

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA
FACOLTÀ DI AGRARIA

Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali

LAUREA MAGISTRALE IN SCIENZE FORESTALI E AMBIENTALI

**IL GENERE PSEUDOTSUGA E LA SELVICOLTURA DELL' ABETE DI
DOUGLAS (PSEUDOTSUGA MENZIESII VAR. MENZIESII (MIRB.)
FRANCO) IN ITALIA: UN APPROCCIO ECOLOGICO**

**THE GENUS PSEUDOTSUGA AND THE SILVICULTURE OF DOUGLAS-
FIR (PSEUDOTSUGA MENZIESII VAR. MENZIESII (MIRB.) FRANCO) IN
ITALY: AN ECOLOGICAL APPROACH**

Relatore
Prof. Pividori Mario

Laureando
Villa Jona (1180240)

Anno Accademico
2019 – 2020

“Alla mia famiglia,
e in particolare a mia nonna Maria Lorena”

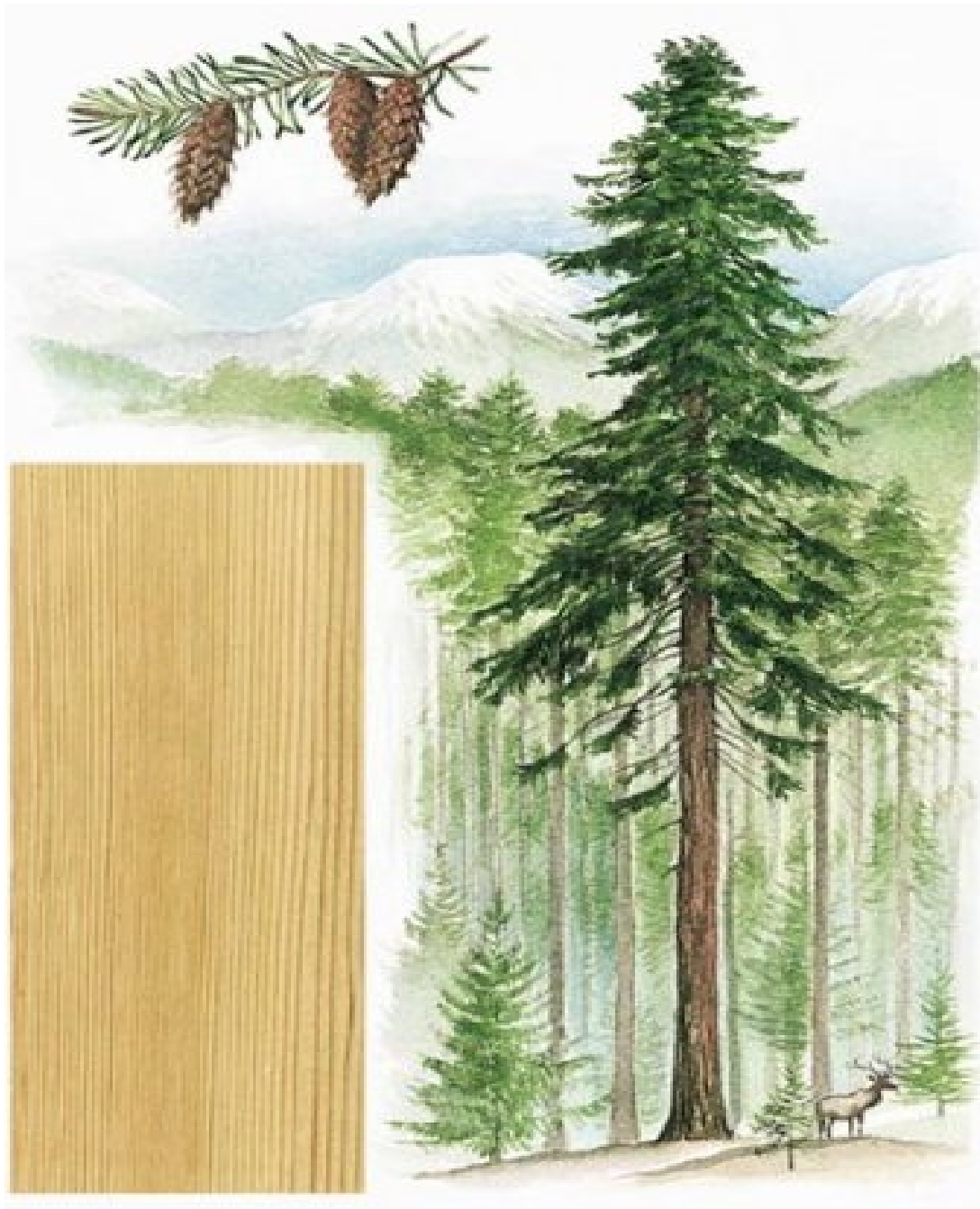


Illustrazione di *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* nella Catena della Cascade (Stati Uniti occidentali).
Riproduzione di Jim Stevenson ridisegnata da Villa Jona

Indice

0.	Introduzione	3
1.	Il genere Pseudotsuga	4
1.1	Etimologia del genere Pseudotsuga	5
2.	Storia fossile, paleobotanica ed evoluzione	6
2.1	Fossili in Nord America	10
2.2	Fossili in Europa	17
2.3	Fossili in Asia	18
2.4	Evoluzione e speciazione	19
3.	Tassonomia del genere Pseudotsuga	21
3.1	Le specie odierne	23
3.2	Conservazione	39
4.	L'Abete di Douglas (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco)	41
4.1	Descrizione	41
4.1.2	Nome scientifico	48
4.1.3	Nome comune	50
4.2	Le varietà di Douglasia: storia e inquadramento botanico	51
4.3	Corologia e distribuzione	54
4.4	Ecologia	57
4.5	Esigenze pedoclimatiche	65
4.5.1	Suolo	68
5.	Valenza xilologica	69
6.	La selvicoltura della Douglasia	72
6.1	Il fallimento nel contesto italiano	83
7.	Curiosità	85
8.	Conclusioni	85
9.	Bibliografia	86
9.1	Libri	96
9.2	Convegni	96
9.3	Sitografia	96

Riassunto

(Italiano)

Questa tesi si pone lo scopo di ripercorrere la storia, la biologia, l'ecologia e la selvicoltura (in Nord America ed Europa) di una delle specie forestali più importanti al mondo, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, e del suo genere di appartenenza, con un particolare focus alla situazione italiana odierna e passata. Dopo aver fatto luce sugli aspetti più complicati della sistematica, dell'evoluzione e dei ritrovamenti fossili che hanno permesso di capire l'origine e l'importanza svolta dai diversi taxa di Douglasia nelle foreste temperate del mondo, si procederà ad inquadrare scientificamente la specie principe e le sue varietà, descrivendone pregi e difetti da un punto di vista moderno e obiettivo che tenga conto dell'ecologia intrinseca dell'albero e del fabbisogno umano di materia prima. Grazie ad una produzione relativamente rapida di legno dalle ottime qualità, questa conifera si è fatta largo tra gli innumerevoli alberi forestali e nell'arco di circa un secolo è divenuta l'esotica più importante d'Europa, oggetto di una selvicoltura che anche in Italia ha lasciato un segno indelebile nel recente passato dell'ambiente montano. Infine, si cercheranno di analizzare i motivi che hanno portato al sostanziale fallimento dell'uso selvicolturale di questa specie nel nostro paese.

