

Parte I

Il periodo Tardoglaciale-Olocene nella zona alpina e in Trentino: inquadramento

Ecologia e oscillazioni del limite degli alberi nelle Alpi dal Pleniglaciale al presente

Willy TINNER^{1,2*} & Elisa VESCOVI¹

¹ Sezione di Paleocologia, Istituto di Scienze Botaniche, Altenbergrain 21, 3013 Berna, Svizzera

² Istituto degli Ecosistemi Terrestri, ETH Politecnico Federale di Zurigo, Universitätstrasse 16, 8092 Zurigo, Svizzera

* E-mail dell'Autore per la corrispondenza: willy.tinner@ips.unibe.ch

RIASSUNTO - *Ecologia e oscillazioni del limite degli alberi nelle Alpi dal Pleniglaciale al presente* - Sequenze di macrofossili e polline provenienti da regioni montuose come le Alpi forniscono importanti informazioni in merito alle variazioni del limite degli alberi durante il corso del Quaternario. Ricostruzioni della posizione e della composizione del paleolimito degli alberi dopo l'Età glaciale possono essere utilizzate per ricavare informazioni paleoclimatiche e/o per studiare la risposta degli ecosistemi al limite degli alberi ai cambiamenti climatici e ambientali. Entrambi gli approcci sono illustrati da diversi casi di studio da vari siti nelle Alpi. Record pollinici e dei macrofossili possono essere inoltre impiegati per convalidare modelli di dinamica vegetazionale al limite degli alberi. Un esempio proveniente dalle Alpi settentrionali e centrali mostra la grande potenzialità di questi metodi verso l'applicazione di modelli forestali per la valutazione delle future dinamiche vegetazionali al limite degli alberi in risposta ai cambiamenti climatici.

SUMMARY - *Treeline ecology and oscillations in the Alps from the Pleniglacial to the present* - Macrofossil and pollen series from mountainous areas such as the Alps provide useful information about the Late Quaternary course of treeline. Reconstructions of past treeline positions and compositions after the Ice Age can be used to infer paleoclimatic information and/or to study treeline ecosystem responses to climatic and environmental change. Both approaches are illustrated by case studies from different areas in and around the Alps. In addition to these paleoclimatic and paleoecological issues, macrofossil and pollen records can be used to validate dynamic treeline vegetation models. An example from the central and northern Alps shows the high potential of such a procedure towards applying forest-succession models for assessing future vegetation dynamics at treeline.

Parole chiave: Alpi, limite degli alberi, limite della foresta, Olocene, Tardoglaciale, analisi dei macrofossili, analisi pollinica, cambiamenti climatici

Key words: Alps, Treeline, timberline, Holocene, Late Glacial, macrofossil analysis, pollen analysis, climate change

1. INTRODUZIONE

Il limite degli alberi (*treeline*) e il limite della foresta (*timberline*) rappresentano elementi facilmente individuabili nel paesaggio. Il primo termine designa il limite di crescita degli alberi, mentre il secondo indica il limite della foresta chiusa. Essi costituiscono barriere biologiche oltre le quali gli alberi non possono o stentano a crescere (Fig. 1). Temperatura e precipitazioni sono i principali fattori che determinano la presenza o meno di alberi in un sito, ma anche il tipo di vegetazione e di suolo, la copertura nevosa, la topografia e i venti influiscono localmente sul limite di crescita delle specie arboree. Per esempio, basse temperature al limite alpino o polare degli alberi riducono significativamente la produzione di tessuto vegetale (Körner 1999) e poiché gli alberi tendono ad accumulare gran-

di quantità di biomassa per crescere e poter competere con le altre specie, sono particolarmente influenzati da temperature rigide. Anche carenze di umidità possono determinare il passaggio tra foreste e comunità erbacee. Si distingue, quindi, un "limite freddo" (*cold treeline* o *timberline*), normalmente legato a insufficiente calore estivo (limite alpino o polare o superiore in zone montuose), e un "limite secco" (*dry treeline* o *timberline*), in genere legato ad un carente apporto di umidità (anche detto "limite inferiore" perché si sviluppa a quote relativamente basse).

Nelle aree montane, in condizioni naturali, la zona di passaggio tra il limite della foresta e quello degli alberi è di norma rappresentata da una stretta fascia verticale di 100-200 m di estensione. L'impatto antropico, rappresentato ad esempio dalle attività agro-pastorali e dallo sfruttamento del bosco, provoca un abbassa-



Fig. 1 - Limite naturale superiore della foresta nel Rocky Mountain National Park (Colorado). Il limite del bosco è formato da *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmannii* e *Pinus flexilis*. La zona di transizione (ecotono) tra la foresta subalpina e la prateria alpina è costituita da una stretta fascia. La foresta risulta piuttosto chiusa fino al limite degli alberi (foto: W. Tinner).

Fig. 1 - Upper natural timberline in the Rocky Mountain National Park (Colorado). Timberline is formed by *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmannii* and *Pinus flexilis*. The transitional zone (ecotone) between subalpine forests and alpine meadows is narrow and forests rather closed up to treeline (photo: W. Tinner).

mento del limite della foresta, causando un'estensione della fascia di transizione, che nelle Alpi può superare i 300-400 m. In zone polari o a causa della siccità, il limite della foresta e quello degli alberi possono essere separati da vaste zone di passaggio rappresentate, per esempio, da aree con alberi molto distanziate (*parklands*, Arno & Hammerly 1993).

Naturalmente, la posizione spaziale dei suddetti limiti vegetazionali dipende dalla definizione che si dà di "albero". In genere, il limite della foresta è segnato da piante con altezza intorno agli 8 m, mentre il limite degli alberi da piante che devono avere un'altezza minima compresa tra i 2 e gli 8 m. Al di sopra del limite degli alberi, si trova la zona dei *krummholz* e il suo confine superiore viene indicato come "limite dei *krummholz*" o "limite delle specie arboree" (*krummholz limit* o *tree-species limit*). In questa fascia le specie arboree crescono solo in forme con fusto basso, prostrato o con individui stentati, di altezza inferiore a 2 m (Fig. 2) (Tinner & Theurillat 2003). Nella zona tra il limite della foresta e il limite dei *krummholz*, la biomassa totale crolla drasticamente (ad esempio, al limite della foresta boreale da ca. 20 kg m⁻² a 0,6 kg m⁻²; Strasburger 1991) fino a che gli alberi sono gradualmente sostituiti da arbusti bassi ed erbe. Anche la produzione primaria netta declina, ma in maniera meno pronunciata (ad esempio, nelle Alpi da ca. 1000 g m⁻² yr a <200 g m⁻² yr; Ellenberg 1996).



