

CARMELA M. D'ALESSANDRO (*) - MARCO BORGHETTI (**)
ANTONIO SARACINO (***)

COMPORTAMENTO ECOFISIOLOGICO DI LATIFOGLIE FORESTALI NEI PROCESSI DI RINATURALIZZAZIONE DI PIANTAGIONI DI CONIFERE (¹)

Le piantagioni di conifere possono esercitare un effetto nurse, cioè baliatico, nei confronti della rinnovazione naturale di specie di latifoglie autoctone, altrimenti condizionata dalla competizione intraspecifica con le piante dello strato arboreo o impedita dall'eccessivo carico radiativo caratteristico degli ambienti aperti.

La regolazione della copertura delle chiome attraverso i diradamenti, produce variazioni temporanee o permanenti dell'irradianza relativa negli strati inferiori del bosco, che influenzano i meccanismi di insediamento e affermazione e il comportamento ecofisiologico della rinnovazione.

Il presente lavoro espone una rassegna degli effetti delle variazioni di irradianza relativa negli strati inferiori del bosco sul comportamento ecofisiologico della rinnovazione di latifoglie forestali autoctone, tipiche di formazioni mesofile e meso-xerofile, con esempi specifici, prodotti anche nel corso del progetto PRIN 2003 FOR_BIO.

Parole chiave: piantagioni di conifere; rinaturalizzazione; latifoglie autoctone; irradianza relativa; comportamento ecofisiologico.

Key words: conifer plantations; renaturalization; native hardwoods; relative irradiance; ecophysiological behaviour.

INTRODUZIONE

Sebbene le piantagioni forestali siano biologicamente impoverite, esse possono contribuire alla conservazione della biodiversità in molti modi

(*) Assegnista di Ricerca presso il Dipartimento di Scienze dei Sistemi Colturali, Forestali e dell'Ambiente, Università della Basilicata, Via dell'Ateneo Lucano, 10 – 85100 Potenza. E-mail: dalessandro@unibas.it

(**) Ordinario di Selvicoltura speciale presso l'Università della Basilicata, Via dell'Ateneo Lucano, 10 – 85100 Potenza.

(***) Associato di Ecologia Forestale presso l'Università della Basilicata, Via dell'Ateneo Lucano, 10 – 85100 Potenza.

¹ Lavoro svolto nell'ambito del progetto MIUR PRIN COFIN2003 FOR_BIO «Modelli di gestione sostenibile dei sistemi forestali per la conservazione della complessità e della diversità biologica» (Coordinatore nazionale: O. Ciancio).

(HARTLEY, 2002). Le perdite di biodiversità, in particolare, possono essere minimizzate attraverso l'opportuna applicazione delle pratiche selvicolturali. Nei tagli di rinnovazione, come pure nell'arboricoltura e nel ripristino di aree degradate, le specie autoctone dovrebbero avere priorità rispetto a quelle introdotte. Tuttavia, spesso si preferisce realizzare piantagioni monofitiche di specie esotiche, a più rapido accrescimento.

Il successo della rinnovazione naturale dipende, in particolar modo, dalla manipolazione del microclima della piantagione ed è ulteriormente complicato dalle esigenze delle diverse specie, variabili nel tempo e nello spazio (MALCOLM *et al.*, 2001). Gli sforzi per ristabilire specie autoctone in aree degradate o abbandonate spesso non hanno avuto successo e le piantagioni di specie esotiche sono state preferite per la loro adattabilità e per la loro capacità di produrre legno in tempi relativamente brevi e di migliorare le caratteristiche del suolo (JURGENSEN *et al.*, 1986).

In tempi recenti, la prospettiva che le piantagioni possano svolgere un effetto *nurse* per l'insediamento di specie autoctone è stata ampiamente studiata (JORDAN e FARNWORTH, 1982; PARROTTA, 1992; ASHTON *et al.*, 1998). Tale possibilità è stata documentata in piantagioni forestali in aree tropicali (tra gli altri PARROTTA, 1992; LUGO *et al.*, 1993; PARROTTA *et al.*, 1997; GELDENHUYS, 1997; YIRDAW, 2001). CARNEVALE e MONTAGNINI (2002) hanno documentato una maggiore rinnovazione di specie arboree nel piano inferiore di piantagioni rispetto alle aree aperte. Gli stessi processi, infatti, avvengono con maggiore difficoltà in pascoli abbandonati o ex-coltivi per scarsità di nutrienti, compattamento del suolo, deficit o eccesso di umidità del suolo, elevata radiazione solare e forte competizione intra- e interspecifica (NEPSTAD *et al.*, 1991).

Le piantagioni localizzate nei pressi di boschi naturali, fonte attiva di propaguli, possono rappresentare un ambiente più favorevole alla rinnovazione naturale di specie autoctone, il cui futuro sviluppo dipende dalla competizione esercitata dagli alberi, soprattutto per la disponibilità di acqua e luce. L'influenza della luce nella fase di germinazione è probabilmente inferiore (PATTEN, 1963; ALEXANDER, 1984), rispetto a quella della temperatura del suolo e dell'aria e della disponibilità di umidità. Nelle successive fasi di sviluppo dei semenzali, la luce riveste un ruolo più importante nella promozione e nell'espletamento della fotosintesi.

HARRINGTON e EWEL (1997) hanno dimostrato che la densità di piante nel piano inferiore del bosco e la ricchezza di specie sono inversamente correlate con l'indice di area fogliare (LAI) e con il grado di copertura delle chiome. La quantità e qualità di luce che raggiunge il suolo che, quindi, si rende disponibile per le piante degli strati inferiori, dipende dalla densità della piantagione e dalla dimensione e forma dei *gap* (POULSON e PLATT,

1989). È stato dimostrato per diverse specie che i valori massimi di crescita, fotosintesi e sopravvivenza dei semenzali non si raggiungono in piena luce (per es. KRAMER, 1958; FAIRBAIRN e NEUSTEIN, 1970; LIEFFERS e STADT, 1994; DAI, 1996), sebbene l'*optimum* luminoso tenda ad aumentare con l'intolleranza all'ombra della specie (HARMON, 1987). Pertanto per ciascuna specie esiste un valore soglia di flusso radiante, in corrispondenza del quale il guadagno di carbonio bilancia le perdite per respirazione. In generale, le specie arboree che si insediano sotto le piantagioni sono da considerare appartenenti agli stadi serali tardivi e caratterizzate da bassi livelli di luce per il raggiungimento del punto di compensazione e della saturazione per la fotosintesi (BAZZAZ, 1996). Un aspetto interessante da studiare è, pertanto, la risposta ecofisiologica della rinnovazione naturale di specie autoctone sotto la copertura di piantagioni di conifere esotiche, in relazione a regimi luminosi contrastanti. Nel caso di studio la piantagione, edificata da *Pinus radiata* D. Don, è situata nel territorio comunale di Stio (SA), nel Parco Nazionale del Cilento (Campania) e al suo interno si evidenzia prevalentemente rinnovazione naturale di *Quercus cerris* L. e *Fraxinus ornus* L..