Abstract

(English)

This thesis aims to trace the history, biology, ecology and forestry (in North America and Europe) of one of the most important forest species in the world, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, and its genus of belonging, with a particular focus on the past and current situation in Italy. First, light will be shed on the more complicated aspects of the systematics, evolution and the fossil findings which allowed to understand the origin and importance of the different Douglas-fir taxa in the temperate forests of the world. Then, we will proceed to scientifically frame the main species and its varieties, describing their strengths and weaknesses from a modern and objective point of view, taking into account the intrinsic ecology of the tree and the human requirements of raw material. Thanks to a relatively rapid production of excellent quality wood, this conifer has, in the span of about a century, become the most important exotic tree in Europe. It is, moreover, an object of a silviculture that, in Italy, has left an indelible mark on the recent past of the mountain environment. Finally, an analysis on the reasons that led to the substantial failure of the silvicultural use of this species in our country will be conducted.

0. Introduzione

Pseudotsuga rappresenta uno dei gruppi minori più interessanti e particolari all'interno delle *Pinaceae* e delle Gimnosperme in generale. Come spesso accade nel regno vegetale una corretta ricostruzione cronologica degli eventi che hanno portato una specifica forma di vita alla sua definizione multidisciplinare odierna (biologica, ecologica, genetica ecc.) risulta piuttosto complicata. Le *Douglasie* non fanno eccezione, risultando anzi in una situazione ancor meno delineata a causa di una scarsa documentazione fossile e di conoscenze altresì piuttosto blande sulle specie orientali sfociate in una tassonomia incerta verso buona parte del genere. Stati Uniti e Canada sono da sempre le nazioni dove le estese foreste naturali di *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco rivestono la maggior importanza ambientale ed economica, ma i rimboschimenti di questa conifera altamente produttiva e adattabile sono in aumento in diverse parti del mondo: in Europa l'Abete di Douglas risulta l'esotica più comune rinvenibile nelle zone centro-occidentali del continente, nonché uno degli alberi americani più diffusi e conosciuti, mentre in Italia è possibile ritrovarla ex novo in varie faggete e abetine appenniniche. Nei paesi dell'Asia orientale un'attenzione sempre crescente sta volgendo verso i taxa autoctoni, spesso vere e proprie formazioni relittuali testimoni di antichi climi e cenosi passate assai differenti da quelle attuali. Le ricerche effettuate nel corso degli ultimi 150 anni sul genere *Pseudotsuga* hanno permesso per buona parte di scoprire e comprendere alcuni aspetti fondamentali della vita di queste aghifoglie, mentre altri non sono stati ancora del tutto chiariti. Gli studi, inizialmente riguardanti quasi esclusivamente le specie americane, sono stati via via estesi a Cina e Giappone, mentre negli ultimi anni si sono aperti nuovi filoni e ambiti mirati riguardanti gli aspetti specialistici più moderni, come la genetica molecolare o le analisi chimiche della resina. I lavori svolti nel secolo scorso, di grande valore accademico, risentono però inevitabilmente dei limiti tecnologici e strumentali dell'epoca, mentre le pubblicazioni più recenti spesso mancano di una corretta contestualizzazione. Collegare e relazionare entrambe le prospettive permetterebbe a studenti e ricercatori, ma anche a figure più prettamente professionali, di comprendere meglio da un lato tutto ciò che ha portato all'attuale situazione forestale italiana per quanto riguarda le formazioni a *Douglasia*, mentre dall'altro di capire il valore biologico che rivestono le specie minori orientali, in un'ottica futura di conservazione e gestione di queste entità vulnerabili e delicate in via di estinzione. Il seguente lavoro di tesi s'inserisce all'interno di questo contesto generale ponendosi diversi obiettivi principali:

- ricercare e approfondire i più importanti aspetti d'interesse scientifico-forestale inerenti ai vari taxa mondiali di *Douglasia*;

- fare ordine sulle peculiarità specifiche del genere *Pseudotsuga*, in particolar modo *Pseudotsuga menziesii*, cercando di relazionare tutta l'informazione attualmente disponibile in ambito accademico e non solo;
- contestualizzare le ricerche più datate rapportandole alle conoscenze attuali e viceversa per integrarle e completarle, sviluppando così un focus avanzato su questo gruppo di conifere;
- analizzare la situazione forestale europea, asiatica e americana, con particolare attenzione al contesto italiano, per poter comprendere al meglio l'ecologia e la selvicoltura di *Pseudotsuga menziesii* nel nostro paese;
- capire le motivazioni del fallimento dell'impiego selvicolturale di questa specie altamente produttiva in Italia.

1. Il genere *Pseudotsuga*

Pseudotsuga (Carrière, 1867) è un genere di conifere sempreverdi appartenente alla famiglia delle *Pinaceae*, sottofamiglia *Laricoideae* e divisione *Pinophyta*. Gli Abeti di Douglas (nome comune acquisito dal vocabolo inglese “Douglas-fir”) o Douglasie sono alberi da medi ad estremamente grandi, con fusti dritti, rami da verticali a sparsi, foglie aghiformi disposte a spirale attorno all'asse e gemme vegetative ovoidali castano-rossicce. Assomigliano morfologicamente a specie di *Abies* o *Tsuga* e rivestono una primaria importanza ecologica e selvicolturale in molte parti del mondo. I caratteristici strobili penduli bruno-rossastri a maturazione presentano squame persistenti e particolari brattee a tre punte (trifide) che fuoriescono dalla struttura.

“Medium to tall trees with straight stems and upright to spreading branches. Spirally arranged leaves (needles), reddish brown ovoid-conical vegetative buds. Reddish brown ovulate cones are pendulous with exserted bracts”

(Description of the genus *Pseudotsuga*. Aljos Farjon, 1990)

Le specie appartenenti a questo genere formano foreste pure o miste sia con altre conifere che con latifoglie nelle montagne delle zone temperate del Nord America e dell'Asia orientale (**Fig. 1**), dove possono raggiungere i 100 m di altezza ed età prossime ai 1000 anni (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*).