Fig. 2 - Esempio di ecotono naturale nel Rocky Mountain National Park (Colorado). L'ecotono copre ca. 100-200 m di dislivello (foto: W. Tinner).

Fig. 2 - Natural ecotone situation in the Rocky Mountain National Park (Colorado). The ecotone encompasses ca. 100-200 altitudinal meters (photo: W. Tinner).

I cambiamenti della vegetazione al limite degli alberi hanno una notevole influenza su molti elementi e processi degli ecosistemi (per esempio la vita degli animali, la formazione dei suoli, il bilancio idrico, il clima locale, i flussi di energia e di nutrienti) e rappresentano quindi un soggetto estremamente affascinante per ricerche ecologiche e paleo-ecologiche. Gli studi paleo-ecologici sul limite degli alberi o della foresta si prefiggono di ricostruire la passata posizione spaziale e composizione floristica di tali limiti. Il significato di queste ricostruzioni è legato a due approcci:

1. paleoclimatico: utilizza la sensibilità del limite degli alberi per quantificare i passati cambiamenti climatici a scala di decenni o millenni. Grazie alla risoluzione spaziale (da locale a regionale) questi studi forniscono importanti informazioni sui cambiamenti climatici nei siti montani e polari;
2. paleoecologico: usa *proxies* ambientali indipendenti (ad esempio, gli isotopi dell'ossigeno) per studiare le risposte della biosfera ai rapidi e/o estremi cambiamenti ambientali.

2. RICOSTRUIRE IL LIMITE DEGLI ALBERI UTILIZZANDO POLLINE, MACRO- E MEGAFOSILI

Le variazioni del limite degli alberi possono essere ricostruite utilizzando archivi naturali quali depositi lacustri o torbiere. In tali depositi il polline è di solito abbondante e perciò facile da analizzare e quantificare. I record pollinici al limite degli alberi hanno però bassa risoluzione spaziale e possono risultare di difficile interpretazione, poiché il polline viene traspor-

tato dal vento su lunghe distanze e a quote diverse. Macro- e megafossili consentono invece ricostruzioni spazialmente più affidabili del limite degli alberi (metri/decametri vs decametri/chilometri; Birks 2001) e presentano alta risoluzione tassonomica. L'analisi dei macrofossili vegetali può fornire, infatti, record continui ad alta risoluzione temporale per l'Olocene e/o il Tardiglaciale, per ogni singolo sito, in quanto, grazie alle piccole dimensioni (da 0,1 mm a cm) che li contraddistinguono, i macrofossili si depositano in sequenza stratigrafica. Inoltre, tale analisi permette anche una valutazione quantitativa (in maniera simile a quanto viene fatto per polline, diatomee o chironomidi), grazie ad un numero sufficientemente alto di macrofossili. I megafossili possiedono invece la più alta risoluzione spaziale, in quanto si rinvencono *in situ*; inoltre, pezzi di legno possono essere utilizzati per studi dendroecologici o dendroclimatici con elevata precisione temporale (Nicolussi *et al.* 2005).

I dati dei macrofossili vegetali vengono di norma presentati sotto forma di concentrazioni (numero di macrofossili o aree per volume di sedimento; Birks 2001), poiché di sovente presenti nei sedimenti in quantità troppo basse per consentire una stima affidabile dei tassi di accumulo o per calcoli percentuali. I valori di concentrazione, però, presuppongono un tasso di sedimentazione costante, non possono essere direttamente correlati alla vegetazione attuale (sebbene tale confronto sia fondamentale per un'interpretazione palaeoecologica corretta) e, se usati da soli, non permettono di stabilire con precisione se in passato un sito si trovasse al di sopra o al di sotto del limite degli alberi. Recenti studi sul limite degli alberi nelle Alpi (Tinner & Theurillat 2003; Kaltenrieder *et al.* 2005; Tinner & Kaltenrieder 2005) hanno illustrato un nuovo approccio che risolve il problema legato alle concentrazioni dei macrofossili. Diverse analisi dimostrano, infatti, che una somma pari ad almeno 45-50 macrofossili, dominata da un solo tipo di fossili (per esempio aghi o foglie; Birks 2001), sarebbe sufficiente a fornire risultati percentuali attendibili (Hofmann 1986; Heiri & Lotter 2001).

Attraverso lo studio del limite degli alberi è possibile inoltre effettuare ricostruzioni delle paleo-temperature. Per fare ciò si assume che il limite degli alberi sia in equilibrio con il clima locale almeno da qualche decennio. Attraverso l'analisi dei macrofossili vegetali o, un po' meno precisamente, attraverso l'analisi pollinica, si determina la posizione del limite degli alberi nel passato. Dopo di che è possibile convertire le fluttuazioni del limite degli alberi (m) in variazioni delle temperature (estive) in gradi °C, utilizzando l'attuale gradiente termico e assumendo condizioni stabili per l'Olocene. In aree interessate da un forte impatto antropico, come ad esempio le Alpi (Fig. 3), è tuttavia difficile stabilire la posizione potenziale del limite degli alberi. Singoli alberi, sopravvissuti in aree oggi prive di vegetazione



Fig. 3 - Limite degli alberi nelle Alpi Svizzere Centrali (Vallese) situato a circa 2000-2200 m di quota. Il limite è costituito da *Picea abies* (fino a circa 2100 m), *Pinus cembra* e *Larix decidua*. Se confrontato con la posizione naturale, appare evidente la depressione di 200-400 m legata alle attività antropiche. La parte inferiore della foresta è stata distrutta da interventi umani. In primo piano il laghetto di Gouillé Rion (2343 m a.s.l.) attualmente situato al limite degli alberi (foto: W. Tinner).