Il presente lavoro contribuisce ad ampliare la discussione sulla possibilità di impiegare le piantagioni del genere *Pinus* come *nurse* per l'insediamento di specie autoctone più tolleranti dell'ombra in ambienti a clima Mediterraneo. La regolazione del grado di copertura delle chiome, mediante diradamento, è una tecnica di gestione sostenibile per il restauro delle piantagioni legnose delle regioni meridionali. Dopo aver presentato una breve rassegna sull'effetto dei diradamenti sull'irradianza relativa e sul comportamento delle piante del piano inferiore del bosco, si discutono alcuni risultati ottenuti nel sito di studio del Parco Nazionale del Cilento. Il comportamento ecofisiologico di piantine di *Q. cerris* e *F. ornus* insediate sotto copertura di *P. radiata* sarà trattato con particolare enfasi.

IRRADIANZA RELATIVA E SUA IMPORTANZA PER LE PIANTE DEL PIANO INFERIORE DEL BOSCO

L'interesse nei riguardi della luce come fattore ecologico nasce dalla grande varietà di effetti che il clima luminoso esercita sui singoli individui.

Il piano inferiore del bosco è un ambiente in cui la luce rappresenta un fattore limitante e i brevi periodi di svolgimento della fotosintesi, determinati dai *sunflecks*, sono decisivi per la crescita e la riproduzione (PFITSCH e PEARCY, 1992; PACI, 2004). Diversi studi hanno dimostrato che le piante del piano inferiore del bosco esibiscono adattamento e acclimatazione fotosintetici per massimizzare il guadagno di carbonio in quei regimi luminosi

(CHAZDON e PEARCY, 1986A, B; OGREN e SUNDIN, 1996; VALLADARES *et al.*, 1997). I modelli spaziali di disponibilità di luce al livello del terreno sono fondamentalmente determinati dalla struttura tridimensionale del bosco. In generale nei boschi di conifere, una maggiore proporzione di luce diretta raggiunge il piano inferiore rispetto ai boschi di specie decidue (ANDERSON, 1966; SMITH, 1985).

Il regime luminoso influenza diversi fattori fisiologici dinamici, quali lo stato di attivazione della Ribulosio di-fosfato carbossilasi (Rubisco), le quantità di prodotti intermedi del ciclo di Calvin e il grado di apertura stomatica (PEARCY, 1990). Inoltre, il comportamento stomatico e, quindi, la fotosintesi e il guadagno di carbonio sono influenzati dallo stress idrico (ALLEN e PEARCY, 2000).

Le piante si adattano ai cambiamenti dei livelli di irradianza prevalenti al fine di ottimizzare e preservare il funzionamento dell'apparato fotosintetico (BAZZAZ, 1996). Molte piante sono in grado di modificare le risposte fotosintetiche in funzione delle variazioni dell'ambiente di crescita, come quelle determinate dai diradamenti: cambiamenti di acclimatazione si verificano entro scale temporali di giorni o settimane. Le foglie possono esibire diversa capacità di acclimatazione a variazioni delle condizioni luminose (CHAZDON, 1988).

Nel piano inferiore del bosco la luce è solitamente un fattore limitante più importante dello stress idrico e può influenzare l'efficienza d'uso dell'acqua. In condizioni di aridità, la riduzione della conduttanza stomatica per limitare le perdite idriche, può imporre limitazioni alla fissazione di CO₂ durante i *sunflecks*.

Il successo della rinnovazione naturale, in termini di crescita e sopravvivenza dei semenzali, dipende dalle interferenze della vegetazione circostante e dal grado di ombreggiamento: un aumento dell'irradianza nel piano inferiore del bosco è un fattore positivo per la crescita. L'acclimatazione dei semenzali alla situazione luminosa è legata alla loro capacità di adattarsi alle nuove condizioni. In corrispondenza di maggiori valori di irradianza, i semenzali esibiscono maggiori tassi di scambio gassoso e, quindi, aumentano la loro fotosintesi netta (MINOTTA e PINZAUTTI, 1996; WELANDER e OTTOSSON, 1998, 2000).

Molti studi hanno focalizzato l'attenzione sull'influenza puntuale dei *sunflecks* sulla vegetazione del piano inferiore del bosco, ma poche informazioni sono disponibili sugli effetti del clima luminoso del bosco sul comportamento ecofisiologico delle piante.

A tal proposito, i rapporti isotopici del carbonio di foglie e anelli di accrescimento annuale sono molto utili per valutare le risposte integrate delle piante a variazioni delle condizioni ambientali (FARQUHAR *et al.*, 1989;

EHRLINGER *et al.*, 1993). È noto che la discriminazione dell'isotopo pesante ^{13}C riflette il bilancio tra la fotosintesi e la conduttanza stomatica (FARQUHAR *et al.*, 1982), ma quest'ultima è sensibile alle variazioni delle condizioni ambientali, quali la disponibilità di luce e di umidità, e influenza i tassi di traspirazione fogliare. Di conseguenza, i valori di $\delta^{13}\text{C}$ saranno tanto più negativi quanto più il tasso fotosintetico diminuisce o la conduttanza stomatica aumenta. È stato dimostrato che esiste una relazione lineare tra il $\delta^{13}\text{C}$ fogliare e il livello di irradianza (PEARCY e PFITSCH, 1991; PFITSCH e PEARCY, 1992; YAKIR e ISRAELI, 1995) e la stessa relazione è confermata anche per il $\delta^{13}\text{C}$ degli anelli annuali, essendo questo correlato con quello delle foglie (D'ALESSANDRO *et al.*, 2005).

