

LA STRUTTURA GENETICA SPAZIALE PUÒ ESSERE UTILIZZATA COME INDICATORE DI VETUSTÀ DEI BOSCHI DI FAGGIO? PRIMI RISULTATI IN ITALIA CENTRALE

Donatella Paffetti¹, Silvia Fiorentini², Cristina Vettori³, Francesca Bottalico²
Anna Buonamici³, Alberto Maltoni², Susanna Nocentini²
Raffaello Giannini², Davide Travaglini²

¹Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente (DISPAA), Università degli Studi di Firenze; donatella.paffetti@unifi.it

²Dipartimento di Gestione dei Sistemi Agrari Alimentari e Forestali (GESAAF), Università degli Studi di Firenze

³Istituto di Bioscienze e Biorisorse (IBBR), Consiglio Nazionale delle Ricerche, Sesto Fiorentino (FI)

La variabilità genetica è un fattore determinante a lungo termine di adattamento e plasticità della popolazione. Ciò è essenziale per la sopravvivenza di tutte le popolazioni, ma è ancora più importante per i popolamenti forestali. La gestione forestale è una delle attività antropiche che può alterare le caratteristiche strutturali e la variabilità genetica delle foreste.

Le foreste vetuste sono ecosistemi che si sono sviluppati per molti anni in assenza di disturbi umani; sono di solito percepite come sistemi biologici complessi, composti da alberi secolari di grandi dimensioni e da materiale legnoso in decomposizione che costituiscono habitat importanti per molte specie animali e vegetali. In Italia, dove la pressione antropica sulle foreste ha una storia molto antica, le foreste con caratteristiche potenzialmente vetuste sono rare e sono state osservate in alcune aree remote delle Alpi e degli Appennini. La maggior parte degli studi sui popolamenti vetusti si sono concentrati sull'identificazione di quali attributi strutturali siano più strettamente correlati alla vetustà (ad esempio il numero di grandi alberi viventi e la quantità di legno morto), mentre poco si sa sulla struttura genetica spaziale dei boschi non gestiti da molto tempo.

L'obiettivo di questo studio è stato quello di verificare se la struttura spaziale della diversità genetica può essere utilizzata come indicatore genetico di vetustà.

Parole chiave: struttura spaziale genetica, *landscape genetics*, boschi vetusti, *Fagus sylvatica* L.

Keywords: spatial genetic structure, *landscape genetics*, old-growth forest, *Fagus sylvatica* L.

<http://dx.doi.org/10.4129/2cis-dp-stru>

1. Introduzione

Gli ecosistemi terrestri hanno una "capacità interna" di reagire ai disturbi ambientali e ai cambiamenti globali grazie alla variazione genetica intrinseca in ogni organismo vivente. In effetti, i geni determinano i *pathway* metabolici di risposta al disturbo (Schaberg *et al.*, 2008). A questo proposito, per valutare lo *status* genetico di un ecosistema, e quindi la sua capacità di reagire/adattarsi, è fondamentale analizzare le variazioni ipotetiche della variabilità genetica della popolazione e le conseguenze di tali modifiche. Inoltre, la diversità genetica è fondamentale per la sopravvivenza e l'evoluzione delle popolazioni mediante la risposta selettiva ai diversi stimoli ambientali (Schaberg *et al.*, 2008). Pertanto, la variabilità genetica è un fattore determinante a lungo termine di plasticità e adattamento delle popolazioni. Ciò è particolarmente importante ed essenziale per la sopravvivenza di tutte le popolazioni, ma è ancora più critico per i popolamenti forestali per la loro limitata mobilità, i tempi necessari per raggiungere la maturità riproduttiva e, in generale, i loro lunghi cicli vitali (Finkeldey e Ziehe, 2004). La gestione forestale è

una delle attività antropiche che può alterare sia le caratteristiche strutturali che la variabilità genetica delle foreste. Le attività antropiche influenzano la variabilità alterando la diversità genetica delle popolazioni e, in particolare, il flusso genico (Finkeldey e Ziehe, 2004). In effetti, le attività selvicolturali possono ridurre la densità e/o la dimensione di una popolazione, portando ad una riduzione del flusso genico e ad un conseguente aumento della consanguineità con diversi effetti di deriva genetica (Finkeldey e Ziehe, 2004; Hosius *et al.*, 2006). Nel breve termine, la selvicoltura rimuovendo un certo numero di alberi (quindi i loro alleli) rappresenta una forza selettiva di origine antropica.

La struttura della diversità genetica (la distribuzione eterogenea e non casuale dei geni e dei genotipi) di una popolazione è un sistema dinamico e mutevole (Hosius *et al.*, 2006) e la gestione può potenzialmente avere un impatto negativo sulla struttura genetica delle foreste se alleli "importanti" per l'adattamento vengono rimossi. La plasticità fenotipica viene definita come la capacità di un dato genotipo (cioè, un singolo *set* di geni) di generare una serie di diversi fenotipi in risposta a diverse condizioni ambientali (Pigliucci *et al.*, 2006).