Fig. 3 - Timberline in the Swiss Central Alps (Valais) is located at about 2000-2200 m a.s.l. and if compared with the natural position it is lowered by about 200-400 m by anthropogenic activities. It is formed by *Picea abies* (up to ca. 2100 m), *Pinus cembra* and *Larix decidua* trees. The lower parts of the forests are disrupted for economic purposes. In the foreground the study site Gouillé Rion (2343 m a.s.l.) which is situated at today's treeline (photo: W. Tinner).

arborea, possono però dare indicazioni sul limite naturale del bosco o di crescita degli alberi.

Per quanto riguarda l'interpretazione dei dati pollinici o dei macroresti vegetali al limite degli alberi, comunemente si assume che variazioni nei valori delle specie arboree nei record dei macroresti o del polline riflettano dinamiche di popolazioni piuttosto che

cambiamenti nella produttività dei singoli individui (aumento della produttività pollinica o degli organi produttori), in risposta a un riscaldamento climatico. In accordo, riduzioni nella percentuale pollinica o della concentrazione dei macrofossili di una specie arborea vengono convenzionalmente interpretate come conseguenza dell'abbassamento di quota locale del limite degli alberi.

3. IL LIMITE DEGLI ALBERI DURANTE IL TARDOGLACIALE

Durante le fasi iniziali del Tardoglaciale, circa 18.000-14.500 anni fa, nei biomi temperati dell'emisfero settentrionale si stabilirono le prime foreste dense. In quel periodo, solo le regioni meridionali dell'Europa erano forestate e i record dei macrofossili indicano che il limite degli alberi era circa 1000-1500 metri più basso di quello attuale (Fig. 4). A sud delle Alpi, nella zona del Ticino, record di macrofossili vegetali datati con il radiocarbonio documentano la presenza sicura, tra 16.000 e 14.500 anni fa, di boschi piuttosto chiusi di *Pinus cembra*, *Pinus sylvestris* e *Betula* che formavano il limite della foresta a circa 400-500 m di quota (Balladrum, vicino a Locarno; Hofstetter *et al.* 2006). Nella regione di Torino, nello stesso periodo, erano probabilmente presenti foreste più aperte, costituite da *Betula* e *Larix* (Finsinger *et al.* 2006), mentre in Brianza a queste specie si associava anche *Pinus cembra* (Wick 1996). Più a est,

nella regione delle Prealpi orientali, durante le prime fasi della riforestazione, i record dei macrofossili e megafossili indicano che i boschi erano costituiti da *Larix*, *Pinus cembra*, *P. mugo* e *P. sylvestris* (Monegato *et al.* submitted; Friedrich *et al.* 1999). Tutti questi dati suggeriscono che fino a 14.500 anni fa, foreste subalpine o boschi più o meno chiusi erano presenti al di sotto dei 500 m di quota, mentre le aree al di sopra dei 1000 m erano ancora non forestate. Il limite degli alberi doveva perciò trovarsi intorno agli 800-1000 m di quota.

Circa 14.500 anni fa, le temperature estive aumentarono bruscamente (Heiri & Millet 2005) e a sud delle Alpi il limite degli alberi risalì velocemente, raggiungendo le più elevate posizioni per il Tardoglaciale (anche se rimase circa 600 m più basso dell'attuale). Nella zona ticinese, i record pollinici e dei macrofossili vegetali documentano la sostituzione di *Pinus cembra* al limite della foresta (circa 500 m di quota) da parte di *Pinus sylvestris* e *Betula* (Tinner *et al.* 1999; Hofstetter *et al.* 2006). In Brianza e nella regione di Torino, a bassa quota avvenne una simile espansione di *Pinus sylvestris* (Wick 1996; Finsinger *et al.* 2006). Anche la fascia montana fu raggiunta in quel periodo dall'espansione di *Pinus* accompagnato da altre essenze arboree quali *Larix*, *Picea* e *Betula* nelle Prealpi venete e da *Larix*, *Pinus cembra* e *Betula* nella porzione centrale delle Alpi meridionali. Il limite del bosco rimase però al di sotto dei 1800-1900 m di quota, come indicano studi condotti al Passo del Tonale (Gehrig 1997) e in Alto Adige (Heiss *et al.* 2005).

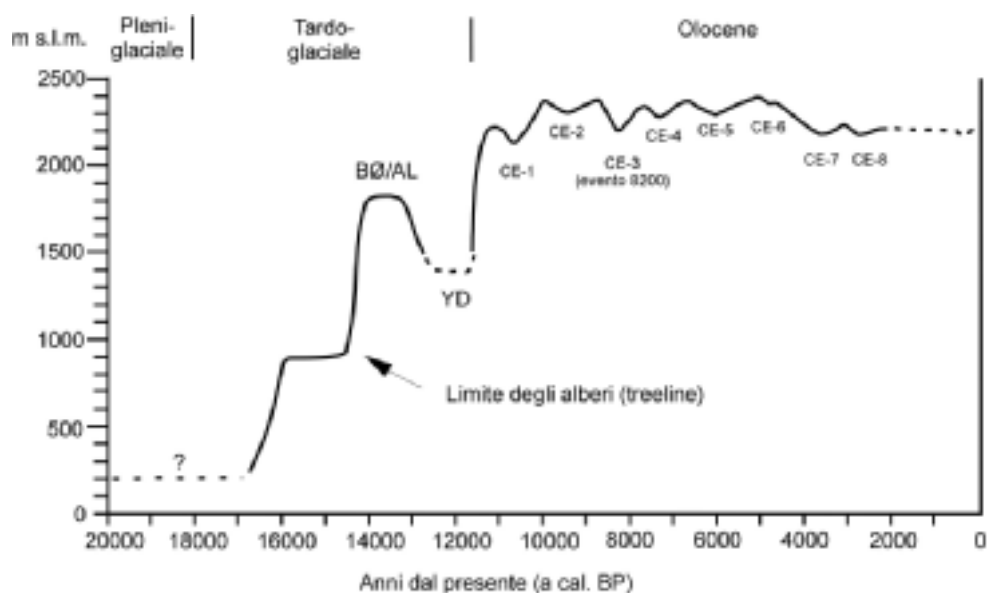


Fig. 4 - Posizione del limite degli alberi nelle Alpi meridionali durante gli ultimi 20.000 anni. Dati per il Pleni- e il Tardoglaciale. Dati per l'Olocene da Wick (1994), Wick & Tinner (1997), Tinner & Theurillat (2003), Heiri *et al.* (2006).