DIRADAMENTI, REGIMI DI IRRADIANZA RELATIVA E RINNOVAZIONE NATURALE

Nelle piantagioni si possono facilitare le successioni secondarie modificando le condizioni fisiche e biologiche del loro piano inferiore. I diradamenti nelle piantagioni possono modificare in modo sostanziale il regime di irradianza relativa nel piano inferiore in modo più o meno transitorio, in funzione della quantità di LAI rimossa; tuttavia, i diradamenti possono influenzare la rinnovazione naturale in modo sia positivo, sia negativo, in funzione dell'intensità e, quindi, della dimensione dei *gap*. Soluzioni di continuità eccessive possono determinare un incremento della traspirazione della vegetazione del piano inferiore a causa dell'aumento del carico radiativo, mentre l'assenza di soluzioni di continuità accentua la traspirazione degli alberi del piano superiore. L'intensità di diradamento appare quindi essenziale per controllare l'equilibrio dei tassi di traspirazione del popolamento (BORGHETTI, 1992).

WELANDER e OTTOSSON (1998) hanno dimostrato che i semi di *Q. robur* possono germinare in condizioni di bassa irradianza, come quelle che si realizzano in un soprassuolo non diradato, e i semenzali sono in grado di sopravvivere da uno a due anni utilizzando le sostanze di riserva. Successivamente è necessario incrementare l'intensità di luce mediante diradamento, al fine di assicurare loro uno sviluppo soddisfacente. Tuttavia, l'aumento della disponibilità di luce favorisce anche la crescita di specie erbacee, incrementando la competizione per la luce, alla quale i semenzali di quercia sono molto sensibili. Risultati analoghi sono stati ottenuti da MINOTTA e PINZAUTI (1996) per semenzali di *Fagus sylvatica*: gli autori documentano che la sopravvivenza dei semenzali è strettamente dipendente dalla disponibilità di luce e che in soprassuoli molto densi e, quindi, ombrosi, molti semenzali collassano durante la stagione estiva a causa di

un'insufficiente disponibilità di energia radiante. Gli autori hanno dedotto che in assenza di aridità, la radiazione è il principale fattore limitante per la sopravvivenza e la crescita dei semenzali di faggio e che bassi livelli radiativi hanno un effetto negativo sullo sviluppo dei semenzali.

Nella piantagione di *P. radiata* esaminata l'indice di rinnovazione (*sensu* MAGINI, 1967) di *Q. cerris* è maggiore nelle parcelle con alta irradianza relativa (32.5 *vs.* 6.0, rispettivamente per 50% e 5% di irradianza relativa). Nelle parcelle studiate il 50% di irradianza relativa si realizza in seguito all'asportazione di una fila di piante su due, mentre il 5% rappresenta la condizione di soprassuolo non diradato. La regolazione della densità delle chiome e, di conseguenza, dell'irradianza relativa nel piano inferiore del bosco è un fattore cruciale nell'andamento temporale dell'insediamento delle specie autoctone. Nel caso di studio, i semenzali di *Q. cerris* sembrano presentarsi prima di quelli di *F. ornus*, insediandosi anche a valori di irradianza relativa inferiori, probabilmente a causa di una maggiore disponibilità di sostanze di riserva del seme, piuttosto che di differenti esigenze luminose per lo svolgimento della fotosintesi (cfr. figg. 3 e 6).

COMPORTAMENTO ECOFISIOLOGICO DI *Q. CERRIS* E *F. ORNUS* NELLA PIANTAGIONE STUDIATA

L'analisi della composizione isotopica del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$) in anelli di accrescimento annuale prelevati al colletto delle piantine studiate ($n = 15$ per ciascuna specie e per ciascun regime di irradianza relativa, rispettivamente: non diradato (BIR) = 5% e diradato (AIR) = 50%) ha evidenziato lo stesso comportamento nei confronti della disponibilità di luce per entrambe le specie (figg. 1c e 5, per *Q. cerris* e *F. ornus*, rispettivamente): il $\delta^{13}\text{C}$ è sempre più negativo in condizioni di alta irradianza relativa, suggerendo una minore efficienza d'uso dell'acqua (WUE) in corrispondenza di maggiore disponibilità di luce.

Con l'obiettivo di meglio interpretare i valori di discriminazione isotopica misurati in anelli legnosi di piantine di *Q. cerris* di circa 5 anni di età, sono state condotte misure di conduttanza stomatica e potenziale idrico in due porzioni di soprassuolo di *P. radiata*, differenti per livello di irradianza relativa. Per *F. ornus* le misure si sono limitate al solo soprassuolo con maggiore irradianza relativa, per consentire un confronto tra i comportamenti ecofisiologici delle due specie.

Al tramonto del giorno precedente le misure del potenziale idrico di base e di quello giornaliero, cinque piantine di ciascuna specie in ciascun soprassuolo sono state selezionate ed irrigate fino a saturazione del suolo, al

fine di escludere l'effetto della disponibilità idrica del suolo sul comportamento ecofisiologico. Le misure sono state condotte a cadenza regolare nel corso di una giornata estiva con cielo sereno e temperature progressivamente crescenti nelle ore centrali del giorno.