Pertanto, la conservazione di un ecosistema nel lungo periodo è legata alla “capacità di vita” di una popolazione (cioè, dei suoi individui) nel contrastare i cambiamenti ambientali e per favorire la conservazione è fondamentale la comprensione della struttura della diversità genetica di una popolazione (Jump e Penuelas, 2005). È generalmente accettato che i genotipi tendono a presentare una distribuzione non casuale all'interno delle popolazioni naturali (Epperson, 2000). Tuttavia, dati empirici necessari a chiarire i modelli specifici di struttura genetica tra foreste primarie e gestite sono ancora incompleti e questo è ancora più vero per la strutturazione di genotipi rispetto ai fenotipi in scala spazio-temporale.

Le foreste vetuste sono ecosistemi che si sono sviluppati per molti anni in assenza di disturbi antropici, sono percepite come sistemi biologici complessi composti da alberi secolari di grandi dimensioni e da materiale legnoso in decomposizione che costituiscono *habitat* importanti per molte specie animali e vegetali. Secondo il *Forest Resource Assessment* (FAO-FRA 2010), le foreste primarie (ossia foreste di specie autoctone dove non ci sono chiari, visibili segni di attività umane e i processi ecologici non sono stati alterati in modo significativo) rappresentano il 36% della superficie forestale mondiale; la maggior parte di queste foreste sono in America (66%), mentre in Europa, se si esclude la Federazione Russa, le foreste primarie sono rare (0,4%). In Italia, dove la pressione antropica sulle foreste ha una storia molto antica, le foreste con caratteristiche potenzialmente vetuste sono in numero esiguo e sono state osservate in alcune aree remote delle Alpi e degli Appennini, spesso all'interno di aree protette. La maggior parte degli studi sui popolamenti vetusti si sono concentrati sull'identificazione di quali attributi strutturali siano più strettamente correlati alla vetustà (ad esempio il numero di grandi alberi viventi e la quantità di legno morto) (Barbati *et al.*, 2012), mentre poco si conosce sulla struttura genetica dei boschi non gestiti da molto tempo. Dati pubblicati in Paffetti *et al.* (2012) indicano che un bosco vetusto di faggio mostra livelli di diversità genetica simili a quelli riscontrabili in una faggeta gestita, ma il bosco vetusto presenta una struttura spaziale della diversità genetica complessa e non casuale dove ogni sottopopolazione rappresenta un gruppo familiare. A partire da quest'ultima osservazione, l'obiettivo di questo studio è stato quello di verificare se la struttura spaziale della diversità genetica può essere utilizzata come indicatore genetico di vetustà in popolamenti dominati da questa specie.

Il lavoro è stato sviluppato seguendo 2 *step*:

- 1) elaborazione di un metodo di campionamento per l'applicazione dell'indicatore genetico di vetustà;
- 2) validazione dell'indicatore genetico di vetustà.

2. Materiali e Metodi

2.1 Aree di studio

2.1.1 Area di studio: Fonte Novello (Pietracamela-TE)
Il primo *step* si basa sull'area di studio considerata in Paffetti *et al.* (2012), situata in località Fonte Novello all'interno del Parco Nazionale del Gran Sasso e Monti

della Laga. Tale ricerca aveva esaminato due popolamenti, che nel presente lavoro sono denominati “Plot A” e “Plot A1”, posti ad una distanza di circa 2 km l'uno dall'altro. Il Plot A ha una superficie di 0,64 ettari ed è situato in una faggeta pura con evidenti caratteri di vetustà, dove, nel corso degli ultimi 400 anni, non è stato effettuato nessun tipo di utilizzazione a causa di conflitti amministrativi tra i due comuni confinanti di Pietracamela e di Fano Adriano. Il Plot A1 ha una superficie di 0,27 ettari ed è inserito in una faggeta pura, gestita, attraverso una fase preliminare di conversione intensiva da ceduo in fustaia mediante diradamento dal basso seguita da un regime a tagli successivi; nell'area, 6 anni prima dell'inizio dello studio, è stato effettuato un taglio di semenzatura.

Lo studio di Paffetti *et al.* (2012) evidenziava una maggiore complessità strutturale associata alla faggeta non gestita. Infatti, gli alberi censiti nel Plot A presentano un'ampia gamma di diametri, variabile tra 8 e 230 cm, mentre il Plot A1, era caratterizzato da una distribuzione delle piante in classi di diametro unimodale, con un *range* tra 11 e 57 cm e con un picco nella classe di diametro di 25 cm.

La struttura verticale consiste di tre strati nel Plot A e di due nel Plot A1. Il modello spaziale di distribuzione orizzontale mostra una struttura a gruppi nel bosco vetusto contrapposta ad una struttura casuale nel bosco gestito.

2.1.2 Area di studio: Sasso Fratino (Bagno di Romagna - FC)

Il secondo *step* di questo studio è stato condotto nella Riserva Integrale di Sasso Fratino, all'interno del Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi, Monte Falterona e Campigna, come descritto in Travaglini *et al.* (2012). La riserva è stata istituita nel 1959. L'area di studio, di 0,92 ettari, in questo lavoro denominata “Plot B”, si trova nel comune di Bagno di Romagna (FC), all'interno del nucleo storico della Riserva, nella zona denominata “Quota 900”. Si tratta di una foresta di faggio misto con abete bianco.

