo.

ABSTRACT

The purpose of this paper is to determine if tree rings can be used to reconstruct the disturbance history in a pure mountain pine (*Pinus mugo* Turra) stand. Particular, can tree rings be used as indicators of tree-decline history prior to tree death?

Dendroecological and phytopathological analyses were undertaken in the Swiss National Park on trees recently dead and infected by *Armillaria* spp. and by *Heterobasidion annosum*. Age structure and ring-width chronologies were used to determine the way the stand established, and to follow the development of the stand.

Trees seemingly have established after a fire at the beginning of 1800. After 1858 the ring-width chronologies show a distinct growth release, which may be explained by logging, as also confirmed by historical sources. Starting in the first decades of 1900, all trees showed a more pronounced decreasing trend in ring-width patterns until death, probably caused by root infections. However, tree rings do not enable the onset of infection to be dated.

The calendar year of death of the standing dead trees was determined by cross-dating ring-width patterns of dead trees to reference chronologies from living trees.

This procedure is not, however, exact as there may be multiple intermittent missing rings. All trees infected by *Armillaria* showed a slow growth decrease indicating suppression for several decades, and suggesting that *Armillaria* attacked trees that were already weakened by competition. In contrast, trees infected by *H. annosum* died over a very short period of time, although they may have been infected a long time previously. Tree rings enabled the history (e.g. fire, frost, logging, fungal diseases) of the stand to be reconstructed.

Ringraziamenti

Giovanni Fontana ha beneficiato di una borsa di studio dell'Università di Padova: si ringrazia Carlo Urbinati (Università di Padova) per il sostegno.

Si ringrazia il Parco Nazionale Svizzero per averci permesso di eseguire il campionamento, Veronika Stöckli (SLF, Davos) per l'aiuto in campo e Padruot Noggler (WSL, Birmensdorf) per i consigli in fase di elaborazione dei dati.

La ricerca è stata finanziata dal Langfristige Waldökosystem-Forschung (LWF), il programma di ricerca svizzero sugli ecosistemi forestali a lungo termine, parte del network internazionale ILTER (International Long Term Ecological Research).

BIBLIOGRAFIA

Bormann F.H. (1965) - Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression. *Ecology*, 46: 269-277.
 Cherubini P., Dobbertin M., Innes J.L. (1998) - Potential sampling bias in long-term forest growth trends reconstructed from tree rings: a case study from the Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 109:

103-118.
 Cherubini P., Fontana G., Rigling D., Dobbertin M., Brang P., Innes J.L. (2002) - Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology*, 90: 839-850.
 Daniels L.D., Dobry J., Klinka K., Feller M.C. (1997) - Determining year of death of logs and snags of *Thuja plicata* in south-western coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1132-1141.
 Dobbertin M., Rigling D., Baltensweiler A. (2001) - Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. *Forest Ecology and Management*, 145: 79-89.
 Dynesius M., Jonsson B.G. (1991) - Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 55-665.
 Ellenberg H., Klötzli F. (1972) - Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitteilungen Eidgenössische Forschung Anstalt Wald Schnee Landschaft*, 48: 587-930.
 Fritts H.C. (1976) - *Tree rings and climate*. Academic Press, London.
 Gäumann E., Campell E. (1932) - Über eine Kiefernkrankheit im Gebiete des Ofenberges. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 83: 328-332.
 Glerum C., Farra J.L. (1966) - Frost ring formation in the stem of some coniferous species. *Canadian Journal of Botany*, 44: 879-886.
 Guillaumin J.J., Mohammed C., Anselmi N., Courtecuisse R., Gregory S.C., Holdenrieder O., Intini M., Lung B., Marxmüller H., Morrison D., Rishbeth J., Termorshuizen A.J., Tirrò A., Van Dam B. (1993) - Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in western Europe. *European Journal of Forest Pathology*, 23: 321-341.
 Harcombe P.A. (1986) - Stand development in a 130-year-old spruce-hemlock forest based on age structure and 50 years of mortality data. *Forest Ecology and Management*, 14: 41-58.
 Hauenstein P. (1998) - *Untersuchungen über die struktur einer Bergföhrenbestockung im Schweizerischen Nationalpark*. Diss. Nr. 12971, Eidgenössischen Technischen Hochschule (ETH), Zürich.
 Hrib J., Kyncl J., Cerny A. (1983) - A tree ring study of Norway spruce infected with the wood-destroying fungus *Armillaria mellea*. *European Journal of Forest Pathology*, 13: 160-165.
 Larson D.W., Matthes-Sears U., Kelly P.E. (1993) - Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectored radial architecture. *International Journal of Plant Sciences*, 154: 496-505.
 Lorimer C.G., Dahir S.E., Singer M.T. (1999) - Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate. *Plant Ecology*, 143: 189-202.
 Mast J.N., Veblen T.T. (1994) - A dendrochronological method of studying tree mortality patterns. *Physical Geography*, 15: 529-542.
 Morin H. (1994) - Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 730-741.
 Oberhuber W., Thomaser G., Mayr S., Bauer H. (1999) - Radial growth of Norway spruce infected by *Chrysomyxa rhododendri*. *Phyton (Austria)*, 39: 147-154.
 Parolini J.D. (1995) - *Zur geschichte der waldnutzung im gebiet des heutigen Schweizerischen Nationalparks*. Diss. Nr. 11187, Eidgenössischen Technischen Hochschule (ETH), Zürich.
 Rhoads A.S. (1923) - *The formation and pathological anatomy of frost rings in conifers injured by late frosts*. USDA Department Bulletin No. 1131, Washington D.C.
 Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräker O.U. (1990) - Identification and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8: 9-38.
 Stöckli V. (1996) - *Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost, and water stress on tree growth, size and survival*. Dissertation, Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel, Basel.
 Stokes M.A., Smiley T.L. (1968) - *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago.
 Worrall J.J., Harrington T.C. (1992) - *Heterobasidion*. Methods for research on soilborne phytopathogenic fungi (eds L.L. Singleton, J.D. Mihail, C.M. Rush) pp. 86-90. APS Press, St. Paul, Minnesota.
 Zhang Q., René I.A., Richard J.H. (1999) - *Dendroecological studies of tree growth, climate and spruce beetle outbreaks in Central British Columbia, Canada*. *Forest Ecology and Management*, 121: 215-225