In *Q. cerris*, partendo da una condizione in cui lo stato idrico dei tessuti delle piantine (potenziale idrico di base) non differisce tra i diversi regimi radiativi, le differenze nei valori di conduttanza stomatica sono determinate dalla diversa disponibilità di luce che, a loro volta, determinano variazioni parallele del potenziale idrico minimo registrato nel corso della giornata (fig. 1a e b). Di conseguenza, i minori valori di $\delta^{13}\text{C}$, registrati in condizioni di alta irradianza relativa (fig. 1c), potrebbero essere attribuibili al maggior grado di conduttanza stomatica, che determina un incremento degli scambi gassosi. Ovviamente, i maggiori valori di conduttanza stomatica in condizioni di alta irradianza relativa, derivano da maggiori riduzioni dei valori di potenziale idrico giornaliero, così come suggerito da HIGGS e WOOD (1995). I risultati ottenuti, in accordo con quelli riportati in letteratura (GROSS *et al.*, 1996; MEDIAVILLA e ESCUDERO, 2003), fanno supporre che in condizioni di adeguata disponibilità di luce, il comportamento di piantine di *Q. cerris* è orientato verso una strategia che tende a massimizzare i guadagni di carbonio e, quindi, la produzione di biomassa, per accelerare la fase di affermazione e sfuggire alla competizione interspecifica delle specie dello strato erbaceo. In letteratura è acclarato che nelle querce allo stadio di piantine, il carbonio fissato è principalmente investito per lo sviluppo della porzione ipogea, per attingere, così, a risorse idriche collocate negli strati più profondi del suolo (GROSS *et al.*, 1996; MEDIAVILLA e ESCUDERO, 2003).

In figura 2 sembra che in *Q. cerris*, il controllo stomatico sia sotto l'influenza del regime radiativo e che, a bassa irradianza relativa l'intervallo di variazione della conduttanza stomatica al variare del potenziale idrico sia più ristretto rispetto a condizioni di alta irradianza ($60 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ contro $230 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in BIR e AIR, rispettivamente). Inoltre, il tipo di relazione esistente tra le due variabili è opposto nei due regimi radiativi, suggerendo comportamenti differenti in relazione alle strategie di uso della risorsa idrica. Le piantine di bassi regimi di irradianza relativa sembrerebbero, in accordo con i risultati relativi alla composizione isotopica del carbonio, manifestare una maggiore WUE, a discapito della crescita; per contro le piantine di regimi di alta irradianza relativa, sembrerebbero prediligere la crescita, anche a costo di maggiori perdite di acqua nei tessuti. Tale affermazione è, peraltro, corroborata dall'andamento dell'assimilazione netta (A) in funzione dei livelli di densità di flusso fotonico fotosintetico (PPFD) nei due differenti regimi di irradianza relativa (fig. 3). In condizioni di alta

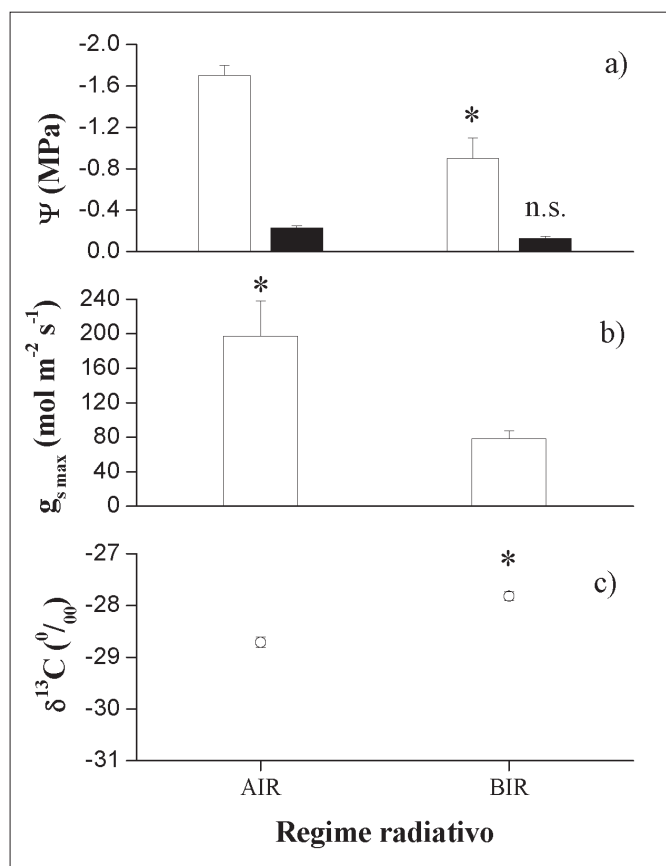


Figura 1 – Variazione di: a) potenziale idrico (Ψ) di base (istogramma pieno) e minimo giornaliero (istogramma vuoto), b) conduttanza stomatica massima ($g_{s\ max}$) e c) composizione isotopica del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$) in piantine di *Q. cerris* vegetanti in differenti condizioni di irradianza relativa sotto copertura di *P. radiata* (AIR = alta irradianza relativa e BIR = bassa irradianza relativa). I valori sono media $\pm$ ES. L'asterisco indica differenze significative per $P < 0.05$ secondo il *t*-test per campioni indipendenti; n.s. indica differenze non significative.

– Variation of: a) predawn (solid bar) and minimum (open bar) water potential (Ψ), b) maximum stomatal conductance ($g_{s\ max}$) and c) carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) in *Q. cerris* saplings growing in different relative irradiance conditions beneath a *P. radiata* canopy (AIR = high relative irradiance and BIR = low relative irradiance). Values are mean $\pm$ SE. Asterisk indicates significant ($P < 0.05$) differences according to independent samples *t*-test; n.s. indicates no significant differences.

irradianza relativa anche *F. ornus* sembra esibire lo stesso comportamento (fig. 6) di *Q. cerris*.

In condizioni di alta irradianza relativa, le piantine di *F. ornus* esibiscono un potenziale idrico di base significativamente ($P < 0.05$) più negativo di quelle di *Q. cerris*, mentre non si evidenziano differenze significative per quanto riguarda i valori dei potenziali minimi giornalieri, sebbene siano