Nel cuore della Riserva le attività selvicolturali si sono concluse non meno di 70 anni fa e le utilizzazioni passate sono state discontinue e di bassa intensità a causa della difficoltà di accesso (Travaglini *et al.*, 2012). Il faggio è la specie prevalente, rappresentando il 54% del numero totale di alberi e oltre il 75% di area basimetrica totale. I faggi presentano dimensioni ragguardevoli: l'altezza media è pari a 40 m con una altezza massima di 45 m; il diametro medio è pari a 76 cm con un diametro massimo di 126 cm.

La distribuzione del numero di piante in classi di diametro risulta essere unimodale e piuttosto uniforme. La struttura verticale consiste di tre strati ed il modello spaziale di distribuzione orizzontale mostra una struttura casuale (Travaglini *et al.*, 2012).

2.2 Analisi molecolari

2.2.1 Metodo di campionamento

I dati molecolari ottenuti nel lavoro di Paffetti *et al.* (2012) sono stati utilizzati in questo studio per il rag-

giungimento dei risultati del primo *step*. Il materiale vegetale era stato prelevato da ogni pianta presente nel Plot A e A1, effettuando di fatto un censimento. Dal materiale vegetale prelevato (gemme) è stato estratto il DNA genomico e di ogni albero fu definito il *genotyping* mediante 4 loci nucleari microsatelliti (nSSR): FS1-15, FS4-46, FS1-25 e FCM5, amplificati via PCR come riportato in Paffetti *et al.* (2012). Considerato che il censimento può richiedere tempi lunghi per la raccolta del materiale vegetale e per le successive analisi genetiche, i dati rilevati nei Plot A e A1 sono stati utilizzati per validare un metodo di campionamento per l'applicazione dell'indicatore genetico di vetustà. Si è operato simulando campionamenti di diversa dimensione al fine di individuare quale di questi avesse fornito risultati paragonabili con quelli ottenuti con il censimento e eventualmente individuare quale fosse la migliore dimensione del campione da adottare. Pertanto sono stati simulati tre campionamenti randomizzati stratificati, supponendo che il fattore da correlare al carattere struttura spaziale della diversità genetica fosse la distribuzione in classi di diametro del popolamento, basati, rispettivamente, sul 60%, 30% e 15% del numero totale delle piante presenti in ciascun plot.

2.2.2 Applicazione del metodo di campionamento

Le analisi effettuate per il raggiungimento dei risultati del secondo *step* sono state eseguite a partire dal materiale vegetale raccolto da un campione di piante di faggio presenti nel Plot B, utilizzando il metodo di campionamento descritto in precedenza e la migliore dimensione campionaria individuata sulla base dei risultati ottenuti nel primo *step*. Dal materiale vegetale prelevato (gemme o tessuto cambiale) è stato estratto il DNA genomico e di ogni singolo albero è stato definito il *genotyping* mediante l'utilizzo degli stessi 4 loci nucleari microsatelliti (nSSR) utilizzati per le analisi eseguite nel lavoro di Paffetti *et al.* (2012).

2.3 Analisi statistiche

Le statistiche di diversità genetica sono state calcolate usando SPAGeDi 1.3a (Hardy e Vekemans, 2002) e GENEPOP 3.3 (Raymond e Rousset, 1995) con le stesse condizioni riportate in Paffetti *et al.* (2012). La spazializzazione della struttura della diversità genetica nei diversi plot è stata ottenuta con i *software* STRUCTURE vers. 2.3 (Pritchard *et al.*, 2000) e GENELAND vers 3.0 (Guillot *et al.*, 2009) con le stesse condizioni riportate in Paffetti *et al.* (2012). La stima della quantità di variazione genetica tra e dentro i gruppi considerati è stata calcolata tramite analisi gerarchiche di varianza molecolare (AMOVA) (Excoffier *et al.*, 1992).

3. Risultati e discussione

3.1 Censimento vs. campionamento

Dal lavoro di Paffetti *et al.* (2012) appare chiaro che la diversità genetica determinata usando come marcatori molecolari 4 loci nucleari microsatelliti (nSSR) risulta elevata in entrambi i plot di Fonte Novello, fatta eccezione per il numero di alleli rari (alleli con frequenza

minore del 5%) che è risultato inferiore nel Plot A1 (bosco gestito) (Tab. 1). Inoltre, la divergenza genetica tra i due plot risulta molto bassa ($F_{ST} = 0,01$), confermando che i livelli di variabilità genetica tra i due siti sono comparabili. Invece, la struttura spaziale genetica dei due plot ha messo in evidenza due situazioni opposte.