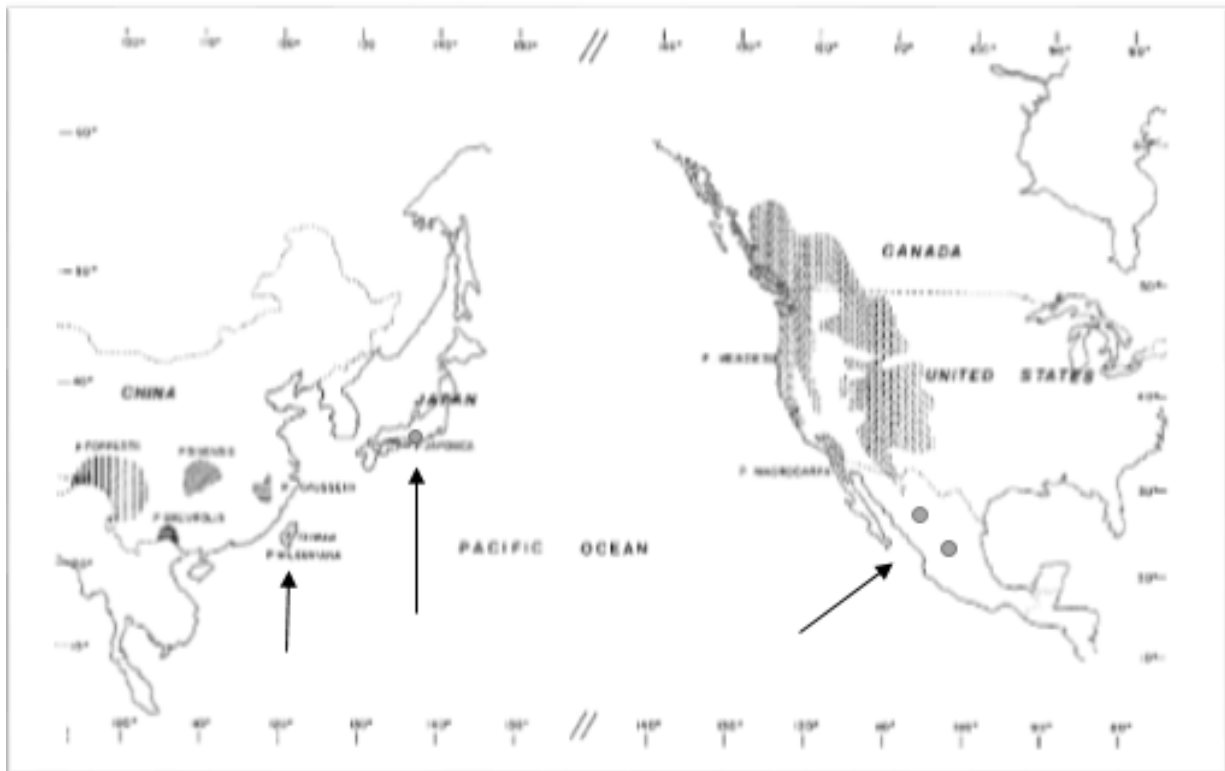


Figura 1: Distribuzione mondiale del genere *Pseudotsuga*. Da El-Kassaby et al. 1983, modificato da Villa Jona.

1.1 Etimologia del genere *Pseudotsuga*

Il nome scientifico “*Pseudotsuga*” = “falsa *Tsuga*” deriva dal greco “ψευδος - pseudos” = “falso, menzognero” e dal giapponese “ツガ属 - *Tsuga*” = “(albero) madre della foresta”, riferito a *Tsuga sieboldii* (*Tsuga* giapponese meridionale). Il nome comune “Abete” [di Douglas] non è veritiero, dato che non si tratta di un vero e proprio abete (gen. *Abies*). Nel corso del tempo numerose classificazioni tassonomiche hanno interessato questo genere, reso da sempre problematico per via della sua forte unicità sistematica e della somiglianza morfologica con altre *Pinaceae*: alcune specie, infatti, sono state in passato incluse in diversi gruppi di conifere correlate, tra cui *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Tsuga* e persino *Sequoia*. Fu solo nel 1867, grazie all’unicità morfologica dei coni, che gli Abeti di Douglas vennero collocati nel nuovo genere *Pseudotsuga* dal botanico francese Élie-Abel Carrière (tra i massimi esperti di conifere dell’epoca) nella sua opera “*Traité Général des Conifères*”. L’epiteto informale generico “Douglasia” deriva a sua volta da David Douglas, esploratore e botanico scozzese che per primo riportò i semi di *Pseudotsuga menziesii* dal Nord America all’Inghilterra presso la London Horticultural Society (1827).

2. Storia fossile, paleobotanica ed evoluzione

Ecologicamente gli Abeti di Douglas rivestono una primaria importanza negli ecosistemi forestali di tutto il Nord America occidentale e negli ambienti montani del Giappone e della Cina continentale temperata (**Fig. 2**). Sebbene non vi siano numerosi reperti fossili disponibili, questi sono stati rinvenuti in varie parti dell'emisfero settentrionale dall'Oligocene del Cenozoico medio (circa 30 milioni di anni fa), evidenziando l'aspetto relittuale della distribuzione odierna di questo genere (Yabe A. 2011). La documentazione ad oggi disponibile suggerisce che la prima grande differenziazione nelle *Pinaceae* sia avvenuta circa 135 milioni di anni fa, nell'era neocomiana del Cretaceo inferiore (Florin 1963). Resti fossili attribuibili al genere *Pseudotsuga* sono stati scoperti a partire dal pre-cenozoico in Russia e Messico. Malyavkina (1958) ha segnalato la presenza di polline proveniente dal Basso Cretaceo in depositi nel deserto del Gobi orientale (Mongolia) attribuibili alla paleospecie *Pseudotsuga punctata*, mentre Alvarez (1994) ha identificato 23 diversi tipi di granuli appartenenti a conifere estinte dei generi *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix* e *Pseudotsuga* in rocce dell'Alto Cretaceo (90–84 milioni di anni fa) nello stato messicano di Coahuila. Questi ritrovamenti non sono tuttavia accompagnati da macrofossili (ossia elementi visibili senza l'ausilio di un microscopio) e i primi reperti di questa tipologia appartenenti a Douglasie ancestrali, risalenti al terziario, ricordano chiaramente le specie viventi.

Manca quindi un record per la maggior parte della storia evolutiva del genere e le ipotesi disponibili si basano per gran parte sulla ricostruzione tassonomica: inizialmente si ipotizzò che i gruppi *Pseudotsuga* e *Larix*, strettamente imparentati tra loro come evidenziato dall'anatomia simile di vari tessuti (tra cui il legno), dalla struttura del gametofito femminile, dall'immunologia delle proteine dei semi, dalla forte somiglianza dei granuli di polline (privi di sacche aeree) e dei nuclei cellulari, discendessero in modo parallelo (*sister*) da un antenato comune con *Pinus* seguendo una sorta di linea ontogenetica correlata, mentre oggi studiando il gene mitocondriale *rps3* Ran et al. (2010) ha scoperto che *Larix* e *Pseudotsuga* sono evolutivamente generi gemelli di tutte le altre *Pinaceae* (Rudolphi 2018), evidenziando un'origine diversa (sub-parallela) rispetto alle restanti specie affini. Spellenberg, Earle e Nelson (2014) riportano inoltre che i larici e gli Abeti di Douglas si sono differenziati dalla famiglia d'appartenenza circa 135 milioni di anni fa (come affermato in precedenza anche da Florin) e hanno mantenuto un ascendente in comune fino a 7 milioni di anni fa, formando così una linea tassonomica divisa e strettamente correlata tra loro rispetto al resto del gruppo, pur conservando un forte grado di parentela con esso. Secondo altri autori *Pseudotsuga* si sarebbe invece staccata evolutivamente da *Larix* 65 milioni di anni fa, in un'epoca compresa tra il tardo Cretaceo e il Paleocene (Wang et al., 2000), dove verosimilmente viveva un progenitore condiviso. Notevole

risulta anche la somiglianza tra i due generi, riscontrabile ancora oggi, per quanto riguarda il grado di tolleranza all'ombra, la corteccia marmorizzata resistente al fuoco e l'aspetto dei giovani germogli.