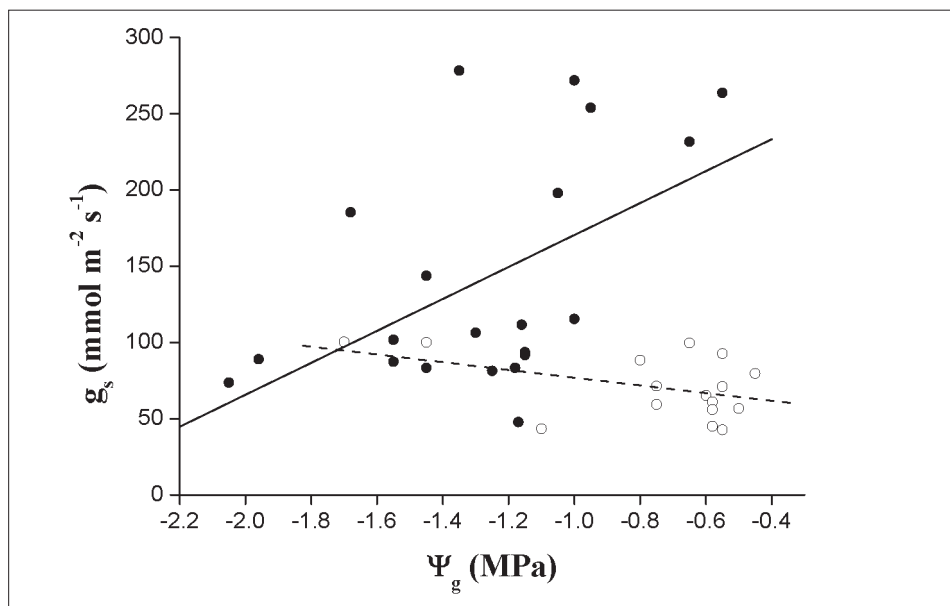


Figura 2 – Relazione tra conduttanza stomatica (g_s) e potenziale idrico (Ψ_g) di piantine di *Q. cerris* nel corso di una giornata soleggiata di luglio in differenti condizioni di irradianza relativa (AIR = •, $y = 275.3 + 104.8 x$, $r = 0.51$, $n = 21$, $P = 0.02$; BIR = ○, $y = 51.5 - 25.3 x$, $r = -0.44$, $n = 16$, $P = 0.09$).

– Relationship between stomatal conductance (g_s) and water potential (Ψ_g) in *Q. cerris* saplings during a sunny day in July in different relative irradiance conditions (AIR = •, $y = 275.3 + 104.8 x$, $r = 0.51$, $n = 21$, $P = 0.02$; BIR = ○, $y = 51.5 - 25.3 x$, $r = -0.44$, $n = 16$, $P = 0.09$).

raggiunti più precocemente in *F. ornus* (10:00 ora solare) che in *Q. cerris* (13:30 ora solare). Per contro, i valori di conduttanza stomatica massima delle piantine di *Q. cerris* sono significativamente ($P < 0.05$) maggiori di quelli delle piantine di *F. ornus* (figg. 1a e b e 4). In letteratura quest'ultima specie è indicata come moderatamente tollerante l'aridità con buon controllo stomatico (TRETACH, 1993), dotata di elevata resistenza idraulica, soprattutto al livello delle radici (NARDINI *et al.*, 2003). *Q. cerris*, caratterizzata da moderata tomentosità e da stomi ellittici sollevati (BUSSOTTI e GROSSONI, 1997), è invece indicata come specie a scarso controllo stomatico (NARDINI *et al.*, 1999; NARDINI *et al.*, 2003) e dotata di minore resistenza idraulica (NARDINI e TYREE, 1999). È documentato che diverse specie del genere *Quercus* sono in grado di aggiustare le perdite idriche della pianta, in modo tale da mantenere il potenziale minimo giornaliero al di sopra di una soglia critica oltre la quale interverrebbero fenomeni di embolismo (COCHARD *et al.*, 1996; TYREE e COCHARD, 1996). In *Q. cerris*, l'abbassamento del potenziale idrico al di sotto di valori soglia critici potrebbe essere

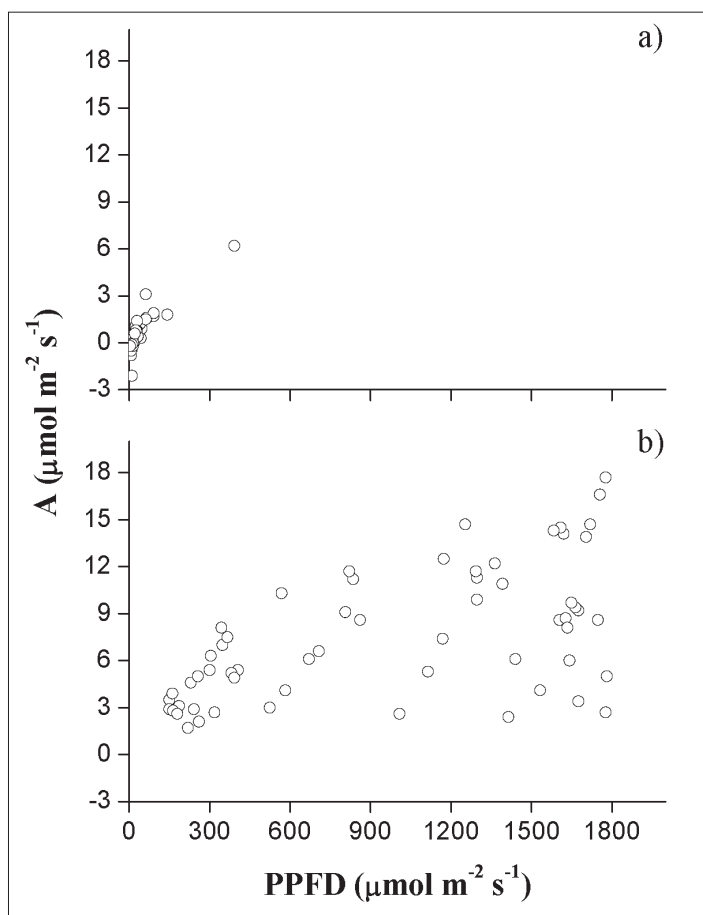


Figura 3 – Variazione giornaliera dell'assimilazione netta (A) in piantine di *Q. cerris* in funzione delle variazioni della densità di flusso fotonico fotosintetico (PPFD) nel corso di una giornata soleggiata di luglio in a) BIR e b) AIR.

– Daily variation of net assimilation rate (A) in *Q. cerris* saplings according to variations in photosynthetic photon flux density (PPFD) during a sunny day of July in a) BIR and b) AIR.

impedito da bassi valori del modulo elastico massimo dei tessuti (SCARASCIA MUGNOZZA *et al.*, 1985; CORCUERA *et al.*, 2002).