Il popolamento del Plot A (bosco vetusto), suddivisibile in 7 sottopopolazioni, ognuna costituita da alberi geneticamente più simili tra loro che con ogni altro (Fig 1 a e b), presenta una struttura spaziale della diversità genetica complessa. Viceversa il popolamento del Plot A1 (bosco gestito) presenta una struttura molto più semplificata formata solo da 2 sottopopolazioni (Fig. 2 a e b). Più in generale, dai risultati ottenuti con l'analisi molecolare di tutti gli alberi presenti nei siti esaminati (100 e 134 rispettivamente nel Plot A e A1), si evince che la struttura spaziale delle diversità genetica può essere considerata un indicatore genetico di vetustà. I risultati ottenuti con il campionamento randomizzato stratificato hanno evidenziato che:

- il campionamento con riduzione del numero di piante al 30% del totale per il Plot A (bosco vetusto di Fonte Novello) (Fig. 3 c e d) è rappresentativo del censimento. Infatti, tramite un'analisi gerarchica di varianza molecolare (AMOVA) si mette in evidenza che tra il censimento e il campionamento del 30% degli alberi non ci sono differenze significative di varianza genetica (Tab. 2). Anche per il Plot A1 (bosco gestito di Fonte Novello) il modello simulato di campionamento del 30% di piante (Fig. 4 c e d) risulta rappresentativo del censimento (Tab. 2);

- dal confronto tra i gruppi dei Plot A e A1, ottenuti con il censimento tramite un'analisi gerarchica di varianza molecolare (AMOVA), come atteso dai risultati di divergenza genetica ($F_{ST} = 0,01$), risulta significativa una percentuale di varianza genetica tra i due gruppi prossima allo 0 (nessuna variabilità genetica tra i due gruppi), mentre tutta la diversità risulta significativamente associata alla variazione genetica tra le piante (Tab. 3). I dati riportati in tabella 3 indicano che i risultati del confronto tra i due gruppi ottenuti con riduzione del campione al 30% delle piante sono paragonabili a quelli ottenuti con il censimento. Ciò conferma che il campionamento randomizzato stratificato con riduzione del numero di piante al 30% del totale si può considerare rappresentativo.

3.2 Validazione dell'indicatore genetico di vetustà

In questo *step* il bosco vetusto di Fonte Novello è stato confrontato con il bosco vetusto di Sasso Fratino al fine di verificare se anche a Sasso Fratino si presentasse una struttura spaziale genetica complessa in un popolamento non gestito da diversi decenni.

A Sasso Fratino le analisi genetiche sono state fatte eseguendo un campionamento randomizzato stratificato (§ 2.2) prelevando materiale vegetale dal 30% delle piante presenti (campione di 27 piante).

In tabella 1 si riportano i risultati di diversità genetica rilevata a Sasso Fratino con gli stessi 4 loci nSSR utilizzati nei due plot di Fonte Novello, uno gestito e l'altro non gestito.

I risultati ottenuti mettono in evidenza che i parametri di diversità genetica riscontrati nei boschi vetusti di Fonte Novello (Plot A) e Sasso Fratino (Plot B) sono tra loro paragonabili e sono simili a quelli che si riscontrano nel bosco gestito di Fonte Novello (Plot A1) (Tab. 1) confronto tra i campionamenti con riduzione al 30%). La popolazione di faggio del bosco vetusto di Sasso Fratino (Plot B) presenta una struttura spaziale della diversità genetica complessa e non casuale, così come osservato nel caso del bosco vetusto di Fonte Novello (Plot A) (Fig. 3 a e b) a differenza di quanto riscontrato nel bosco gestito (Plot A1) (Fig. 4 a e b):

- (i) la popolazione del Plot B ottenuta mediante campionamento stratificato con riduzione al 30% è suddivisibile in 5 gruppi genetici (5 sottopopolazioni) (Fig. 5 a e b);
- (ii) la popolazione del Plot A ottenuta mediante campionamento stratificato con riduzione al 30% è suddivisibile in 4 gruppi genetici (4 sottopopolazioni) (Fig. 3 a e b);
- (iii) la popolazione del Plot A1 ottenuta mediante campionamento stratificato con riduzione al 30% è suddivisibile in 2 gruppi genetici (2 sottopopolazioni) (Fig. 4 a e b).

4. Conclusioni

In conclusione possiamo affermare che i boschi vetusti puri o a prevalenza di faggio non presentano tassi di diversità genetica diversi da quelli riscontrabili in boschi gestiti, ma una struttura spaziale della diversità genetica complessa e non casuale.

I boschi vetusti presentano una struttura spaziale complessa (una distribuzione eterogenea e non casuale dei genotipi) e quindi sono un sistema dinamico e mutevole, che contengono in sé le potenzialità attraverso la generazione di nuova variabilità genetica (ottenuta per mutazione genica, per ricombinazione tra genotipi, per flusso genico tra sottopopolazioni) di rispondere/adattarsi ai disturbi ambientali. In ultima analisi la struttura spaziale genetica di un popolamento può essere utilizzata come indicatore di vetustà dei boschi di faggio.