Figura 2: Tipica foresta di Douglasia (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) di circa 160 anni nella Catena delle Cascade, Stati Uniti. Foto di Robert Van Pelt (2007).

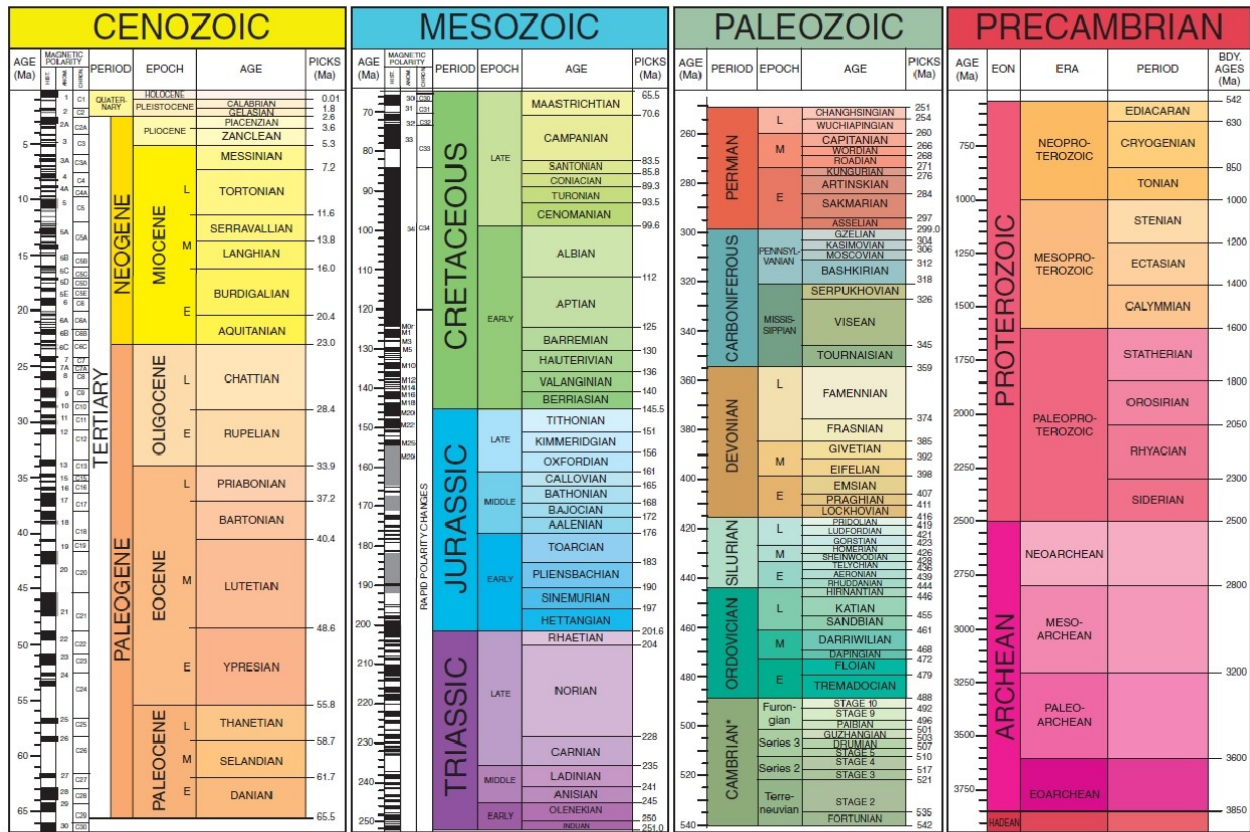
Procedendo con l'integrazione tra studi molecolari e analisi della documentazione fossile, Hermann e Lavander (2014) conclusero che il genere *Pseudotsuga* si sia evoluto dapprima in Nord America e poi successivamente sia migrato in Asia (l'esatto opposto del genere *Tsuga*). Gli stessi autori hanno riscontrato inoltre che il grado di somiglianza genetica diminuisce fortemente tra le specie all'aumentare della distanza geografica intorno al Pacifico. Le affinità molecolari, in particolare con *Larix occidentalis*, sostengono anch'esse un'origine americana seguita da una diaspora attraverso lo Stretto di Bering (Strauss et al. 1990). Il modello paleo-geografico che identifica l'origine di *Pseudotsuga* e la successiva espansione transcontinentale è coerente con la cronologia geologica del genere. Micro e macro fossili sono infatti presenti nel Nord America occidentale da circa 50 milioni di anni e in Giappone da circa 15 (Hermann, 1985). Reperti risalenti al medio Terziario sono stati segnalati ad Homer, Alaska (Wolfe 1969), vicino al punto più settentrionale dell'antico percorso di migrazione (Florin 1963), mentre il già citato Alvarez (1994) riporta la scoperta di granuli pollinici in un deposito del Cretaceo superiore situato a Coahuila, Messico, attualmente il record fossile più

