

Corsi di Laurea in SFA ed in DISMIT  
Modulo di Ecologia Forestale  
6) Struttura e successioni



La **struttura** dei popolamenti forestali

Con il termine *struttura* si intendono le modalità con le quali le diverse parti di una comunità forestale si distribuiscono nello spazio, nel tempo o si organizzano funzionalmente (sinonimi utilizzati in senso talvolta non pienamente corretto: tessitura, pattern, architettura, ecc...).

Esistono strutture *spaziali* e strutture *temporali*.

*Popolamento (Stand)*: gruppo di alberi che ha al suo interno una struttura ed una composizione relativamente uniforme e che si accresce nelle stesse condizioni climatiche e di suolo.

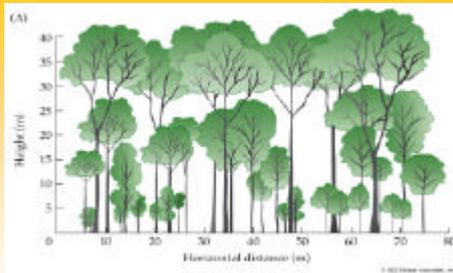
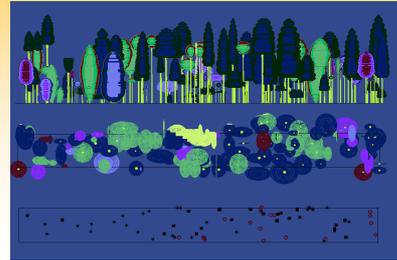
Struttura spaziale

Definisce l'organizzazione in senso verticale (*struttura verticale o stratificazione*) ed in senso orizzontale (*struttura orizzontale o tessitura*) di un popolamento forestale

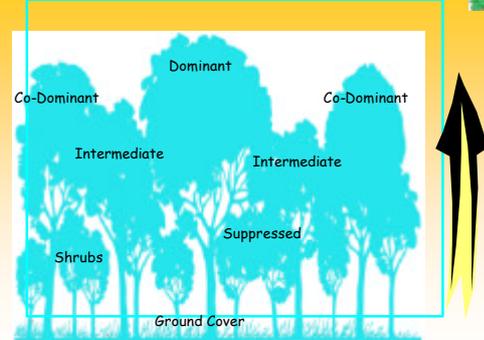


Struttura verticale

In una foresta è possibile individuare una serie di strati a diversa altezza dal suolo. Tali strati possono essere più o meno numerosi e più o meno nettamente distinti tra loro.



Normalmente, le piante arboree formano con le loro chiome uno o più strati superiori, che però non sfruttano completamente le risorse ambientali disponibili (con riferimento soprattutto alla luce) e quindi al di sotto di questo/i strati è possibile l'insediamento di altre forme vegetali.



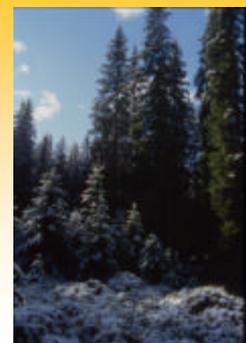
Le specie del sottobosco presentano una densità inversamente proporzionale a quella delle chiome del piano arboreo (cioè direttamente proporzionale alla quantità di luce che filtra al di sotto delle chiome degli alberi).

Il sottobosco è un ambiente particolare nel quale le piante possono vivere al riparo dagli estremi termici, dal vento e dal disseccamento del terreno, in una atmosfera particolarmente ricca di CO<sub>2</sub> proveniente dalla respirazione del suolo.



Le specie tipiche del sottobosco sono adattate a vivere ad un livello di radiazione luminosa molto basso, sfruttando i *sunfleks* (macchie temporanee di luce dovute al movimento del sole e/o ai movimenti delle chiome degli alberi causati dal vento).

Nei boschi di caducifoglie, il sottobosco è costituito anche da specie che svolgono la maggior parte del ciclo vegetativo prima della piena fogliazione degli alberi, quando la luce che giunge al suolo è ancora relativamente elevata.



*Nei boschi misti* (cioè costituiti da più specie arboree) la struttura verticale è generalmente pluristratificata, con gli strati arborei inferiori costituiti dalle specie più tolleranti l'ombra (specie *sciafile*).

*Nei boschi puri* (cioè costituiti da una unica specie) la struttura verticale dei boschi maturi può risolversi nella coesistenza di più strati arborei nel caso di specie tolleranti l'ombra (uno dei quali può essere costituito anche dalla rinnovazione naturale della stessa specie arborea), mentre nel caso di specie spiccatamente *eliofile*, generalmente il piano arboreo si presenta monostratificato (in quanto le piante non possono sopravvivere a lungo in condizioni di ombreggiamento).



Ne deriva che la luce che giunge a livello del sottobosco è tendenzialmente superiore nel caso di boschi costituiti da specie eliofile rispetto ai boschi costituiti da specie sciafile.

Esiste una analoga stratificazione anche a livello ipogeo (apparati radicali) che favorisce un migliore sfruttamento dell'acqua e dei nutrienti presenti nel suolo.