Le prime esperienze condotte in Italia indicano che ai fini dell'applicazione dell'indicatore genetico di vetustà è sufficiente campionare circa il 30% delle piante presenti nel sito utilizzando un campionamento randomizzato stratificato in funzione della ripartizione delle piante in classi di diametro.

Tabella 1. Stime di diversità genetica nei Plot A, A1 e B. Numero di alleli (N), numero di alleli rari (N_{rari}), eterozigosi attesa (H_a), indice di fissazione (F_{IS}) e frequenza di alleli nulli (Alleli nulli) per i 4 loci nSSR e media dei loci.

Table 1. Genetic variability estimates in Plot A, A1 and B. Number of alleles (N), number of rare alleles (N_{rare}), expected heterozygosity (H_e), fixation indexes (F_{IS}) and null allele frequencies (null alleles) for the four nSSR loci and averaged over loci.

<i>Plot A (Bosco vetusto-Fonte Novello)</i>										
	<i>Totale</i>					<i>30% del totale</i>				
<i>Locus</i>	<i>N</i>	<i>N_{rari}</i>	<i>H_a</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>Alleli nulli</i>	<i>N</i>	<i>N_{rari}</i>	<i>H_a</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>Alleli nulli</i>
FS1-15	16	10	0,87	0,15	0,04	11	4	0,87	0,17	0,06
FS4-46	18	14	0,86	0,41	0,16	14	9	0,84	0,27	0,09
FMC 5	18	11	0,91	0,25	0,09	15	6	0,91	0,21	0,06
FS1-25	18	14	0,83	0,13	0,03	17	11	0,88	0,15	0,06
<i>Media</i>	<i>17,5</i>	<i>12,2</i>	<i>0,87</i>	<i>0,24</i>	<i>0,08</i>	<i>14,2</i>	<i>7,5</i>	<i>0,87</i>	<i>0,20</i>	<i>0,07</i>
<i>Plot A1 (Faggeta gestita-Fonte Novello)</i>										
	<i>Totale</i>					<i>30% del totale</i>				
<i>Locus</i>	<i>N</i>	<i>N_{rari}</i>	<i>H_a</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>Alleli nulli</i>	<i>N</i>	<i>N_{rari}</i>	<i>H_a</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>Alleli nulli</i>
FS1-15	13	8	0,80	0,07	0,03	11	4	0,87	0,17	0,06
FS4-46	10	5	0,79	0,43	0,17	14	9	0,84	0,27	0,09
FMC 5	14	8	0,88	0,32	0,13	15	6	0,91	0,21	0,06
FS1-25	13	6	0,86	0,14	0,05	17	11	0,88	0,15	0,06
<i>Media</i>	<i>12,5</i>	<i>6,7</i>	<i>0,83</i>	<i>0,24</i>	<i>0,09</i>	<i>14,2</i>	<i>7,5</i>	<i>0,87</i>	<i>0,20</i>	<i>0,07</i>
<i>Plot B (Bosco vetusto-Sasso Fratino)</i>										
						<i>30% del totale</i>				
<i>Locus</i>						<i>N</i>	<i>N_{rari}</i>	<i>H_a</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>Alleli nulli</i>
FS1-15						17	12	0,90	0,18	0,01
FS4-46						13	7	0,85	0,44	0,21
FMC 5						18	12	0,89	0,25	0,13
FS1-25						13	5	0,88	0,31	0,15
<i>Media</i>						<i>15,2</i>	<i>9</i>	<i>0,88</i>	<i>0,29</i>	<i>0,13</i>

Tabella 2. Analisi gerarchica della varianza molecolare del Plot A e del Plot A1. L'analisi è stata condotta tra il gruppo costituito dal totale di piante di faggio censite e il gruppo costituito dal campionamento del 30% degli alberi.

Table 2. Analysis of MOlecular VAriance (AMOVA) of the Plot A (old-growth forest) and Plot A1 (managed forest). In both cases, between the census beech trees and the sampling of the 30%.

<i>Plot A (Bosco vetusto-Fonte Novello)</i>					
<i>Sorgente di variazione</i>	<i>Gradi di libertà</i>	<i>Somma di quadrati</i>	<i>Percentuale di variazione</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tra gruppi	1	0,78	0	0,23	<0,001
Tra piante dentro i gruppi	134	286,78	22	-0,01	<1,000
Tra piante	136	183,00	78	0,22	<0,001
Totale	271	470,56	100		
<i>Plot A1 (Faggeta gestita-Fonte Novello)</i>					
<i>Sorgente di variazione</i>	<i>Gradi di libertà</i>	<i>Somma di quadrati</i>	<i>Percentuale di variazione</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tra gruppi	1	1,58	0	0,25	<0,001
Tra piante dentro i gruppi	131	273,56	25	-0,01	<1,000
Tra piante	133	165,00	75	0,25	<0,001
Totale	265	440,14	100		

Tabella 3. Analisi di varianza molecolare (AMOVA) tra il bosco vetusto (Plot A) e la faggeta gestita (Plot A1) di Fonte Novello.