Fig. 4 - Treeline position in the southern Alps during the past 20,000 years. Compiled from different sources: Wick (1994), Wick & Tinner (1997), Tinner & Theurillat (2003), Heiri *et al.* (2006).

Studi sui macrofossili condotti nelle Alpi e nell'altopiano svizzero documentano che il limite degli alberi si stabilì circa 15.000-14.500 anni fa e restò circa 600-800 m più basso dell'attuale tra 14.500 e 11.500 anni fa (Tobolski & Ammann 2000; Gobet *et al.* 2005).

4. DINAMICA DEL LIMITE DEGLI ALBERI DURANTE L'OLOCENE

All'inizio dell'Olocene, il limite degli alberi si spostò velocemente verso l'alto, come mostra l'analisi dei macrofossili vegetali e del polline, condotta su laghi e torbiere disposti lungo transetti altitudinali. Nelle Alpi, tra 11.550 e 11.350 anni fa, il brusco incremento di temperatura di circa 4-6 °C, fece sì che il limite della foresta risalisse di circa 800 m in soli 200-300 anni (Tinner & Kaltenrieder 2005). Durante tutto il corso dell'Olocene, si assistette però a fluttuazioni della posizione del limite degli alberi e di quello della foresta. Il limite degli alberi si trovò probabilmente nella sua posizione più alta, circa 180 m al di sopra dell'attuale, tra 10.000 e 6000 anni fa (Tinner & Theurillat 2003). Studi condotti in Val Camonica (Gehrig 1997) indicano come, già all'inizio dell'Olocene, *Larix* e *Pinus* fossero presenti intorno ai 2000-2100 m di quota. Nella zona del Passo dello Spluga (Lago Basso, 2250 m; Wick 1994), l'analisi dei macroresti vegetali mostra che tra circa 8700-8100 anni fa la foresta era presente intorno al lago a una quota di circa 2300 m s.l.m., mentre attualmente si trova a 2000 m di quota. In Valle d'Aosta, studi pollinici condotti nei pressi del ghiacciaio del Rutor (Valle d'Aosta, 2510 m; Burga 1993) sembrano confermare che tra 7600 e 6900 anni fa, il limite della foresta si trovasse 200-300 m più in alto rispetto a oggi.

Un transetto virtuale nelle Alpi Centrali (Fig. 5), tra i 2017 m e i 2557 m di quota, cioè da circa 300 m al di sotto dell'attuale limite degli alberi a 200-250 m al di sopra dello stesso, mostra come, attraverso l'analisi dei macrofossili, possano essere distintamente individuati e tracciati i limiti passati tra foresta e prateria alpina.

Fino a circa 2200 anni BC, prima cioè che le attività agricole si diffondessero su larga scala durante l'età del Bronzo, foreste piuttosto chiuse si spingevano fino al limite attuale degli alberi, cioè fino a circa 2400 m di quota (ad esempio, al Sempione e a Gouillé Rion; Fig. 5). Al di sopra del limite della foresta, l'ecotono del limite degli alberi si estendeva per circa 100-150 m ed era formato da alberi, arbusti, arbusti nani e specie erbacee (vedi Gouillé Loéré). Oltre questa fascia di transizione erano presenti praterie naturali dominate da arbusti striscianti e specie erbacee che costituivano la fascia alpina (Lengi Egga, Fig. 5). A partire da 6000-5000 anni fa, il limite della foresta e quello degli alberi si abbassarono rispettivamente di circa 180 m e 300-400 m di quota e fu principalmente l'impatto antropico a causare la contra-

zione delle aree densamente forestate nelle Alpi, mentre le fluttuazioni del limite degli alberi furono primariamente condizionate da cambiamenti climatici (Tinner & Theurillat, 2003; Fig. 6). Ciò che si osserva nelle Alpi Centrali è in accordo con i precedenti studi per il nord e il sud delle Alpi, sebbene la posizione massima del limite degli alberi e quella del limite della foresta si trovassero a una quota inferiore di circa 200-300 m e 100-200 m (Burga & Perret 1998). Studi sui pollini e i macrofossili vegetali mostrano, inoltre, che la vegetazione al limite degli alberi fu soggetta a gravi crisi durante periodi freddo-umidi (dal CE-1 al CE-8; Fig. 6), quali ad esempio il breve deterioramento climatico a 8200 anni dal presente (*8200 event*, CE-3), che ne causò il declino.

Assumendo un gradiente termico costante di 0,7 °C/100 m, è possibile stimare le oscillazioni di temperature durante l'Olocene nelle Alpi utilizzando le variazioni del limite degli alberi: 0,8-1,2 °C tra 10.500 e 4000 anni fa, con temperature (estive) di circa 0,8-1,2 °C al di sopra delle attuali. A partire da 4000 anni fa, le temperature estive diminuirono arrivando a valori paragonabili a quelli medi per il XX secolo. L'andamento delle oscillazioni del limite degli alberi è risultato essere comune in tutto l'arco alpino (Zoller 1977; Patzelt & Penz 1975, Patzelt 1977; Burga 1991; Wick & Tinner 1997; Burga & Perret 1998; Haas *et al.* 1998).

Appare chiaro come la posizione e la composizione dell'ecotono del limite della foresta siano sempre stati sensibili ai cambiamenti climatici durante tutto il Tardoglaciale e l'Olocene. I trend a scala millenaria probabilmente riflettono la diminuzione graduale dell'insolazione nell'emisfero settentrionale, che durante il Tardoglaciale e il primo Olocene risultava essere di circa un 11% maggiore dell'attuale. A questi trend a lungo termine si sommano fluttuazioni a scala di decenni e secoli legate a cambiamenti nella circolazione oceanica, all'attività vulcanica e all'irradiazione solare o alla combinazione di tali parametri (Tinner & Kaltenrieder 2005). Questi fattori influenzano il clima a scala continentale o globale, ma non è chiaro se siano in grado di generare oscillazioni sincrone del limite degli alberi a scala intercontinentale. Le analogie tra i trend del limite degli alberi durante l'Olocene osservate in Nord America e in Europa (Tinner 2007) suggeriscono la possibilità di tali legami, ma nuovi record ad alta risoluzione sono necessari per risolvere questo problema.