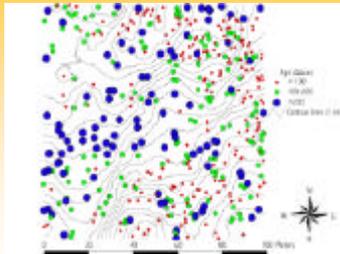
### Struttura orizzontale (tessitura)

La struttura orizzontale degli ecosistemi forestali è in genere più complessa di quella verticale.

Per quanto riguarda le specie vegetali, queste possono essere distribuite in vario modo (distribuzione casuale, regolare, per aggregati o gruppi). Tale distribuzione può dipendere dal tipo di mescolanza specifica, dal microclima, dalla macro (piante arboree) e dalla micro (piante erbacee) morfologia del terreno. La distribuzione orizzontale può dipendere anche dalle modalità di propagazione della specie (gamica o agamica) ed all'interno della propagazione gamica dalle caratteristiche del seme e dal tipo di disseminazione.



La struttura orizzontale delle specie arboree può costituire anche un adattamento a particolari condizioni ambientali (es. una struttura per aggregati è tipica delle condizioni estreme della fascia subalpina).



Anche la struttura orizzontale può influire sulle caratteristiche della componente faunistica dell'ecosistema

## Struttura temporale

Gli organismi vegetali ed animali svolgono attività diverse nei differenti periodi dell'anno (es. per i vegetali fasi vegetative, riproduttive, di riposo, per gli animali fasi di attività e di letargo, ecc.).

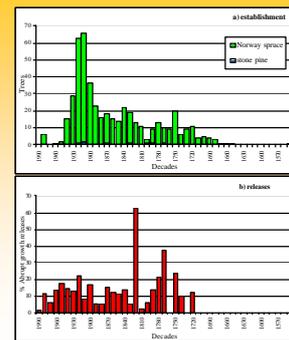
Per gli organismi che non possono spostarsi, come le piante, la scalarità con cui avvengono certi fenomeni costituisce un mezzo per evitare condizioni sfavorevoli (es. riposo vegetativo, dormienza del seme, scalarità di germinazione del seme, ecc.).

Lo studio della distribuzione nel tempo dei fenomeni biologici viene definito *fenologia* (es. per i vegetali la schiusura delle gemme, la fioritura, l'accrescimento longitudinale e diametrico, ecc.). Le possibilità di diffusione delle specie arbustive ed erbacee del sottobosco sono legate ai rapporti intercorrenti tra la fenologia di queste e la fenologia delle specie presenti nel piano arboreo sovrastante.



I processi di nascita, crescita, sviluppo e morte dell'individuo determinano il dinamismo delle popolazioni e, di conseguenza, anche delle comunità.

Le comunità non sono statiche ma cambiano continuamente nel tempo sotto il controllo di impulsi che vengono dall'interno stesso delle comunità oppure dall'esterno.



## Successione

La successione è il cambiamento di strutture e processi che avvengono all'interno di una comunità vegetale nel tempo.

*“The process of change by which biotic communities replace each other, and by which the physical environment becomes altered over a period of time”*

In molti ambienti si può osservare una caratteristica sequenza di comunità che successivamente occupano lo spazio disponibile e rimpiazzano la comunità precedente.

**Successione primaria:** ha inizio su un substrato che in precedenza era privo di copertura vegetale

**Successione secondaria:** è il processo di ricostituzione della vegetazione dopo che la copertura vegetale preesistente è stata distrutta

**Successione autogena:** i cambiamenti che avvengono sono indotti da processi biologici che avvengono all'interno della comunità vegetale (in genere competizione tra i diversi individui)

**Successione allogena:** i cambiamenti che avvengono sono indotti da eventi esterni (in genere disturbi abiotici naturali o antropici)