Table 3. Analysis of MOlecular VAriance (AMOVA). Old-growth beech forest (Plot A) vs managed beech forest (Plot A1).

<i>Plot A (100%) vs Plot A1 (100%)</i>					
<i>Sorgente di variazione</i>	<i>Gradi di libertà</i>	<i>Somma di quadrati</i>	<i>Percentuale di variazione</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tra gruppi	1	6,51	1	0,24	<0,001
Tra piante dentro i gruppi	191	403,94	24	0,01	<0,001
Tra piante	193	250,50	75	0,25	<0,001
Totale	385	660,95	100		
<i>Plot A (30%) vs Plot A1 (30%)</i>					
<i>Sorgente di variazione</i>	<i>Gradi di libertà</i>	<i>Somma di quadrati</i>	<i>Percentuale di variazione</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tra gruppi	1	4,62	1	0,24	<0,001
Tra piante dentro i gruppi	74	156,40	24	0,02	<0,018
Tra piante	76	97,50	75	0,26	<0,001
Totale	151	258,52	100		

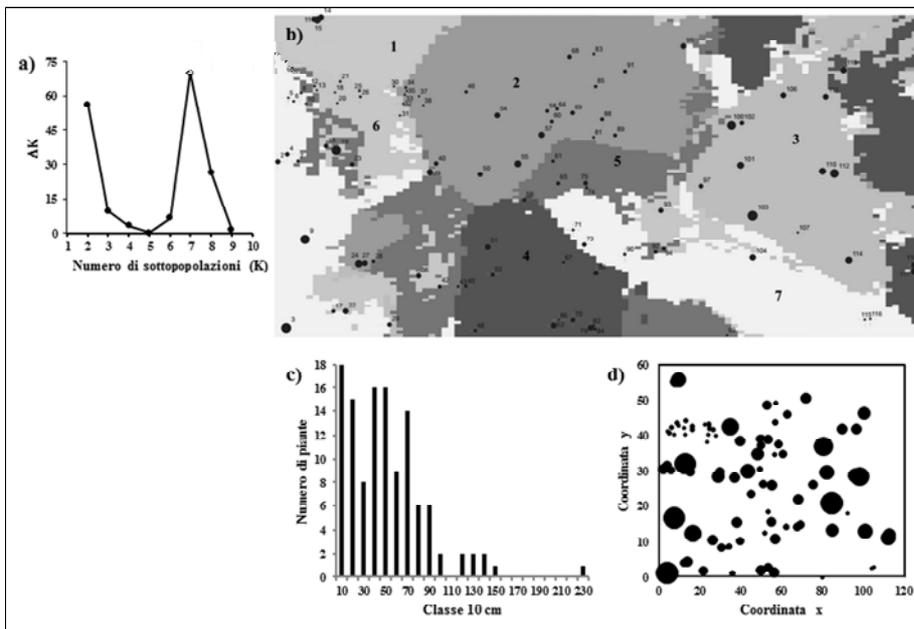


Figura 1. Mappa di struttura spaziale della diversità genetica del Plot A (bosco vetusto di Fonte Novello): a) numero di sottopopolazioni; b) mappa di distribuzione spaziale delle sottopopolazioni; c) suddivisione delle piante in classi di diametro; d) loro distribuzione spaziale (modificata da Paffetti *et al.*, 2012).

Figure 1. Genetic spatial structure map of Plot A (Fonte Novello old-growth forest): a) number of subpopulations; b) spatial distribution map of the subpopulations; c) stem number diameter distribution; d) spatial distribution of trees (modified by Paffetti *et al.*, 2012).

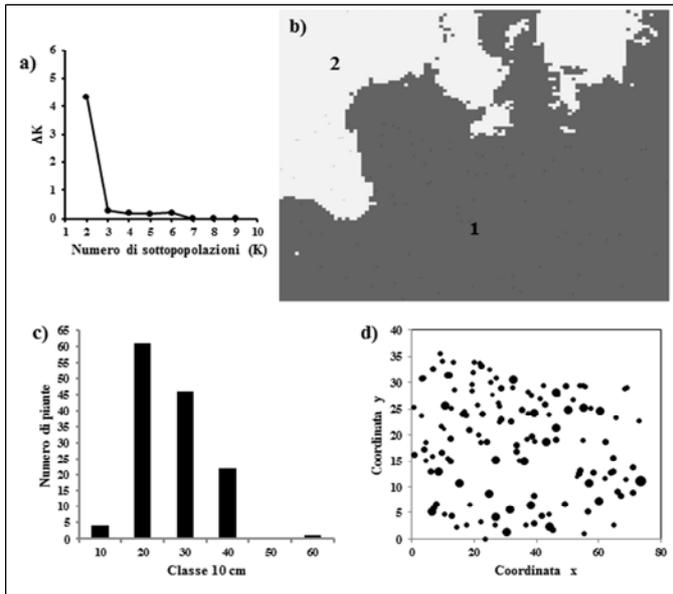


Figura 2. Mappa di struttura spaziale della diversità genetica del Plot A1 (faggeta gestita di Fonte Novello): a) numero di sottopopolazioni; b) mappa di distribuzione spaziale delle sottopopolazioni; c) suddivisione delle piante in classi di diametro; d) loro distribuzione spaziale (modificata da Paffetti *et al.*, 2012).