5. PALEO-EVIDENZE E MODELLI: USARE IL PASSATO PER PREVEDERE IL FUTURO

Appare chiaro che l'influenza che l'uomo sta esercitando sul clima produrrà un riscaldamento che eguaglierà o supererà le condizioni estreme verificatesi durante l'Olocene. Preoccupazioni inerenti il riscaldamento globale riguardano aggiustamenti, collassi,

migrazioni o estinzioni delle specie boreali e alpine.

Un metodo molto promettente per valutare le conseguenze dei futuri cambiamenti globali è quello di utilizzare dati sperimentali e monitoraggi a lungo termine per creare modelli quantitativi, servendosi

poi dei record paleo-ambientali per valutare i risultati ottenuti. A questo scopo, il modello di successione forestale FORCLIM (Heiri *et al.* 2006) è stato utilizzato per simulare la dinamica del limite degli alberi durante l'Olocene nelle Alpi centrali, lungo un tran-

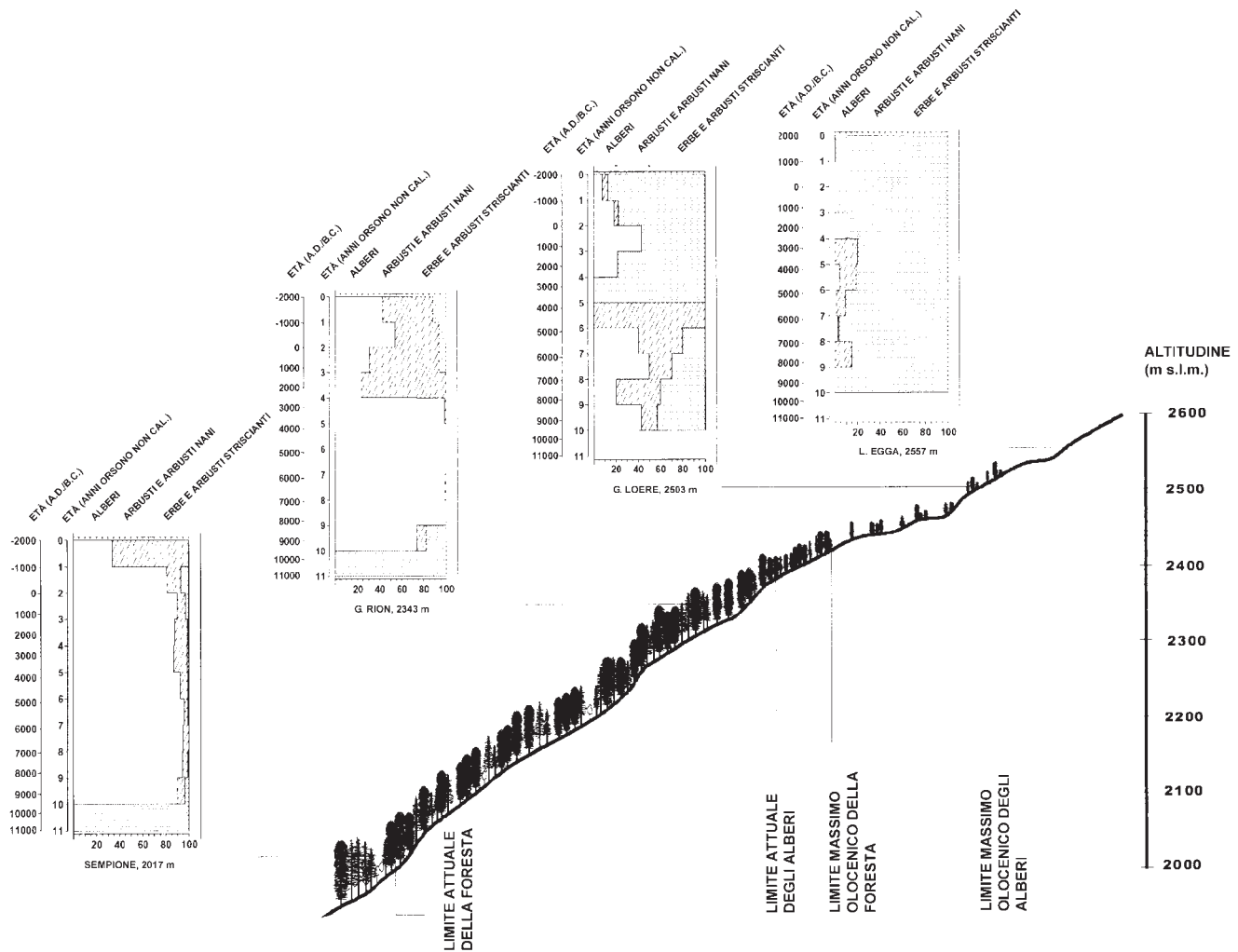


Fig. 5 - Transetto altitudinale virtuale (macrofossili e vegetazione) nelle Alpi Svizzere Centrali (Vallese). Dati dei macrofossili in percentuali. Modificato da Tinner & Theurillat (2003). La somma dei macrofossili mostra la diminuzione in importanza degli alberi (p.e. *Larix decidua*, *Pinus cembra*, *Betula*) con l'aumento della quota. La presenza di arbusti è significativa all'ecotono del limite degli alberi. Al di sopra di quest'ultimo, erbe e arbusti striscianti sono dominanti (praterie alpine, conche nivale e vegetazione detritica). Il transetto vegetazionale mostra una ricostruzione della vegetazione al limite degli alberi per il periodo compreso tra 10.000-5000 cal. BP, quando le foreste erano dominate da *Pinus cembra* e *Larix decidua*. I siti del Sempione e Gouillé Rion sono oggi localizzati nell'ecotono del limite degli alberi, e sono caratterizzati dalla presenza di arbusti (p.e. *Calluna vulgaris*, *Juniperus nana*), alberi e specie erbacee. Le località Gouillé Loéré e Lengi Egga sono situate nella fascia alpina ove predominano erbe (p.e. *Carex curvula*) e arbusti striscianti (p.e. *Salix herbacea*).