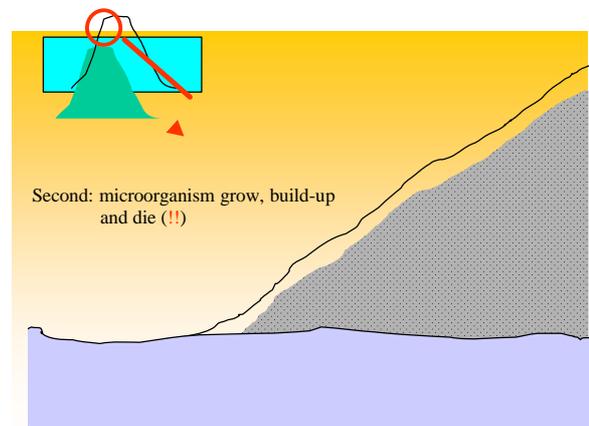
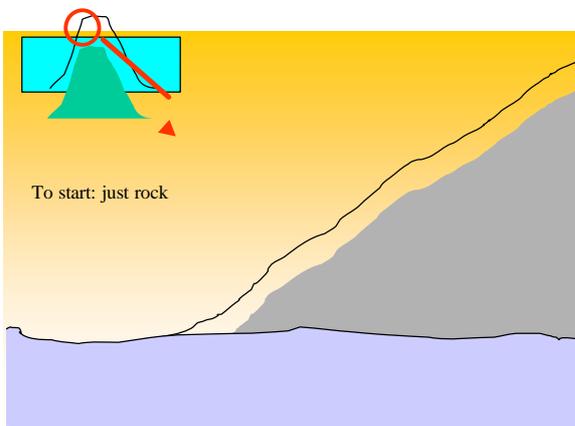
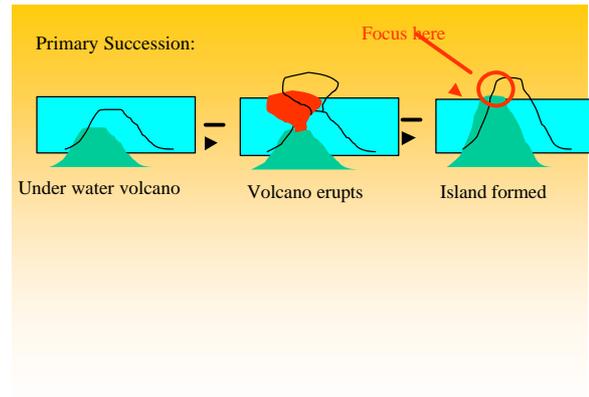
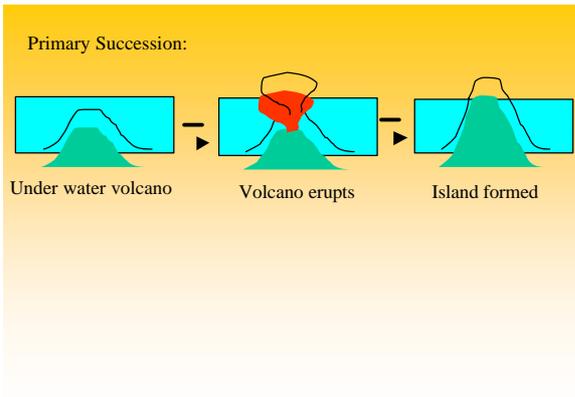
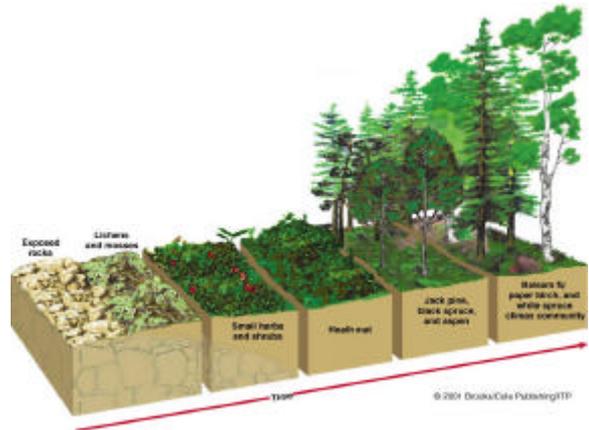
**Disturbo:** ogni evento che provoca il cambiamento della struttura dell'ecosistema, della comunità o della popolazione e, di conseguenza, ne modifica le caratteristiche fisiche e funzionali (Pickett et al., 1989)