antico mai trovato, sollevando la possibilità (per ora rimasta solo ipotetica e non confermata) che la Sierra Madre Orientale settentrionale (e non gli USA occidentali) sia il centro di origine per queste conifere. Le ipotesi riguardo la formazione delle varie specie si sono storicamente sviluppate su due fronti: il primo secondo cui un progenitore affine a *Pseudotsuga macrocarpa* ha dato vita ad una linea evolutiva simile a *Pseudotsuga menziesii* da cui provengono poi le specie asiatiche, il secondo in cui un antenato ancestrale comune a tutte le specie si sia diffuso nei due continenti prima che evolvesse il progenitore comune tra *macrocarpa* e *menziesii*. Secondo Strauss et al. (1990), per essere vera la prima ipotesi il cariotipo anomalo contenente $2n = 26$ cromosomi di *Pseudotsuga menziesii* avrebbe dovuto rispondere a requisiti troppo inverosimili (essersi evoluto rapidamente dopo la divisione dei taxa asiatici da esso, essere rimasto come carattere polimorfico all'interno della pre-*Pseudotsuga menziesii* ancestrale, fissarsi nella popolazione americana e perdersi in oriente o essere presente ma successivamente perdersi in tutti i derivati cinesi e giapponesi). A causa della somiglianza dei cariotipi delle Douglasie orientali con quello di *Pseudotsuga macrocarpa*, tale perdita o inversione risulta improbabile (Hermann e Lavander, 2014). Inoltre, due studi genetici condotti da Strauss et al. (1990) e Sziklai et al. (1987) hanno concluso che la distanza interspecifica tra i clade asiatici e quelli nordamericani è la medesima, in quanto quella occorrente tra le specie *menziesii* e *macrocarpa* è molto simile a quella tra *japonica* e *sinensis*. Una divisione iniziale tra i taxa occidentali, seguita poi da una differenziazione in Asia, imporrebbe infatti che *Pseudotsuga menziesii* e *Pseudotsuga macrocarpa* avessero accumulato una maggiore divergenza genetica tra loro rispetto alle specie sino-giapponesi, mentre questo non si verifica. Le ricerche condotte da Strauss hanno inoltre evidenziato come la distanza biologica derivata dall'actina (una proteina molto comune contenuta nelle cellule vegetali) sia del 17,57% tra *Pseudotsuga menziesii* e *Pseudotsuga macrocarpa* e del 18% tra *Pseudotsuga japonica* e *Pseudotsuga sinensis* (Strauss et al. 1990), mostrando come il livello di differenziazione risulti il medesimo. Entrambi gli studi di Strauss et al. (1990) e Sziklai et al. (1987) hanno mostrato come le specie nordamericane e quelle orientali siano inserite in gruppi monofiletici ben differenziati. L'unica differenza tra l'opinione di questi due autori riguarda la relazione tra due taxa asiatici con *Pseudotsuga menziesii*: Strauss conclude che *Pseudotsuga japonica* è la specie più vicina al clade americano, mentre secondo Sziklai dovrebbe essere *Pseudotsuga gaussenii* (o *Pseudotsuga sinensis* var. *gaussenii*), anche se osservando la sua locazione geografica questa appare meno probabile (Hermann e Lavander 2014). I pochi ma fondamentali studi sulle origini evolutive del genere *Pseudotsuga* hanno quindi contribuito a migliorare la conoscenza delle relazioni tassonomiche al suo interno e all'esterno, ma non forniscono risposte su quando sia avvenuta la speciazione della moderna *Pseudotsuga menziesii*, di gran lunga la più importante del gruppo da un punto di vista ecologico e selvicolturale. Dai reperti rinvenuti sembra che complessivamente l'Abete

di Douglas non sia cambiato molto nel suo aspetto morfologico negli ultimi 50 milioni di anni. Il cariotipo fossile di *Pseudotsuga menziesii* è sconosciuto e ad oggi risulta impossibile sapere se la sua paleospecie eocenica *Pseudotsuga sonomenis* avesse già un cromosoma aploide pari a 13 ($2n = 26$) o l'abbia ottenuto qualche tempo dopo nel Terziario da un progenitore con corredo aploide di $n = 12$. Sebbene la storia evuzionistica rimanga ad oggi oscura, sembrerebbe che la riduzione del cariotipo e la frammentazione/rottura cromosomica siano stati una tendenza ontogenica in *Pseudotsuga* (Sziklai et al. 1987). Sziklai nei suoi studi filogenetici suggerì inoltre che l'Abete di Douglas americano risulta l'entità più recente del genere, poiché ha i cromosomi più piccoli di tutte le altre specie. Anche i reperti arcaici forniscono prove a supporto di questa teoria: contrariamente al Terziario infatti, il corredo di macro e microfossili rinvenibili negli strati terrigeni appartenenti al Quaternario risulta piuttosto abbondante e questo indicherebbe che *Pseudotsuga menziesii* abbia assunto un ruolo dominante nella componente forestale del Nord America occidentale solo a partire da quest'epoca. Tale evento, assai significativo per una conifera appartenente ad un piccolo genere considerabile "fossile" per via dello scarso numero di rappresentanti viventi, del loro basso numero di individui e fecondità è un'altra unicità peculiare. Wolfe (1969) nelle sue indagini geologiche ha sottolineato come all'inizio del Pleistocene gli strati rocciosi dell'ovest americano avessero ancora basse quantità di polline attribuibile alle Douglasie mentre i depositi interglaciali mostrano grandi quantità di granuli di questo genere. Concluse quindi che l'egemonia odierna di *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* in gran parte delle foreste di conifere del Pacific Northwest sia stata raggiunta durante il Pleistocene medio o tardo (**Fig. 3**).

Come riportato da Hermann e Lavander (2014) "*that change in the status of Douglas-fir as a member of northwestern forests suggests that a new species had evolved during the repeated glacial cycles that could adapt to a wide range of climates and site conditions*", ossia che il cambiamento nell'abbondanza dei pollini sedimentati riscontrata da Wolfe ha permesso di capire l'evoluzione del moderno Abete di Douglas, avvenuta durante il ripetersi di cicli glaciali e interglaciali che avrebbero favorito la conifera all'adattarsi ad una vasta gamma di siti e condizioni climatiche, permettendole di sviluppare un notevole successo biologico che si è perpetuato fino ad oggi. Anche se la documentazione fossile di *Pseudotsuga* nel Nord America occidentale risulta molto più ampia che nell'Asia orientale o in Europa, una cronologia soddisfacente è ancora piuttosto frammentaria. Per quanto riguarda il nostro continente reperti attribuibili al genere (Kräusel 1926, Gothan e Weyland 1954, Walter 1970) sono stati rinvenuti in diverse località degli stati centrali, nonostante la scarsità di materiale idoneo per l'identificazione abbia suscitato diversi dubbi (Florin 1963).

2009 GEOLOGIC TIME SCALE



*International ages have not been fully established. These are current names as reported by the International Commission on Stratigraphy.

Walker, J.D., and Geissman, J.W., compilers, 2009. *Geologic Time Scale*. Geological Society of America, doi: 10.1130/2009.CTS004R2C. ©2009 The Geological Society of America. Sources for nomenclature and ages are primarily from Gradstein, F., Ogg, J., Smith, A., et al., 2004. *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press, 589 p. Modifications to the Triassic after: Furin, S., Preto, N., Rigo, M., Roghi, G., Gianolla, P., Crowley, J.L., and Bowring, S.A., 2006. High-precision U-Pb zircon age from the Triassic of Italy: Implications for the Triassic time scale and the Carnian origin of calcareous nanoplankton and dinosaurs. *Geology*, v. 34, p. 1009–1012, doi: 10.1130/G22967A.1; and Kent, D.V., and Olsen, P.E., 2009. Early Jurassic magnetostratigraphy and paleolatitudes from the Hartford continental rift basin (eastern North America). Testing for polarity bias and abrupt polar wander in association with the central Atlantic magmatic province. *Journal of Geophysical Research*, v. 113, B06105, doi: 10.1029/2007JB005407.



Figura 3: Scala semplificata dei tempi geologici. Il tardo Cenozoico è l'epoca più importante per la storia fossile del genere *Pseudotsuga*. Credit dell'immagine: The Geological Society of America.