Figure 2. Genetic spatial structure map of Plot A1 (Fonte Novello managed forest): a) number of subpopulations; b) spatial distribution map of the subpopulations; c) stem number-diameter distribution; d) spatial distribution of trees (modified by Paffetti *et al.*, 2012).

Figura 3. Campionamento del 30% degli alberi di faggio censiti nel Plot A (bosco vetusto di Fonte Novello): a) numero di sottopopolazioni; b) mappa di distribuzione spaziale delle sottopopolazioni; c) suddivisione delle piante in classi di diametro; d) loro distribuzione spaziale.

Figure 3. Sampling of the 30% of census beech trees in the Plot A (Fonte Novello old-growth forest): a) number of subpopulations; b) spatial distribution map of the subpopulations; c) stem number-diameter distribution; d) their spatial distribution.

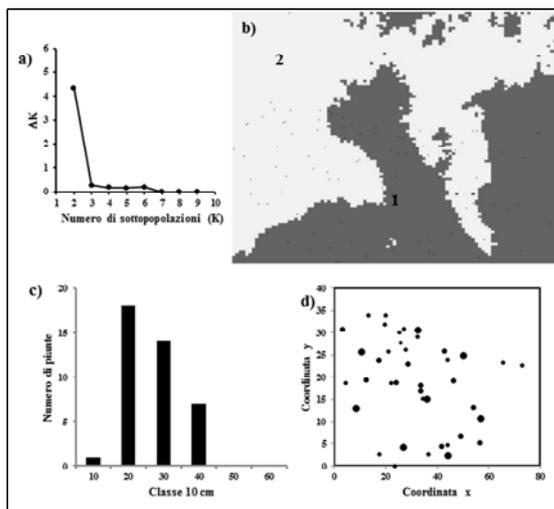
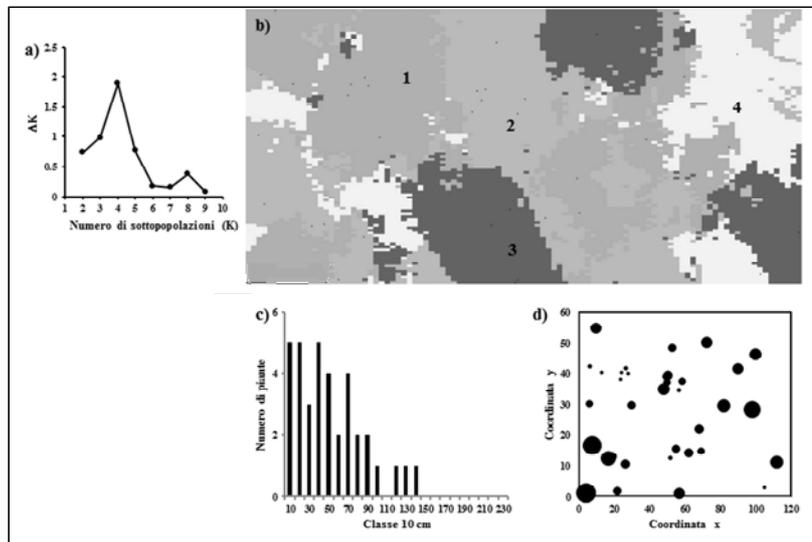


Figura 4. Campionamento randomizzato stratificato con riduzione al 30% del totale delle piante di faggio censite nel Plot A1 (faggeta gestita di Fonte Novello): a) numero di sottopopolazioni; b) mappa di distribuzione spaziale delle sottopopolazioni; c) suddivisione delle piante in classi di diametro; d) loro distribuzione spaziale.

Figure 4. Randomized stratified sampling of the Plot A1 (30% of the census beech trees): a) number of subpopulations; b) spatial distribution map of the subpopulations; c) stem number-diameter distribution; d) their spatial distribution.

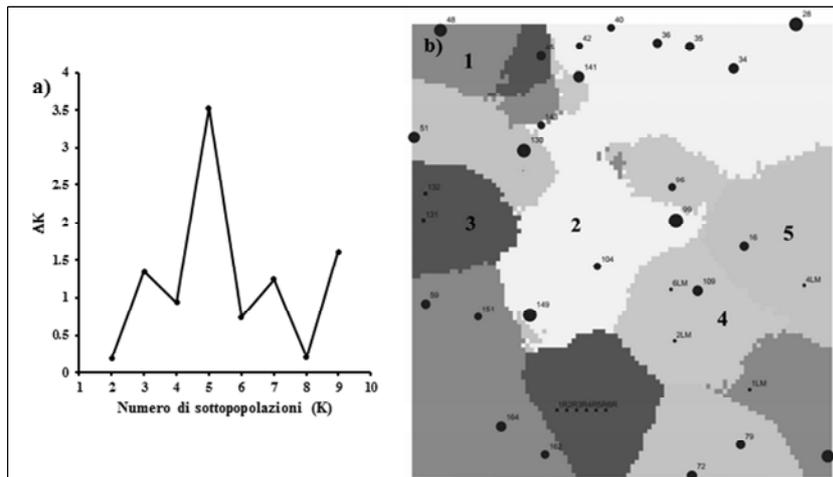


Figura 5. Mappa di struttura spaziale della diversità genetica del Plot B (bosco vetusto di Sasso Fratino): a) numero di sottopopolazioni, b) mappa di distribuzione spaziale delle sottopopolazioni.