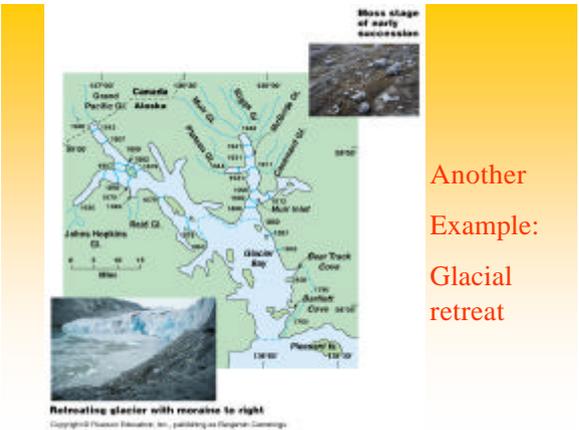
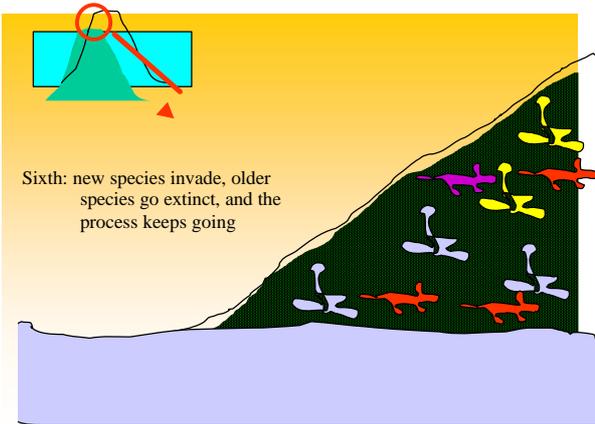
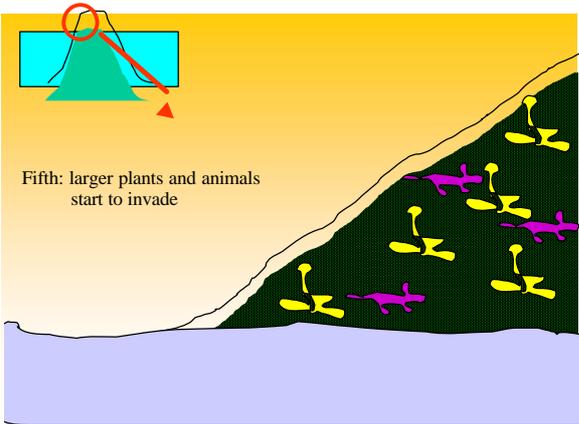
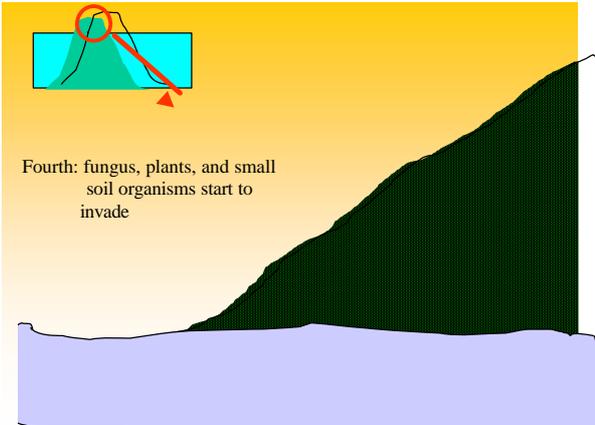
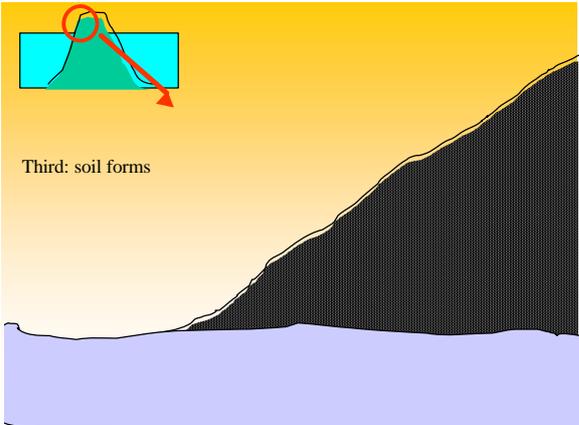


La **successione primaria** é l'insediamento e lo sviluppo di una comunità vegetale in habitat di nuova formazione in cui la copertura vegetale era assente.

Esempi:

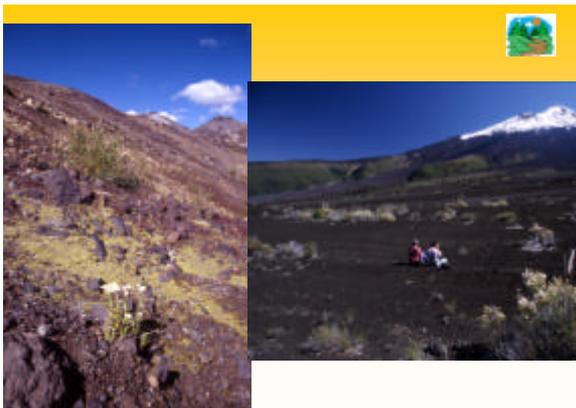
- dune di sabbia;
- colate laviche;
- morene abbandonate dal ritiro dei ghiacciai





Another Example:  
Glacial retreat

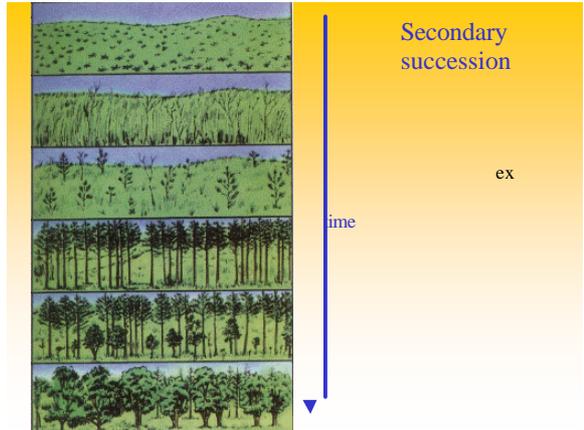
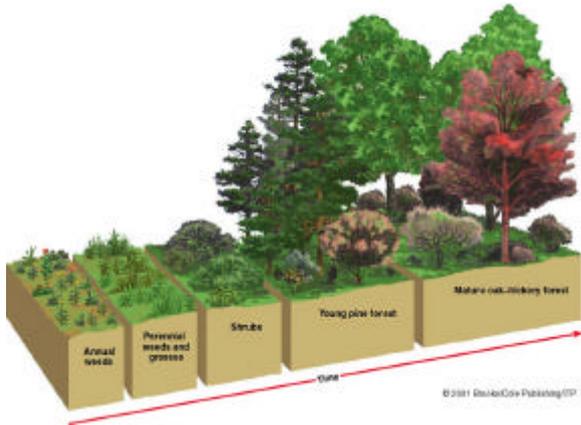