2.1 Fossili in Nord America

La letteratura fornisce scarse informazioni sulla gamma ancestrale di *Pseudotsuga* in Nord America (**Fig. 4**). Pochi sono i reperti rinvenuti sulla presenza di questo genere durante il Terziario primo e medio: dalle ricostruzioni effettuate risulta che il clima a quel tempo era molto mite, senza grandi differenze regionali, e che i principali sistemi montuosi della parte occidentale del continente non erano ancora nati. Foreste temperate formate da latifoglie decidue e boschi misti di conifere si sviluppavano dall'Alaska al Canada e si espandevano verso sud e verso le zone interne. Durante l'Eocene il genere *Pseudotsuga* era presente nella paleoflora delle foreste montane solo dall'Idaho centro-settentrionale verso nord e dal nord-est del Nevada (Axelrod 1966a). L'assenza di *Douglasia* nella flora eocenica delle Montagne Rocciose suggerisce che *Pseudotsuga* fosse una componente minore di queste cenosi, o che aveva una gamma estremamente limitata a quel tempo (Leopold and MacGinitie 1972).

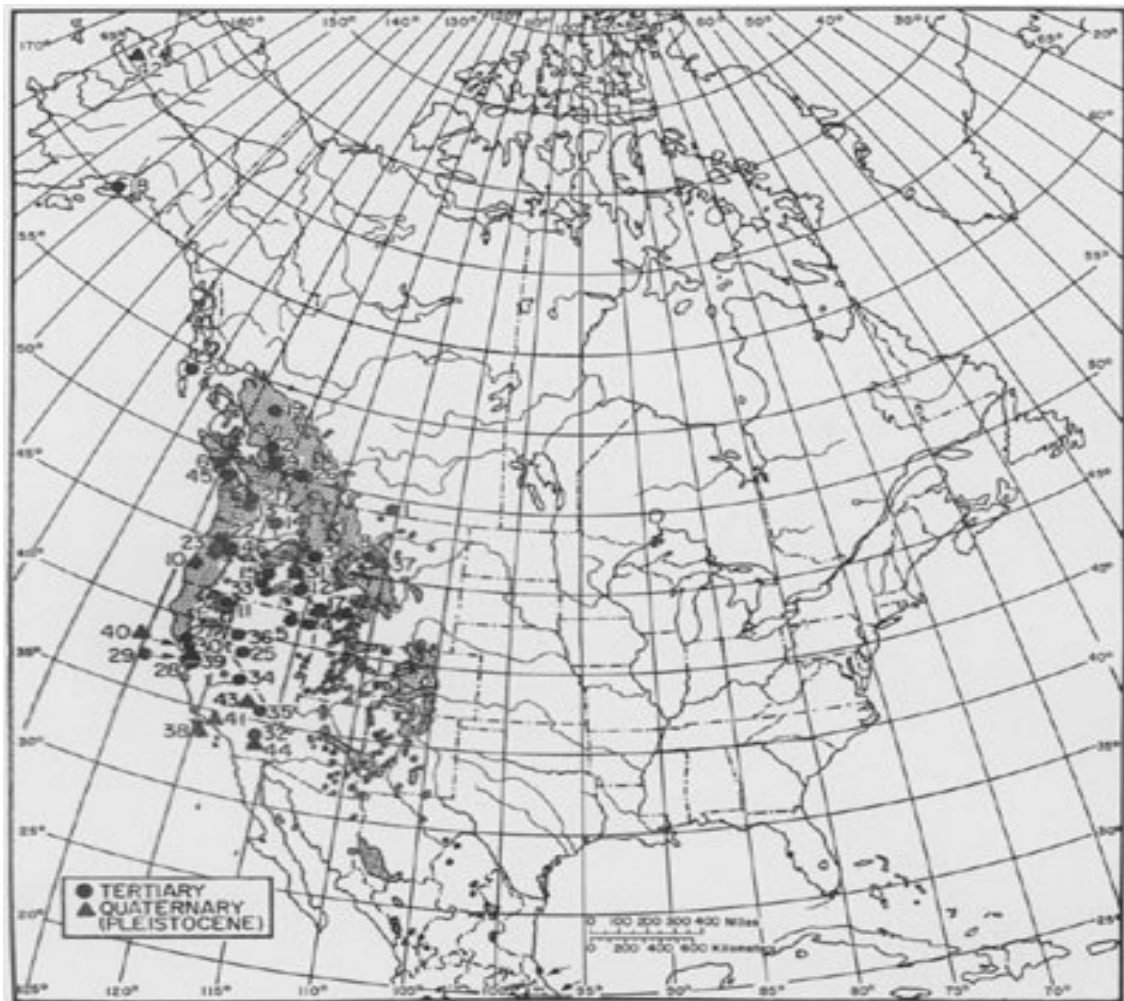


Figura 4: Ubicazione dei reperti megafossili nordamericani di *Pseudotsuga* risalenti al Terziario e Quaternario e di microfossili Terziari (da Hermann, 1985).

Oligocene

La presenza di resti attribuibili a specie di *Douglasia* nella flora oligocenica è stata rinvenuta nel sud-ovest del Montana (Becker 1961) e nell'Oregon centrale e occidentale (Lakhanpal 1958). *Pseudotsuga* potrebbe essere stata presente inoltre nella British Columbia centrale, in un clima caratterizzato da estati umide e inverni secchi all'inizio del periodo. Il primo record noto di polline nelle Montagne Rocciose proviene dai letti fossili di Florissant (Colorado) risalenti alla prima metà dell'Oligocene (Hermann, 1982). In questo frangente le foreste decidue di latifoglie sono rimaste dominanti nel Nord America pacifico durante il Miocene precoce e medio: la vegetazione montuosa nel middle nord-ovest conteneva *Pinaceae* solo come elementi forestali secondari, in netto contrasto con l'Alaska, dove queste conifere erano ampiamente diffuse e dominanti.

Indagini palinologiche effettuate nel lago Nuwuk, ai confini con il Mar Glaciale Artico, indicano che almeno fino al Miocene medio o tardo una ricca foresta di aghifoglie dominata da *Picea*, *Pinus* e *Tsuga* (e probabilmente contenente anche *Cupressaceae*, *Abies* e *Larix/Pseudotsuga*) crebbe fino a

oltrepassare i 70° di latitudine nord. Gli spettri pollinici di questo periodo mostrano inoltre la presenza di *Pseudotsuga* a partire dalle foreste più aride occidentali fino a quelle montuose più umide dell'Alaska dal tardo Oligocene al primo Pleistocene (Leopold 1969; Wolfe 1962 e 1969; Wolfe and Leopold 1967). Il clima più verosimile ottenuto a partire da ricostruzioni basate sulla flora fossile a cui *Pseudotsuga* apparteneva sembra suggerire che si trattasse di condizioni ambientali temperato-fresche, con precipitazioni più elevate e una temperatura media annuale leggermente più calda di quella che si trova oggi nella stessa area. Quesnel, una località della British Columbia sede di uno dei paleo-depositi più noti del genere in Canada, ha oggi una piovosità statistica di circa 420 mm su 365 giorni e una temperatura media annua di circa 5 °C. Le temperature ricostruite nella medesima località durante il Terziario sono state comprese in un range tra i 5,5 e i 13 °C (estremi valori ipotizzati, con una media di 9.2 °C), mentre le precipitazioni erano probabilmente di circa 1020 mm all'anno (Hermann, 1982). Questo centro si trova oggi oltre il limite settentrionale della gamma coperta dall'Abete di Douglas, segno di una regressione della specie verso sud.