Fig. 5 - Virtual macrofossil and vegetational transect along an altitudinal gradient in the Swiss Central Alps (Valais Region). The macrofossil data are in percentages. Modified from Tinner and Theurillat (2003). The tree macrofossil sum shows the decreasing relevance of trees (e.g., *Larix decidua*, *Pinus cembra*, *Betula*) with increasing altitude. In the treeline ecotone shrubs are important. Above the treeline ecotone herbs and creeping shrubs are predominant (alpine meadows, snow-bed and debris vegetation). The vegetational transect shows a reconstruction of treeline vegetation for the period 10,000-5000 cal. BP, when forests were dominated by *Pinus cembra* and *Larix decidua*. Today Simplon and Gouillé Rion are located in the treeline ecotone, with a mixture of shrub (e.g., *Calluna vulgaris*, *Juniperus nana*), tree and herb species, whereas Gouillé Loéré and Lengi Egga are situated in the alpine belt where herbs (e.g., *Carex curvula*) and creeping shrubs (e.g., *Salix herbacea*) are predominant.

setto altitudinale. Per impostare il modello è stata utilizzata una ricostruzione delle temperature a Nord delle Alpi basata sui chironomidi (Heiri *et al.* 2004). I risultati della simulazione illustrano fluttuazioni del limite degli alberi di ± 100 m rispetto all'attuale (2350-2400 m, vedi Heiri *et al.* 2006), mostrando una buona corrispondenza tra i modelli e i dati pollinici e quelli dei macrofossili, per il periodo compreso tra 11.500 e 4500 anni fa. Inoltre, la dinamica dell'abbassamento del limite degli alberi suggerita dal modello sembra

rispecchiare il decremento dei valori pollinici e macroresti della specie dominante (*Pinus cembra*), al limite della foresta (per esempio durante le fasi fredde-umide CE-1, CE-2, CE-3, CE-4, CE-5 e CE-6, Fig. 6). Questi risultati confermano l'interpretazione di molti paleoecologi, secondo cui le fluttuazioni polliniche e dei macrofossili avvenute nel corso dell'Olocene a scala di decenni o centenni rifletterebbero movimenti del limite degli alberi piuttosto che esclusivamente cambiamenti della produttività.

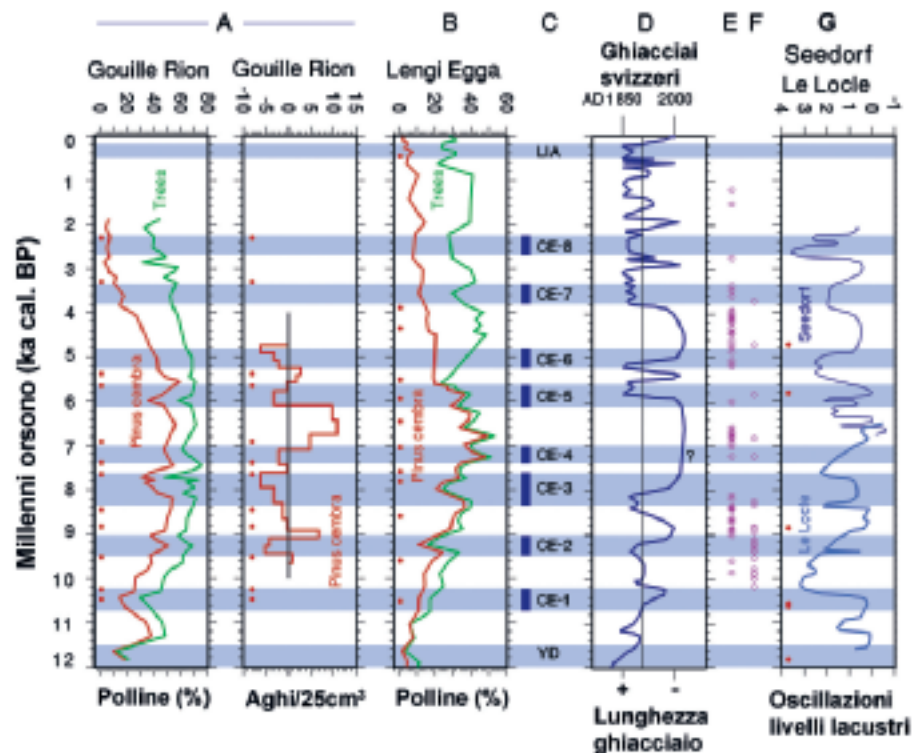


Fig. 6 - Confronto tra la vegetazione al limite della foresta, ghiacciai e fluttuazioni del livello lacustre durante gli ultimi 12.000 anni, modificata da Tinner & Ammann (2001). A) Percentuali polliniche (*Pinus cembra*, somma degli alberi) e concentrazione dei macrofossili (aghi di *P. cembra*) a Gouillé Rion, Alpi Svizzere (Tinner *et al.* 1996; Wick & Tinner 1997); la somma pollinica include solo i taxa subalpini e alpini. B) Percentuali polliniche (*P. cembra*, somma degli alberi) a Lengi Egga, Alpi Svizzere (Tinner & Theurillat 2003). C) Fasi fredde-umide centro europee (Haas *et al.* 1998). La somma pollinica include solo i taxa subalpini e alpini. D) Stima della variazione in lunghezza dei ghiacciai Svizzeri (Maisch *et al.* 1999). E, F) posizione cronologica di datazioni al radiocarbonio su legni raccolti in prossimità dei ghiacciai alpini svizzeri e austriaci (Slupetzki *et al.* 1998; Nicolussi & Patzelt 2000; Hormes *et al.* 2001). G) Ricostruzione delle oscillazioni dei livelli lacustri per i siti di Le Locle (Magny & Schoellammer 1999) e Seedorf (Magny & Richoz 1998). I punti in A e B mostrano la posizione cronologica delle datazioni al radiocarbonio usate per il modello età-profondità.