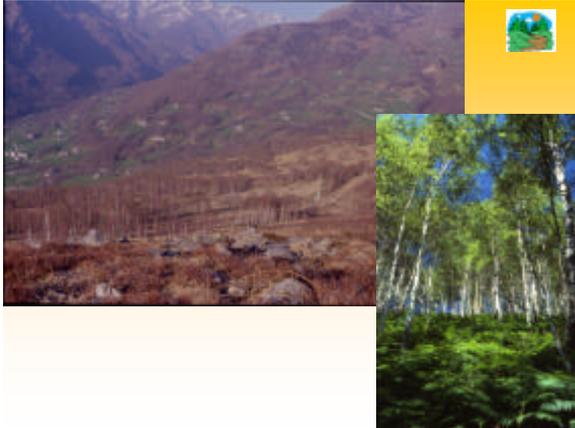


Una **successione secondaria** si verifica quando la colonizzazione avviene in un habitat che era già precedentemente provvisto di una copertura vegetale

Esempi

- Fuoco
- Altri tipi di disturbi naturali
- Abbandono di attività agricole





Nella **successione autogena** (o **endogena**) gli organismi sono gli agenti del cambiamento. L'habitat è modificato dagli organismi della comunità e queste modifiche sfavoriscono alcuni organismi e ne favoriscono altri.

I processi sono quindi controllati dagli elementi stessi della comunità mediante rapporti mutualistici o antagonistici.

Nella **successione allogena** gli agenti del cambiamento provengono dall'ambiente esterno alla comunità. L'habitat è modificato da agenti esterni e queste modifiche sfavoriscono alcuni organismi e ne favoriscono altri. Gli agenti esterni che provocano il cambiamento sono i disturbi (naturali o antropici)



**Processo di successione**

Metodi di studio:

- Studio diretto (diacronico) in aree di studio permanenti;
- Studio indiretto (sincronico) in aree di studio uniformi in cui il processo studiato ha avuto inizio in tempi diversi;
- Studio storico (integrazione tra documenti di archivio ed evidenze biologiche)

**Modelli di successione – Evoluzione storica**

I processi di successione (in particolare della successione primaria) hanno forti similitudini anche quando avvengono in popolamenti che hanno caratteristiche vegetazionali ed ecologiche molto diverse e vivono in diverse parti del pianeta.

Ad iniziare dal 19° secolo molti studiosi hanno iniziato ad effettuare queste osservazioni e a studiare questi processi ma è solo con **Clements (1916)** che si arriva alla prima definizione e descrizione generale del fenomeno.

Clements ha studiato le successioni vegetali sulle sponde del Lago Michigan in America Settentrionale.



Frederic Clements (1874-1945)



- Secondo Clements la colonizzazione procede dal suolo nudo e fino ad uno stadio finale in cui la vegetazione presente è in equilibrio con i fattori ecologici dominanti (**Teoria del Monoclimax**).
- La successione giunge quindi ad uno stadio finale che è determinato dal clima regionale; questo stadio finale si chiama **climax (the final condition of a vegetation of a climatic region through a climatic period, Clements, 1928)**.
- Il processo è universale, direzionale e prevedibile (Principio di convergenza ecologica)
- Visione "olistica" in cui la vegetazione climacica costituisce un insieme le cui caratteristiche non corrispondono alla sommatoria delle caratteristiche delle singole specie.
- Il climax "nasce, cresce e muore" come un organismo (la comunità è un "superorganismo").



- Le idee di Clements vennero fortemente criticate da **Gleason (1926)** il quale contrappone alla visione "olistica" di Clements una **visione "individualistica"** "The vegetation unit is a temporary and fluctuating phenomenon, dependent, in its origin, its structure, and its disappearance, on the selective action of the environment and on the nature of the surrounding vegetation"



- La cenosi non è un "superorganismo" ma è una "coincidenza". Ogni cenosi dello stesso tipo o simile esiste in quanto è il risultato degli stessi fattori causali.

- La successione non è quindi una sequenza regolare e fissa di stadi e non è prevedibile (non implica uno stadio finale equiparabile al climax).

Henry Gleason (1882-1975)



Tansley (1920, 1935) propose la teoria del **poli-climax (compromesso tra le posizioni di Clements e di Gleason)**.

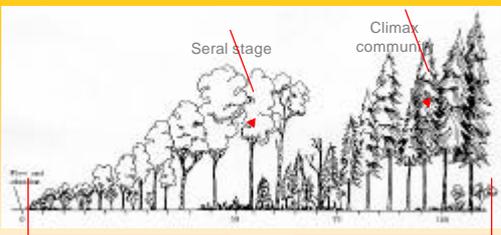
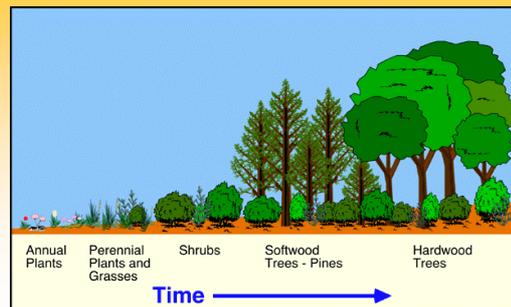
Secondo questa teoria molti fattori possono intervenire per impedire il raggiungimento del climax in una determinata area. Frequenti disturbi (fuoco, animali selvatici) oppure fattori ecologici fortemente limitanti (climi, caratteri del suolo) possono essere determinanti.