Coerentemente con le differenze nei valori di conduttanza stomatica massima, le due specie differiscono anche nella composizione isotopica del carbonio: più precisamente i valori di $\delta^{13}\text{C}$ in *Q. cerris* sono significativamente ($P < 0.05$) inferiori rispetto a quelli in *F. ornus* in entrambi i regimi radiativi. Pertanto se ne conclude che le piantine di *Q. cerris* esibiscono sempre un comportamento meno conservativo nei riguardi dell'acqua rispetto a quelle di *F. ornus*.

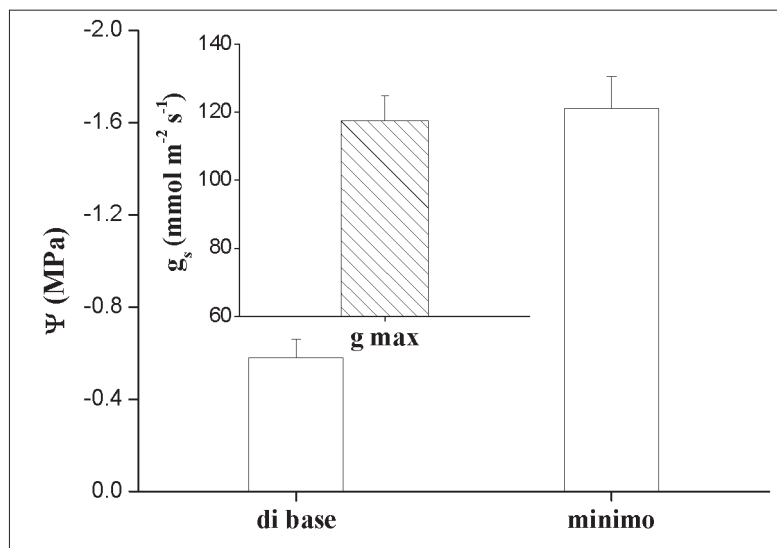


Figura 4 – Valori del potenziale idrico di base, potenziale minimo giornaliero e conduttanza stomatica massima (riquadro) in piantine di *F. ornus* vegetanti in AIR sotto copertura di *P. radiata*. I valori sono media $\pm$ ES.

– Predawn and minimum daily water potential values and maximum stomatal conductance (inset) in *F. ornus* saplings growing in AIR beneath a *P. radiata* canopy. Values are mean $\pm$ SE.

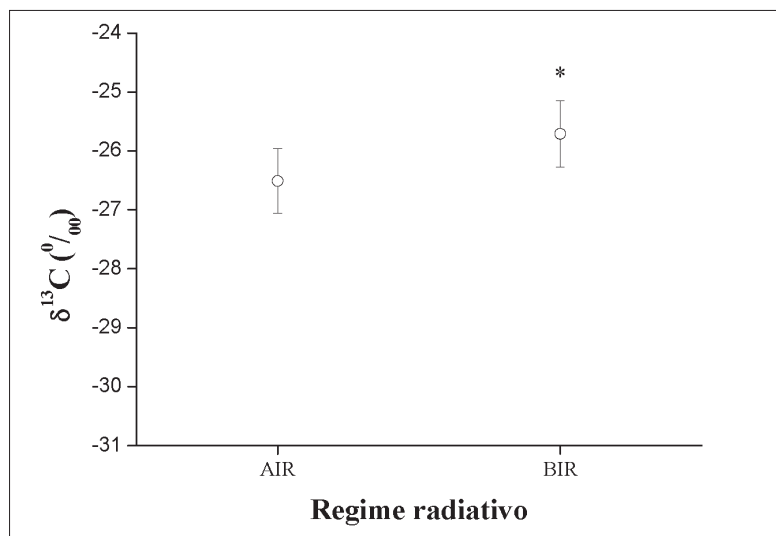


Figura 5 – Variazione della composizione isotopica del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$) in piantine di *F. ornus* vegetanti in AIR e BIR sotto copertura di *P. radiata*. I valori sono media $\pm$ ES. L'asterisco indica differenze significative per $P < 0.05$ secondo il *t*-test per campioni indipendenti.

– Variation in carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) in *F. ornus* saplings growing in AIR and BIR beneath a *P. radiata* canopy. Values are mean $\pm$ SE. Asterisk indicates significant ($P < 0.05$) differences according to independent samples *t*-test.

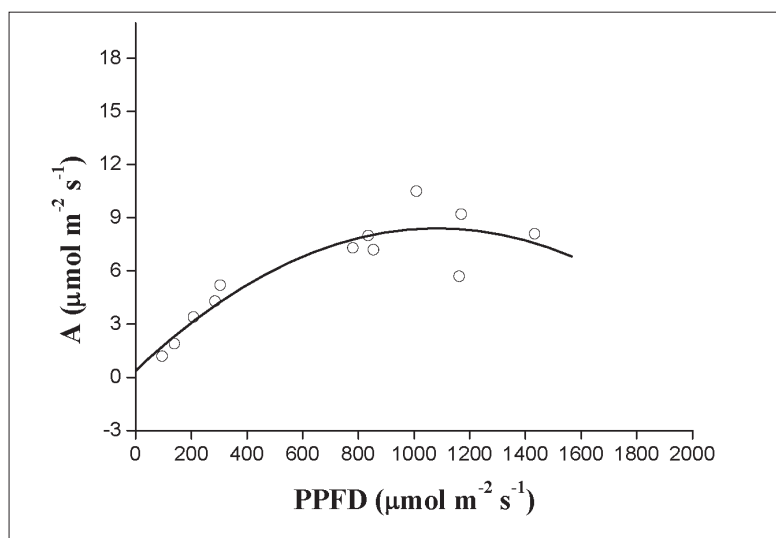


Figura 6 – Variazione giornaliera dell'assimilazione netta (A) in funzione delle variazioni della densità di flusso fotonico fotosintetico (PPFD) nel corso di una giornata soleggiata di luglio in piantine di *F. ornus* vegetanti in AIR.

– Daily variation of net assimilation rate (A) according to variations in photosynthetic photon flux density (PPFD) during a sunny day of July in *F. ornus* saplings growing at AIR.