Fig. 6 - Comparison between timberline vegetation, glaciers, and lake level fluctuations during the past 12,000 cal yr BP. Modified from Tinner & Ammann (2001). A) Pollen percentages (*Pinus cembra*, sum of trees) and macrofossil concentrations (*P. cembra* needles) at Gouillé Rion, Swiss Alps (Tinner *et al.* 1996; Tinner & Wick 1997). The pollen sum includes only subalpine and alpine taxa. B) Pollen percentages (*P. cembra*, sum of trees) at Lengi Egga, Swiss Alps (Tinner & Theurillat 2003). The pollen sum includes only subalpine and alpine taxa. C) Central European cold-humid phases (Haas *et al.* 1998). D) Estimated length variation of Swiss glaciers (Maisch *et al.* 1999). E, F) Chronological position of radiocarbon dates of wood collected in front of Swiss and Austrian Alpine glaciers (Slupetzki *et al.* 1998; Nicolussi & Patzelt 2000; Hormes *et al.* 2001). G) Lake-level changes combined from the two sites Le Locle (Magny & Schoellammer 1999) and Seedorf (Magny & Richoz 1998). The dots in A and C show the chronological position of radiocarbon dates used for the depth-age models.

A partire da 4500 anni fa, i dati dei macrofossili mostrano un chiaro abbassamento del limite degli alberi (2100-2000 m, Tinner & Theurillat 2003), mentre i modelli proiettano il limite della foresta fino a una quota di circa 2400 m. La discrepanza tra i dati paleobotanici e le simulazioni prodotte è spiegabile considerando l'impatto antropico sul limite degli alberi, fattore non preso in considerazione nei modelli. Infatti, in concomitanza con l'abbassamento del limite degli alberi, ricavabile dallo studio dei macrofossili, si verifica un marcato aumento di tipi pollinici indicanti impatto antropico, come *Plantago alpina* o cereali provenienti dai campi coltivati a bassa quota (Tinner *et al.* 1996). Il modello viene quindi convalidato dai dati paleobotanici in condizioni naturali o semi-naturali (prima di 4500 anni fa), quando cioè le fluttuazioni del limite degli alberi erano principalmente controllate dal clima. Questi risultati rappresentano un primo importante passo verso l'applicazione di modelli di successione forestale per la valutazione delle future dinamiche vegetazionali al limite degli alberi. Inoltre, indipendentemente dalla loro funzione di convalida per modelli quantitativi, i record del paleo-limite degli alberi forniscono importanti indicazioni sui processi ambientali a lungo termine, altrimenti non facilmente identificabili, e sulle risposte degli ecosistemi ai cambiamenti climatici, quando confrontati con *proxies* indipendenti. Ancora pochi studi, però, sono stati avviati in questa direzione. Questo tipo di ricerca richiede, infatti, accurati studi, che necessitano di tempi lunghi e grandi sforzi per ottenere un'alta risoluzione e precisione temporale (<10-20 anni per campione). Nuovi studi ad alta risoluzione sono però necessari urgentemente per stimare come il limite degli alberi e gli ecosistemi alpini e polari potranno adattarsi ai futuri cambiamenti climatici. L'importanza di questo tipo di ricerche è inoltre sottolineata dal fatto che il limite degli alberi alpino e polare stanno rispondendo già da alcune decadi al riscaldamento globale (Kullman 2002; Holtmeier & Broll 2005).

RINGRAZIAMENTI

Ringraziamo vivamente Amelia Aceti, Brigitta Ammann, Petra Kaltenrieder, Cesare Ravazzi e Mel Reasoner per le proficue discussioni e gli accorti suggerimenti. Ringraziamo inoltre cordialmente Maddalena Nesler per l'attenta revisione del testo e i miglioramenti linguistici.

BIBLIOGRAFIA

- Arno S.F. & Hammerly R.P., 1993 - Timberline - Mountain and Arctic Forest Frontiers. The Mountaineers, Seattle: 304 pp.
- Birks H.H., 2001 - Plant macrofossils. In: Smol J.P., Birks H.J.B. & Last W.M. (eds), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. 3. Kluwer, Dordrecht: 49-74.
- Burga C., 1991 - Vegetation history and paleoclimatology of the Middle Holocene: pollen analysis of alpine peat bog sediments, covered formerly by the Rutor Glacier, 2510 m (Aosta Valley, Italy). *Global Ecol Biogeogr Letters*, 1: 143-150.
- Burga C.A., 1993 - Pollen analytical evidence of Holocene climatic fluctuations in the European Central Alps. In: Frenzel B. (ed.), *Oscillations of the alpine and polar tree limits in the Holocene*. Stuttgart. G. Fischer, Verlag: 163-174.
- Burga C. & Perret R., 1998 - *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter*. Ott Verlag, Thun: 805 pp.
- Ellenberg H., 1996 - *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. E. Ulmer, Stuttgart: 1096 pp.
- Finsinger W., Tinner W., van der Knaap W.O. & Ammann B., 2006 - The expansion of hazel (*Corylus avellana* L.) in the southern Alps: A key for understanding its early Holocene history in Europe? *Quaternary Sci. Rev.*, 25 (5-6): 612-631.
- Friedrich M., Kromer B., Spurk H., Hofmann J. & Kaiser K.F., 1999 - Paleo-environment and radiocarbon calibration as derived from Lateglacial/Early Holocene tree-ring chronologies. *Quatern. Int.*, 61: 27-39.
- Gehrig R., 1997 - *Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetations- und Klimageschichte des Val Camonica (Norditalien)*. J. Cramer, Berlin-Stuttgart: 152 pp.
- Gobet E., Tinner W., Bigler C., Hochuli P.A. & Ammann B., 2005 - Early-Holocene afforestation processes in the lower subalpine belt of the Central Swiss Alps as inferred from macrofossil and pollen records. *Holocene*, 15 (5): 672-686.
- Haas J.N., Richoz I., Tinner W. & Wick L., 1998 - Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss Plateau and at timberline in the Alps. *Holocene*, 8: 301-309.
- Heiri O. & Lotter A.F., 2001 - Effect of low count sums on quantitative environmental reconstructions: an example using subfossil chironomids. *J. Paleolimnol.*, 26 (3): 343-350.
- Heiri O. & Millet L., 2005 - Reconstruction of Late Glacial summer temperatures from chironomid assemblages in Lac Lautrey (Jura, France). *J. Quaternary Sci.*, 20 (1): 33-44.
- Heiri O., Tinner W. & Lotter A.F., 2004 - Evidence for cooler European summers during periods of changing meltwater flux to the North Atlantic. *Proc. Nat. Ac. Sci. USA*, 101 (43): 15285-15288.