Arthur Tansley (1871-1955)

Secondo Tansley possiamo quindi avere un **pyral climax** (fuoco fattore determinante), un **edaphic climax** (suolo) ed un **biotic climax** (influenza di animali). Le condizioni finali saranno quindi un mosaico di climax diversificati dalle caratteristiche stazionali e dalle altre componenti dell'ecosistema.

### Fasi successione



La sequenza di comunità che si sostituiscono l'una all'altra in una determinata area viene detta sere o serie. Le comunità di transizioni vengono chiamati stadi (stadi serali o stadi della serie).

La comunità finale (massimo dell'evoluzione possibile) è il climax.



Si parla di **successioni regressive** quando si verificano fenomeni di impoverimento dell'ecosistema in termini di taxa, di biomassa e di relazioni accompagnate ad una dissipazione dell'energia ed a perdite di sostanze nutritive.

Questi fenomeni, che a volte possono condurre fino alla distruzione dell'ecosistema, hanno origine molto spesso da attività umane. Più raramente possono originare da eventi naturali (oscillazioni del clima).

- Paraclimax**
- Subclimax**
- Consortio durevole**
- Vegetazione azonale**
- Vegetazione potenziale**

Le successioni e le risultanti sere avvengono su una grande varietà di substrati geologici (depositi alluvionali, morene, dune di sabbia ecc.). Secondo la teoria del monoclimax lo stadio finale è uguale per tutte (indipendentemente dalle condizioni iniziali) ma la strada per giungere al climax può essere diversa.

Si individuano tre principali tipi di sere:

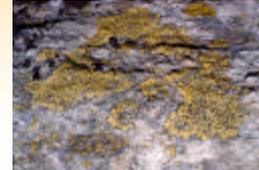
**Xerosere, Mesosere ed Hydrosere**

Xerico, mesico ed idrico esprimono gli estremi e le condizioni intermedie all'interno di un gradiente caratterizzato dalla disponibilità di acqua.

**Xerosere** inizia tipicamente da una superficie rocciosa (litosere); l'ambiente è inospitale, le temperature sono elevate di giorno e fredde di notte e manca il suolo.

Le prime comunità pioniere sono i licheni. La presenza dei licheni favorisce una limitata ritenzione idrica che permette l'insediamento dei muschi. Questa prima fase di colonizzazione delle rocce può durare decenni o addirittura centinaia di anni.

Aumentano le specie di muschi e licheni presenti fino a che arrivano le prime specie erbacee ed arbustive.



**Mesosere** è molto meno frequente rispetto alle altre due. In condizioni mesofile (suoli profondi, disponibilità di acqua ma non eccesso) è infatti poco frequente osservare una successione primaria (più spesso abbiamo successioni secondarie).

Lo stadio iniziale è dominato da specie erbacee, poi arbusti e poi vegetazione arborea.

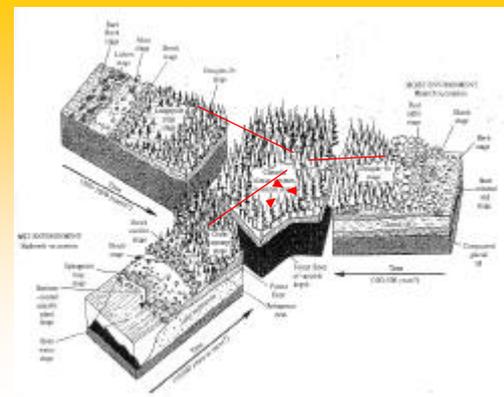
Il dinamismo è più veloce rispetto alle xerosere ed alle idrosere.

**Hydrosere** inizia spesso sulle sponde di laghi o zone con ristagno di acqua (es laghetti glaciali).

In questo caso spesso la prima colonizzazione avviene per mezzo di sfagni che formano una strato galleggiante che, attraverso generazioni successive, forma un tappeto che si appoggia sul fondo del lago. A questo punto, gradualmente, arrivano altri muschi, poi specie erbacee, arbustive ed infine arboree.



Caratteristica delle Hydrosere è la colonizzazione concentrica che parte dalle sponde e procede verso il centro del lago.



Watt (**Pattern and process paradigm**, 1947) propone un nuovo punto di vista:

- E' possibile individuare degli aggregati di individui (chiazze di vegetazione) che formano un mosaico entro una superficie di maggiore estensione (la comunità);

-Ogni chiazza rappresenta una fase di un processo dinamico che può essere suddiviso in due parti: una prima parte in cui viene accumulata biomassa e si modifica l'ambiente ed una seconda parte in cui avvengono processi di demolizione di quanto accumulato nella parte precedente (**mosaico dinamico**).