Figure 5. Genetic spatial structure map of Plot B (Sasso Fratino old-growth forest): a) number of subpopulations, b) spatial distribution map of the subpopulations.

Ringraziamenti

Lavoro svolto in parte con fondi del Progetto FIRB2012 “MIMOSE: Sviluppo di modelli innovativi per il monitoraggio multiscala degli indicatori di servizi ecosistemici nelle foreste mediterranee” (Protocollo: RBFR121TWX, coordinatore nazionale: F. Lombardi) finanziato dal Ministero dell'Istruzione, dell'Università e della Ricerca.

SUMMARY

Can spatially explicit genetic structure be used as an indicator of old-growthness in beech dominated stands? First results from central Italy

Genetic variability is a long term determinant of population adaptation and plasticity. It is particularly important and essential for the survival of all populations, but it is even more critical for forest stands. Forest management is one of the human activities that can alter both structural characteristics and genetic variability of forests. Old-growth forests are ecosystems which have developed without human disturbances for many years; they are usually perceived as complex natural systems composed of old trees and decaying woody materials which are important habitat for many species. In Italy, human pressure on forests has a very long history and today there are no true primary forests in the Italian peninsula. However, in some remote areas of the Alps and Apennines, there are forests which have been left to natural evolution for many years and have developed potential old-growth features. Most studies on stand structure focus on identifying which structural attributes appear to be more strongly related to old-growthness (e.g. number of large living trees, amount of deadwood), while little is known on spatial genetic structure in unmanaged forests. The aim of this study was to test whether the spatial structure of genetic diversity can be used as an indicator of old-growthness for beech dominated stands.

BIBLIOGRAFIA

- Barbati A., Salvati R., Ferrari B., Di Santo D., Quatrini A., Portoghesi L., Travaglini D., Iovino F., Nocentini S., 2012 – *Assessing and promoting old-growthness of forest stands: lessons from research in Italy*. Plant Biosystems, 146 (1): 167-174.
<http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2011.650730>
- Epperson B.K., 2000 – *Spatial genetic structure and non-equilibrium demographics within plant populations*. Plant Species Biology, 15: 269-279.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-1984.2000.00046.x>
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M., 1992 – *Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data*. Genetics, 131: 479-491.
- FAO-FRA, 2010 – *Global forest resource assessment 2010. Main Report*. FAO Forestry Paper, 163. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nation. Available: <http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/>. Accessed: 23 December 2014.
- Finkeldey R., Ziehe M., 2004 – *Genetic implications of silvicultural regimes*. Forest Ecology Management, 197: 231-244.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.Foreco2004.05.036>
- Guillot G., Leblois R., Coulon A., Frantz A.C., 2009 – *Statistical methods in spatial genetics*. Molecular Ecology, 18: 4734-4756.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04410.x>
- Hardy O.J., Vekemans X., 2002 – *SPAGeDi: a versatile computer program to analyze spatial genetic structure at the individual or population levels*. Molecular Ecology Notes, 2: 618-620.
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>
- Hosius B., Leinemann L., Konnert M., Bergmann F., 2006 – *Genetic aspects of forestry in the central Europe*. European Journal of Forest Research, 125: 407-417. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-006-0136-4>.
- Jump A.S., Penuelas J., 2005 – *Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change*. Ecology Letters, 8: 1010-1020.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>

- Paffetti D., Travaglini D., Buonamici A., Nocentini S., Vendramin G.G., Giannini R., Vettori C., 2012 – *The influence of forest management on beech (Fagus sylvatica L.) stand structure and genetic diversity*. Forest Ecology and Management, 284: 34-44.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.026>
- Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D., 2006 – *Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation*. The Journal of Experimental Biology, 209: 2362-2367. <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., 2000 – *Inference of population structure using multilocus genotype data*. Genetics, 155: 945-959.
- Raymond M., Rousset F., 1995 – *GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism*. Journal Heredity, 86: 248-249.
- Schaberg P.G., DeHayes D.H., Hawley G.J., Nijensohn S.E., 2008 – *Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience*. Forest Ecology Management, 256: 855-862.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.038>
- Travaglini D., Paffetti D., Bianchi L., Bottacci A., Botalico F., Giovannini G., Maltoni A., Nocentini S., Vettori C., Calamini G., 2012 – *Characterization, structure and genetic dating of an old-growth beech-fir forest in the northern Apennines (Italy)*. Plant Biosystems, 146 (1): 175-188.
<http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2011.650731>