- Heiri C., Bugmann H., Tinner W., Heiri O. & Lischke H., 2006 - A model-based reconstruction of Holocene tree-line dynamics in the Central Swiss Alps. *J. Ecol.*, 94: 206-216.
- Heiss A.G., Kofler W. & Oeggel K., 2004 - The Ulten Valley in South Tyrol, Italy: Vegetation and settlement history of the area, and macrofossil record from the Iron Age Cult site of St. Walburg. *Palyno-Bulletin*, 1 (1-2): 63-73.
- Hofmann W., 1986 - Chironomid Analysis. In: Berglund B.E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. J. Wiley & Sons, Chichester: 715-727 pp.
- Hofstetter S., Tinner W., Valsecchi V., Carraro G. & Conedera M., (2006) - Late-glacial and Holocene vegetation history in the Insubrian southern Alps - New indications from a small-scale site. *Veg. Hist. Archaeobot.*, 15: 87-98.
- Holtmeier F.K. & Broll G., 2005 - Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14 (5): 395-410.
- Hormes A., Müller B.U. & Schlüchter C., 2001 - The Alps with the little ice: evidence for eight Holocene phases of reduced glacier extent in the Central Swiss Alps. *Holocene*, 11: 225-265.
- Kaltenrieder P., Tinner W. & Ammann B., 2005 - Zur Langzeitökologie des Lärchen-Arvenrings in den südlichen Walliser Alpen. *Bot. Helv.*, 115: 137-154.
- Körner C., 1999 - *Alpine Plant Life*. Springer, Berlin: 338 pp.
- Kullman L., 2002 - Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *J. Ecol.*, 90 (1): 68-77.
- Magny M. & Richoz I., 1998 - Holocene lake-level fluctuations in Lake Sedorf, southern Swiss Plateau. *Eclogae Geol. Helv.*, 91: 345-357.
- Magny M. & Schoellammer P., 1999 - Lake-level fluctuations at Le Locle Swiss Jura, from the Younger Dryas to the mid-Holocene: a high resolution record of climate oscillations during the final deglaciation. *Geogr. Phys. Quat.*, 53: 183-197.
- Maisch M., Wipf A., Denneler B., Battaglia J. & Benz C., 1999 - *Die Gletscher der Schweizer Alpen. Gletscherhochstand 1850 - Aktuelle Vergletscherung. Gletscherschwund-Szenarien*, Zürich: 373 pp.
- Nicolussi K. & Patzelt G., 2000 - Discovery of early-Holocene wood and peat on the forefield of the Pasterze Glacier, Eastern Alps, Austria. *Holocene*, 10: 191-199.
- Nicolussi K., Kaufmann M., Patzelt G., van der Plicht J. & Thurner A., 2005 - Holocene tree-line variability in the Kauner Valley, Central Eastern Alps, indicated by dendrochronological analysis of living trees and subfossil logs. *Veg. Hist. Archaeobot.*, 14 (3): 221-234.
- Patzelt G., 1977 - Der zeitliche Ablauf und das Ausmaß postglazialer Klimaschwankungen in der Alpen. In: Frenzel B. (ed.), *Dendrochronologie und postglaziale Klimaschwankungen in Europa. Erdwissenschaftliche Forschung*, 13: 248-259.
- Patzelt G. & Penz H., 1975 - Unterinntal - Zillertal - Pinzgau - Kitzbühel. Spät- und postglaziale Landschaftsentwicklung, Exkursionsführer Tirol. *Innsbrucker Geographische Studien*, 2: 309-329.
- Slupetzky H., Krisai R. & Lieb G.K., 1998 - Hinweise auf kleinere Gletscherstände der Pasterze (Nationalpark Hohe Tauern, Kärnten) im Postglazial. Ergebnisse von 14C-datierungen und Pollenanalysen: *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern*, 4: 225-240.
- Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A.F.W., Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F. & Bresinsky A., 1991 - *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer, Stuttgart: 1030 pp.
- Tinner W., (2007) - Treeline studies. In: Elias S.A. (ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Oxford. Vol. 3: 2374-2384.
- Tinner W. & Kaltenrieder P., 2005 - Rapid responses of high-mountain vegetation to early Holocene environmental changes in the Swiss Alps. *J. Ecol.*, 93 (5): 936-947.
- Tinner W. & Theurillat J.P., 2003 - Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecocline in the Swiss Central Alps during the past 11,500 years. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 35 (2): 158-169.
- Tinner W., Ammann B. & Germann P., 1996 - Treeline fluctuations recorded for 12,500 years by soil profiles, pollen, and plant macrofossils in the central Swiss Alps. *Arct. Alp. Res.*, 28 (2): 131-147.
- Tobolski K. & Ammann B., 2000 - Macrofossils as records of plant responses to rapid Late Glacial climatic changes at three sites in the Swiss Alps. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*, 159: 251-259.
- Wick L., 1994 - Early-Holocene reforestation and vegetation change at a lake near the alpine forest limit: Lago Basso (2250 m asl), Northern Italy. *Diss. Bot.*, 234: 555-563.
- Wick L., 1996 - Late-glacial and early-Holocene palaeoenvironments in Brianza, N Italy. *Quaternario*, 9 (2): 653-660.
- Wick L. & Tinner W., 1997 - Vegetation changes and timberline fluctuations in the Central Alps as indicator of Holocene climatic oscillations. *Arct. Alp. Res.*, 29: 445-458.
- Zoller H., 1977 - Alter und Ausmass postglazialer Klimaschwankungen in der Schweizer Alpen. In: Frenzel B. (ed.), *Dendrochronologie und postglaziale Klimaschwankungen in Europa. Erdwissenschaftliche Forschung*, 13: 171-281.