IMPLICAZIONI GESTIONALI

La regolazione del microclima luminoso del piano inferiore del bosco è un utile strumento in grado di promuovere e orientare la successione secondaria. Di conseguenza, in piantagioni ad effetto *nurse* l'intensità di ciascun diradamento dovrebbe essere ponderata in funzione dell'autoecologia e, in particolare, delle esigenze di luce delle specie autoctone che si vogliono favorire.

Sulla base del regime di diradamento imposto e dei dati di composizione isotopica ottenuti, *Q. cerris* potrebbe, nel medio e lungo periodo, prendere il sopravvento su *F. ornus*. Infatti, in analogia con quanto documentato per specie arboree di ambienti mesici e mesoigrofili (WARD *et al.* 2002), la prima specie tenderebbe a massimizzare il guadagno di carbonio anche a scapito di maggiori perdite idriche, mentre la seconda sembrerebbe orientata maggiormente al risparmio della risorsa idrica.

Pertanto, se si volesse conservare la presenza di entrambe le specie bisognerebbe optare per un'intensità di diradamento che possa soddisfare contemporaneamente le esigenze di luce e di acqua di entrambe le specie.

RINGRAZIAMENTI

Si ringraziano il dott. P. Lillo, proprietario degli impianti oggetto di studio, il dott. F. Colace capo del Coordinamento Territoriale per l'Ambiente del Corpo Forestale dello Stato del Parco Nazionale del Cilento e Vallo di Diano, i dottori F. Ripullone, G. Maiullari, A. Nolè e R. Guerrieri e il sig. A. Lapolla per il supporto tecnico nei rilievi di campagna. I commenti di un anonimo revisore hanno contribuito al miglioramento del manoscritto.

SUMMARY

Ecophysiological behaviour of hardwood species in renaturalization processes of coniferous plantations

Coniferous plantations may play a nurse effect for natural regeneration of native hardwood species, which would otherwise be conditioned by intraspecific competition due to trees of the upper layers or be prevented by high radiation load of open environments.

Regulation of canopy cover by means of thinning, generates temporary or permanent variations of levels of irradiance in lower forest layers. These affect the capability of recruitment and establishment and the ecophysiological behaviour of natural regeneration.

Here we present a review of the notions on effects of relative irradiance variations on ecophysiological behaviour of native tree species in lower layers of mesophile and meso-xerophile forests, giving some specific examples produced during the national project PRIN 2003 FOR_BIO.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER R.R., 1984 – *Natural regeneration of Engelmann spruce after clearcutting in the central Rocky Mountains in relation to environmental factors*. USDA Forest Service Research Paper RM-254.
- ALLEN M.T., PEARCY R.W., 2000 – *Stomatal behaviour and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest*. *Oecologia*, 122: 470-478.
- ANDERSON M.C., 1966 – *Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities*. In: «Light as an Ecological Factor», Bainbridge R., Evans G.C., Rackham O. (Eds.). Blackwell, Oxford, p. 77-90.
- ASHTON P.M.S., GAMAGE S., GUNATILLEKE I.A.U.N., GUNATILLEKE C.V.S., 1998 – *Using Caribbean pine to establish a mixed plantation: testing effects of pine canopy removal on plantings of rain forest tree species*. *Forest Ecology and Management*, 106: 211-222.

- BAZZAZ F.A., 1996 – *Plants in Changing Environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press.
- BORGHETTI M., 1992 – *Relazioni idriche: dall'albero alla foresta*. Accademia Italiana di Scienze Forestali, Firenze.
- BUSSOTTI F., GROSSONI P., 1997 – *European and Mediterranean oaks (Quercus L.; Fagaceae): SEM characterization of the micromorphology of the abaxial leaf surface*. Botanical Journal of the Linnean Society, 124: 183-199.
- CARNEVALE N., MONTAGNINI F., 2002 – *Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species*. Forest Ecology and Management, 163: 217-227.
- CHAZDON R.L., 1988 – *Sunflecks and their importance to forest understorey plants*. Advances in Ecological Research, 18: 1-63.
- CHAZDON R.L., PEARCY R.W., 1986A – *Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions*. Oecologia, 69: 517-523.
- CHAZDON R.L., PEARCY R.W., 1986B – *Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. II. Carbon gain and light utilization during sunflecks*. Oecologia, 69: 524-531.
- COCHARD H., BRÉDA N., GRANIER A., 1996 – *Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in Quercus during drought: evidence for stomatal control of embolism?* Annales des Sciences Forestières, 53: 197-206.
- CORCUERA L., CAMARERO J.J., GIL-PELEGRÍN E., 2002 – *Functional groups in Quercus species derived from the analysis of pressure-volume curves*. Trees, 16: 465-472.
- D'ALESSANDRO C.M., SARACINO A., BORGHETTI M., 2005 – *Thinning affects water use efficiency of hardwood saplings naturally recruited in a Pinus radiata D. Don plantation*. In revisione.
- DAI X., 1996 – *Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden*. Forest Ecology and Management, 84: 187-197.
- EHLERINGER J.R., HALL A.E., FARQUHAR G.D. 1993 – *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press, San Diego (CA).
- FAIRBAIRN W.A., NEUSTEIN S.A., 1970 – *Study of response of certain coniferous species to light intensity*. Forestry, 43: 57-71.
- FARQUHAR G.D., EHLERINGER J.R., HUBICK K.T., 1989 – *Carbon isotope discrimination and photosynthesis*. Annual Revue of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 40: 503-537.
- FARQUHAR G.D., O'LEARY M.H., BERRY J.A., 1982 – *On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration of leaves*. Australian Journal of Plant Physiology, 9: 121-137.
- GELDENHUYS C.J., 1997 – *Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa*. Forest Ecology and Management, 81: 215-226.
- GROSS K., HOMLICH A., WEINREICH A., WAGNER E., 1996 – *Effect of shade on*