Un altro aspetto che conferma la scarsa presenza del genere *Pseudotsuga* nelle foreste della British Columbia, esattamente come nella parte occidentale di Washington e Oregon, è la bassa frequenza d'insorgenza del polline negli spettri pollinici. I granuli sono invece presenti con certezza in Idaho (Leopold e MacGinitie 1972). La tendenza generale verso un clima più freddo, evidente sin dalla fine dell'Eocene e solo temporaneamente invertita nel medio Miocene, è continuata fino al tardo Miocene. Megafossili e depositi palinologici indicano importanti cambiamenti vegetazionali alla fine di quest'epoca: molti generi e specie si estinsero e la flora assunse un aspetto piuttosto moderno. Sulla base dei cambiamenti vegetazionali riflessi dai reperti e le loro implicazioni climatiche, Wolfe e Leopold (1967) stimarono che un calo di circa 7 °C fosse avvenuto nella temperatura media di luglio nell'arco di circa 4 milioni di anni.

Pliocene

Quest'epoca fu caratterizzata da un marcato aumento dell'aridità, maggiori gradienti stagionali di temperatura e il progressivo innalzamento delle catene montuose della Cordigliera Americana (North American Cordillera), che causarono pesanti cambiamenti della vegetazione dell'ovest: i reperti fossili di questo periodo sono relativamente scarsi, ma indicano che rispetto al Miocene le foreste plioceniche erano meno diversificate nella loro composizione. I boschi di conifere, e con loro *Pseudotsuga*, apparentemente si ritirarono verso le aree più settentrionali e in alta quota sulle montagne. Studi sui pollini (Hermann, 1982) indicano la presenza di *Pseudotsuga* durante il Pliocene nell'ovest dell'Oregon e Washington, sempre come componente forestale minore.

Terziario

Il tardo pliocene segna la prima e unica volta in cui un antenato sottoscrivibile a forme ancestrali di *Pseudotsuga macrocarpa* appare nel repertorio fossile del terziario (Axelrod 1937, 1950). Il carattere della flora di accompagnamento era distinto da quello della medesima riferibile a *Pseudotsuga sonomensis* (il taxa arcaico di *P. menziesii*), similmente a quanto si riscontra oggi nelle moderne comunità forestali in cui vivono distintamente *Pseudotsuga macrocarpa* e *Pseudotsuga menziesii*. Questo schema suggerisce che la specie endemica della California meridionale avesse già nel Miocene una gamma geografica piuttosto limitata e che tale si è mantenuta. La storia terziaria di *Pseudotsuga menziesii* può essere invece sintetizzata con la constatazione che il suo antenato ancestrale era presente in gran parte della sua gamma attuale ma si estese considerevolmente più a nord di oggi.

Tuttavia, questa Douglasia oggi estinta non sembra essere stata un componente significativo nemmeno nella vegetazione forestale dell'epoca. Tale ipotesi si basa su diverse considerazioni: i megafossili a lei appartenenti risultano notevolmente scarsi nei depositi geologici, così come i microfossili suggeriscono un ruolo quasi insignificante del genere *Pseudotsuga* nelle cenosi di quel tempo, come confermato anche dalla bassissima frequenza pollinica pre-pleistocenica finora conosciuta. Ad ogni modo, deve essere ricordato che *Pseudotsuga* è solo un moderato produttore di polline nella sua fascia costiera (Tsukada 1982) e un povero produttore nella sua gamma montana interna (Baker 1976), ponendosi quindi in essere l'eventualità di una certa sottostima della rappresentazione nei profili pollinici dell'età terziaria data da questa peculiarità biologica riproduttiva.

Nonostante il ruolo generalmente subordinato nelle antiche foreste, *Pseudotsuga* potrebbe essere stata particolarmente abbondante in alcune specifiche aree localizzate grazie a condizioni particolarmente favorevoli, come rinvenuto in un sito a Vantage*, nel centro di Washington. Beck (1945b) riferì che circa metà delle migliaia di tronchi pietrificati ritrovati in questa località sono Douglasie silicizzate (**Fig. 5**).

*Vantage (WA) è sede della famosa "Ginkgo Petrified Forest/Wanapum Recreational Area". Il legno silicizzato venne qui scoperto attorno al 1930 e all'interno del parco sono state ritrovate oltre 50 specie di piante pietrificate assieme a *Pseudotsuga*, tra cui *Ginkgo*, *Liquidambar*, *Sequoia*, *Juglans*, *Picea*, *Ulmus*, *Acer*, *Aesculus*, *Populus* sez. *Aegiros*, *Magnolia*, *Arbutus*, *Sassafras*, *Taxus* e *Hamamelis*. Le stratificazioni rocciose in cui è possibile rinvenire i fossili risalirebbero all'epoca del Miocene, circa 15,5 milioni di anni fa.



Figura 5: Sezione anatomica di legno silicizzato di *Pseudotsuga* proveniente da Vantage (Washington). In basso immagine dello stesso al microscopio ottico. Foto di John Palka e Ginko Gem.

Quaternario

Contrariamente al Terziario, *Pseudotsuga* è abbondantemente rappresentata nella micro e macro flora fossile risalente al Quaternario. Questo indicherebbe che *Pseudotsuga menziesii* ha assunto il suo ruolo dominante nelle foreste dell'America nord-occidentale proprio durante quest'epoca (**Fig. 6**). Il pleistocene ha posto le basi per lo sviluppo delle estese cenosi di *Douglasia* (Mason 1947), mentre

ampie fluttuazioni della gamma si susseguivano a causa dei cicli glaciali e interglaciali che facevano crescere e diminuire le calotte polari e i ghiacciai montani. Periodi umidi associati alle glaciazioni e momenti secchi durante gli interglaciali sono aumentati per via della crescita delle montagne (orogenesi nordamericana) e del loro effetto di ombra pluviometrica. Un clima glaciale-pluviale fresco e piovoso ha prevalso nel primo pleistocene: qui *Pseudotsuga menziesii* si estendeva su una vasta gamma non ben definita mentre *Pseudotsuga macrocarpa* era localizzata più o meno dove è ancora oggi, forse leggermente più a sud. Alcuni reperti ritrovati (tra cui resti e ceppaie sub-fossili) indicano che nel tardo pleistocene, in Oregon, *Pseudotsuga menziesii* abbia fatto parte della flora subalpina per via di condizioni più aride rispetto a quelle odierne. La diffusione in Alaska è invece scarsamente documentata: sembra che possa essere stata ancora presente nella prima parte del periodo (Hopkins e Benninghoff 1953) per poi scomparire in seguito. Apparentemente, nei primi intervalli interglaciali quaternari il genere *Pseudotsuga* cresceva nel nord-ovest dello Stato federato, caratterizzato a quell'epoca da calore e umidità molto maggiori di quelli attuali. Le Douglasie vennero probabilmente eliminate in questi territori nel medio o tardo Pleistocene.