-Ogni chiazza, ogni stadio serale, è presente per una superficie proporzionale alla sua durata (stretta relazione tra struttura e dinamica temporale). Costanza della vegetazione in un territorio ampio ma continui squilibri ad una scala più locale.

- (a) Plant growth, by producing a physical structure, influences the environment, as well as the environment influencing growth.
- (b) The resulting vegetation structure is not enduring but decays with time as plant death occurs.
- (c) Decay opens the way to renewed growth.
- (d) Processes (a) through (c) continue and are an important part of the definition of the community.

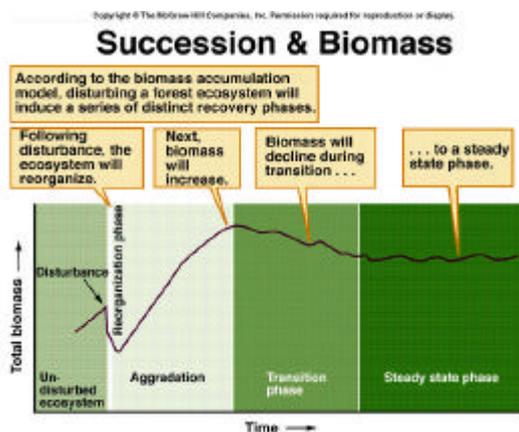
Le idee di Watts costituiscono le basi per la teoria di "shifting mosaic steady-state", elaborata da Borman e Likens (1979)

### "Shifting mosaic steady-state model" Bormann e Likens (1979)

Il modello di Watt è stato ripreso e completato con dati quantitativi. Il "shifting mosaic steady-state" (Borman and Likens 1979) rappresenta una distribuzione complessivamente stazionaria di stadi successionali (sere) ma una elevata variabilità a piccola scala prevalentemente creata da una "gap dynamic". Il modello prevede 4 fasi di successione dopo un ipotetico taglio raso.

- 1) **Reorganization.** Forest loses biomass and nutrients. 0 to 20 years after a clearcut, biomass of regrowth decreases as decomposition of organic matter is faster than the accumulation of new growth. Initially, biomass was increasing rapidly due to the dispersal or re-growth of vegetation in the gaps created by the clearcut.

- 2) **Aggradation.** Ecosystem reaches peak biomass. 20-150 years: increase in biomass. After 20 years the canopy closes. This is called the stem exclusion stage-light is excluded from the forest floor. Competitive thinning allows for the development of a stand of large, old early successional trees
- 3) **Transition.** Biomass declines from peak. Begins with treefall of early successional trees and accumulation of tree gaps: biomass drops. Decomposition and mortality outweigh growth of new biomass.
- 4) **Steady-State.** Biomass fluctuates around mean. Dynamic equilibrium reached. No net change in biomass. Uneven age stand of trees. All three previous stages are present in a forest, but their spatial distribution maintains a near constant level of biomass. Early and late successional species are maintained in the landscape barring any catastrophic disturbance.



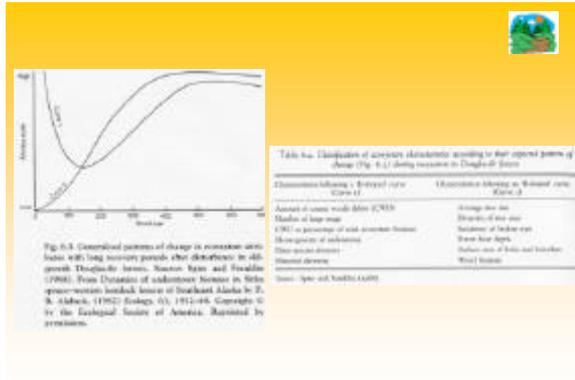
Whittaker (1953) propose una **climax pattern hypothesis** " a community is a dynamic grouping of populations, interacting, and somewhat distinctive in composition and structure"

Le singole specie sono distribuite lungo gradienti ambientali e sono quindi associate in modo molto diversificato nel tempo e nello spazio. Una singola specie può essere presente in diverse comunità.

La vegetazione può quindi essere vista come un complesso di comunità integrate tra di loro (continuum) e non come un mosaico di situazioni discrete.

Evoluzione più recente:

- Maggiore consapevolezza del ruolo svolto dai **disturbi naturali** (Pickett, White, 1985), visione dinamica della successione non statica.
- Resta valido il modello generale di successione ma ogni comunità vegetale è soggetta ad una complessa rete di fattori che ne condizionano i tempi ed i modi della successione: regime di disturbo, fattori ambientali, modalità di propagazione e biologia delle specie.
- Continuo modificarsi della struttura e della composizione dei popolamenti forestali sotto l'azione di fattori autogenici ed allogeni. Alcuni stadi possono permanere per periodi anche molto lunghi.
- Il concetto di climax (equilibrio finale) non è più accettato. Il termine climax è ancora oggi utilizzato (più o meno correttamente ed informalmente); il termine steady-state è molto utilizzato nei paesi anglosassoni.
- Constant change, rather than persistent climax best describes most ecosystems



### Velocità dei processi di successione

La velocità con la quale procede la successione è molto variabile e dipende da:

- il grado dei cambiamenti ambientali che devono avvenire prima che una comunità possa essere sostituita da un'altra. Più profondo è il cambiamento e più lungo è il periodo di permanenza dello stadio;
- La produttività degli organismi e l'efficienza con cui si producono i cambiamenti; più alta è la produttività e l'efficienza degli organismi e più corta è la durata dello stadio;
- La longevità degli organismi dominanti dello stadio serale: maggiore è la longevità e più lunga è la durata dello stadio serale;
- Il grado con il quale le comunità, in ogni particolare stadio, occupano e dominano il sito resistendo alle invasioni di altre specie: migliore è lo sviluppo della comunità più a lungo durerà il relativo stadio.