- stomatal conductance, net photosynthesis, photochemical efficiency and growth of oak saplings*. *Annales des Sciences Forestières*, 53: 279-290.
- HARMON M.E., 1987 – *The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on Picea sitchensis (Bong.) Carr. and Tsuga heterophylla (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs*. *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 1475-1479.
- HARRINGTON R.A., EWEL J.J., 1997 – *Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii*. *Forest Ecology and Management*, 99: 101-115.
- HARTLEY M.J., 2002 – *Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests*. *Forest Ecology and Management*, 155: 81-95.
- HIGGS K.H., WOOD V., 1995 – *Drought susceptibility and xylem dysfunction in seedlings of 4 European oak species*. *Annales des Sciences Forestières*, 52:507-513.
- JORDAN C.F., FARNWORTH E.G., 1982 – *Natural vs. plantation forests: a case study of land reclamation strategies for the humid tropics*. *Environmental Management*, 6: 485-492.
- JURGENSEN M.F., FREDERICK D.J., MAGWICK H.A.I., OLIVER G.R., 1986 – *Soil development under Pinus radiata and Eucalyptus regnans plantations*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 16: 69-77.
- KRAMER P.J., 1958 – *Photosynthesis of trees as affected by their environment*. In: «The Physiology of Forest Trees», Thimann K.V. (Ed.). Ronald Press, NY, p. 157-186.
- LIEFFERS V.J., STADT K.J., 1994 – *Growth of understory Picea glauca, Calamagrostis canadensis, and Epilobium angustifolium in relation to overstory light transmission*. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 1193-1198.
- LUGO A.E., PARROTTA J.A., BROWN S., 1993 – *Loss in species caused by tropical deforestation and their recovery through management*. *Ambio*, 22: 106-109.
- MAGINI E., 1967 – *Ricerche sui fattori della rinnovazione naturale dell'abete bianco sull'Appennino*. *L'Italia Forestale e Montana*, 6: 261-270.
- MALCOLM D.C., MASON W.L., CLARKE G.C., 2001 – *The transformation of conifer forests in Britain – regeneration, gap size and silvicultural systems*. *Forest Ecology and Management*, 151: 7-23.
- MEDIAVILLA S., ESCUDERO A., 2003 – *Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks*. *Annals of Forest Science* 60: 455-460.
- MINOTTA G., PINZAUTI S., 1996 – *Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (Fagus sylvatica L.) seedlings*. *Forest Ecology and Management*, 86: 61-71.
- NARDINI A., LO GULLO M.A., SALLEO S., 1999 – *Competitive strategies for water availability in two Mediterranean Quercus species*. *Plant, Cell and Environment*, 22: 109-116.
- NARDINI A., SALLEO S., TRIFILÒ P., LO GULLO M.A., 2003 – *Water relations and hydraulic characteristics of three woody species co-occurring in the same habitat*. *Annals of Forest Science*, 60: 297-305.

- NARDINI A., TYREE M.T., 1999 – *Root and shoot hydraulic conductance of seven Quercus species*. Annals of Forest Science, 56: 371-377.
- NEPSTAD D., UHL C., SERRAO E., 1991 – *Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brasil* - In: « Alternatives to deforestation: Steps Toward Sustainable use of the Amazon Rain Forest», Anderson A.B. (Ed.). Columbia University Press, NY, p. 215-229.
- OGREN E., SUNDIN U., 1996 – *Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species from contrasting habitats*. Oecologia, 106: 18-27.
- PACI M., 2004 – *Ecologia forestale. Elementi di conoscenza dei sistemi forestali*. Edagricole-II Sole 24 ore, Bologna.
- PARROTTA J.A., 1992 – *The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems*. Agriculture Ecosystems and Environment, 41: 115-133.
- PARROTTA J.A., TURNBULL J., JONES J., 1997 – *Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands*. Forest Ecology and Management, 99: 1-7.
- PATTEN D.T., 1963 – *Light and temperature influence on Engelmann spruce seed germination and subalpine forest advance*. Ecology, 44: 817-818.
- PEARCY R.W., 1990 – *Sunflecks and photosynthesis in plant canopies*. Annual Revue of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 41: 421-453.
- PEARCY R.W., PFITSCH W.A., 1991 – *Influence of sunflecks on the $\delta^{13}\text{C}$ of Adenocaulon bicolor plants occurring in contrasting forest understorey microsites*. Oecologia, 86: 457-462.
- PFITSCH W.A., PEARCY R.W., 1992 – *Growth and reproductive allocation of Adenocaulon bicolor in response to experimental removal of sunflecks*. Ecology, 73: 2109-2117.
- POULSON T.L., PLATT W.J., 1989 – *Gap light regimes influence canopy tree diversity*. Ecology, 70: 553-555.
- SCARASCIA MUGNOZZA G., VALENTINI R., PAVOLETTONI L., 1985 – *Le relazioni idriche nelle piante: conoscenze teoriche ed applicazioni per la loro determinazione*. Annali dell'Accademia Italiana di Scienze Forestali, 34: 161-178.
- SMITH W.K., 1985 – *Western montane forests*. In: «Physiological Ecology of North American Plant Communities», Chabot B.F., Mooney H.A. (Eds.). Chapman and Hall, London, p. 95-126.
- TRETIACH M., 1993 – *Photosynthesis and transpiration of evergreen Mediterranean and deciduous trees in an ecotone during a growing season*. Acta Oecologica, 14: 341-360.
- TYREE M.T., COCHARD H., 1996 – *Summer and winter embolism in oak: impact on water relations*. Annales des Sciences Forestières, 53: 173-180.
- VALLADARES F., ALLEN M.T., PEARCY R.W., 1997 – *Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient*. Oecologia, 111: 505-514.
- WARD J.K., DAWSON T.E., EHRLINGER J.R., 2002 – *Responses of Acer negundo genders to inter-annual differences in water availability determined from carbon isotope ratios of tree ring cellulose*. Tree Physiology, 22: 339-346.

- WELANDER N.T., OTTOSSON B., 1998 – *The influence of shading on growth and morphology in seedlings of Quercus robur L. and Fagus sylvatica L.* Forest Ecology and Management, 107: 117-126.
- WELANDER N.T., OTTOSSON B., 2000 – *The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of Quercus robur L.* Forest Ecology and Management, 127: 139-151.
- YAKIR D., ISRAELI Y., 1995 – *Reduced solar irradiance effects on net primary productivity (NPP) and the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values in plantations of Musa sp., Musaceae.* Geochimica et Cosmochimica Acta, 59 (10): 2149-2151.
- YIRDAW E., 2001 – *Diversity of naturally-regenerated native woody species in forest plantations in the Ethiopian highlands.* New Forests, 22: 158-177.