### How long do successions last?

- Il tempo necessario per giungere agli stadi finali della serie (climax secondo Clements) variano a seconda delle specie e dell'ambiente:
  - Nelle foreste umide tropicali la foresta ritorna allo stadio preesistente in circa 100 anni dopo un taglio raso
  - In North Carolina occorrono circa 150-200 anni per passare da campi agricoli abbandonati a foresta matura di querce ed hickory
  - Le foreste di faggio ed acero delle sponde del Lago Michigan si formano dopo oltre 1000 anni dall'inizio della colonizzazione delle dune
  - Dalla colonizzazione delle morene abbandonate dal ghiacciaio occorrono circa 1000 anni per giungere alla cembreta pura (Vallese, CH).

Velocità della successione primaria e velocità della successione secondaria



### Meccanismi dei processi di successione (1)

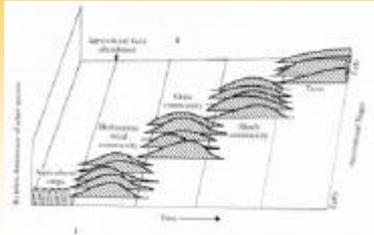
Egler (1954) propose due modelli di successione (basando le sue osservazioni in campi abbandonati):

- Relay floristic
- Initial floristic



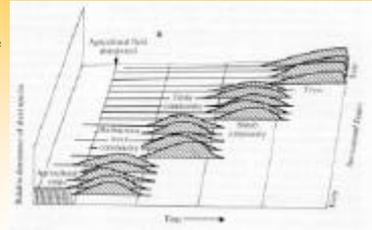
## Meccanismi dei processi di successione (1)

Il primo modello (**Relay floristic**) descrive il processo di colonizzazione come ondate successive di specie diverse che invadono l'area. E' una diversa raffigurazione del modello di Clements in cui ogni stadio (gruppo di specie) prepara le condizioni per l'insediamento delle specie successive.



## Meccanismi dei processi di successione (1)

Il secondo modello (**initial floristic**) prevede che tutte (molte o la maggior parte delle specie) sono già presenti fin dalle prime fasi della colonizzazione. In ogni stadio alcune specie assumono la dominanza perché riescono meglio a sfruttare le condizioni stazionali.



## Meccanismi dei processi di successione (2)

- Connell e Slatyer (1977) hanno messo in evidenza i principali meccanismi che agiscono nel corso dei processi di successione.
- Questi meccanismi descrivono gli effetti di una specie sulle probabilità di insediamento di un'altra specie.
- I principali meccanismi individuati sono:
  - **Facilitazione**
  - **Tolleranza**
  - **Inibizione**

## Facilitazione

- La facilitazione rappresenta la visione originaria di Clements. Le specie pioniere modificano l'ambiente e creano le condizioni favorevoli ad altre specie che possono essere transitorie o definitive.
- Un esempio di facilitazione è costituito dalle leguminose (azoto-fissatrici) o dai licheni che colonizzano le rocce.

## Inibizione

- La presenza di alcune specie può inibire l'insediamento di altre. Secondo questo meccanismo nessuna specie è più efficiente di altre, le specie si ostacolano tra di loro e si mantengono fino a quando fenomeni di disturbo esterno, attività di parassiti o invecchiamento ne determinano la morte. A questo punto vengono sostituite da altre meno sensibili ai disturbi o, semplicemente, più longeve.

## Tolleranza

- Il modello di tolleranza si realizza quando le specie interessate possiedono caratteri ecologici diversi e quindi non entrano in competizione tra di loro. Alcune specie quindi non vengono né favorite né inibite dalla presenza di altre ma possono insediarsi solo in quanto più efficienti nello sfruttamento delle risorse ambientali.
- Secondo questo meccanismo i primi stadi della successione sono dominati da specie poco competitive e poco longeve (ma che sono meglio attrezzate per sopportare l'ambiente aspro). Negli stadi successivi subentrano specie più competitive ma con accrescimento più lento.

### facilitation

- early species alter conditions or availability of resources - *facilitates* another species colonising



### inhibition

- resident species prevents or slows (*inhibits*) colonisation by new species (space pre-emption)



### tolerance

- early species little or no effect on late species - species able to *tolerate* low levels of resource



- facilitation
- inhibition

} species replacements affected by present residents (relay floristic)

- Tolerance

} species replacements **not** affected by present residents (initial floristic)