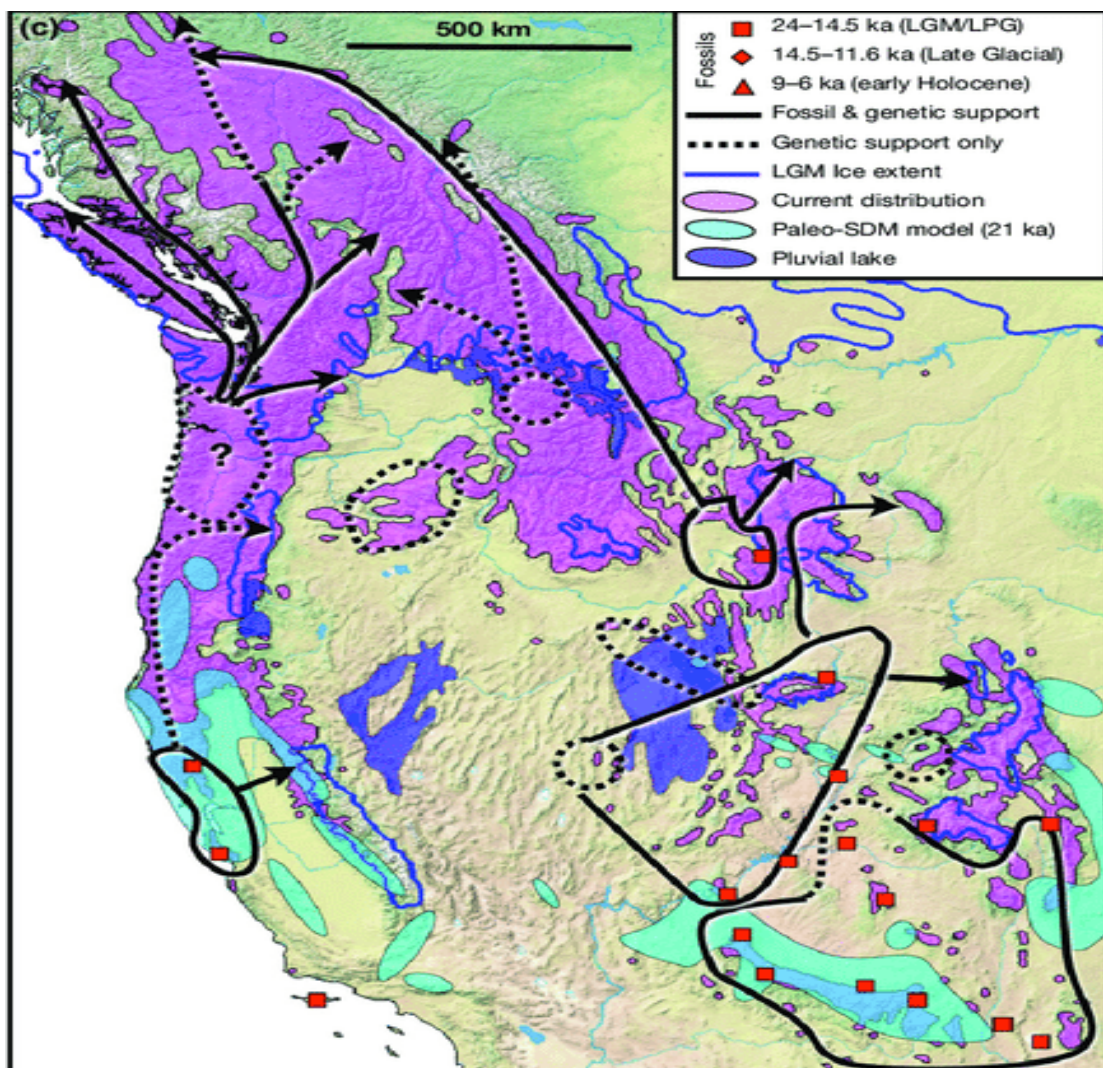


Figura 6: Rifugi localizzati di *Pseudotsuga menziesii* durante l'ultimo massimo glaciale (c.a. 20 000 anni fa) negli Stati Uniti occidentali. Immagine di Gavin, Dobrowski e Hampe (2012).

Negli ultimi cinquantamila anni *Pseudotsuga menziesii* (la sola specie all'interno del genere ad aver avuto un così elevato successo biologico) ha cominciato a diventare nettamente dominante nelle cenosi forestali presenti nell'ovest americano, dapprima in associazione con *Abies* e poi con *Tsuga*, succedendo in un clima via via sempre meno freddo a *Pinus*, *Picea* e *Abies*, che succedevano a loro volta tra loro in quest'ordine e lasciando spazio di nuovo ai pini xerofili negli ambienti più meridionali ormai divenuti troppo caldi e secchi a causa del ritiro delle calotte polari (con un limite fissato attorno ai 600/650 mm di pioggia annua minimi). Nei periodi tra una glaciazione e l'altra di questo arco temporale *Pseudotsuga menziesii* era già presente nelle zone oggi occupate degli USA occidentali. Uno dei più grandi problemi nell'identificazione palinologica fossile è data dalla forte somiglianza tra i granuli di Douglasia con quelli di Larice, rendendo il corretto riconoscimento particolarmente difficoltoso nelle aree di sovrapposizione tra i due generi (Hermann, 1982).

Al microscopio elettronico il polline di *Pseudotsuga* mostra infatti una morfologia chiaramente diversa da quella di *Larix*, ma sotto un normale microscopio ottico questi risultano del tutto simili, rendendosi necessario per l'identificazione un trattamento di diversi minuti in acetolisi o una colorazione con violetto di genziana (un reagente chimico pigmentante utilizzato tra gli altri nel metodo microbiologico GRAM) per evidenziare le distinte peculiarità, ossia una cicatrice triradiata in *Pseudotsuga* e un ispessimento anulare prossimale in *Larix*. Attraverso tale trattamento il polline di entrambi i generi può essere identificato positivamente (Tsukada 1982), tuttavia la scarsa conoscenza e utilizzo di questa tecnica ha determinato l'attuale incertezza riguardo la reale diffusione passata dell'Abete di Douglas in Nord America (per via dell'abbondante presenza contestuale di Larice), mentre l'arrivo del microscopio elettronico è stato postumo alla maggior parte delle ricerche compiute. Tsukada (1982) nei suoi studi affermò comunque che stand di Douglasia erano scarsamente ma certamente presenti nella Valle di Willamette (Oregon) e forse nel Puget Sound meridionale (Washington) durante i periodi di glaciazione piena e tardiva, suggerendo che queste piccole patch siano la probabile fonte delle moderne foreste di *Pseudotsuga* dell'area pacifica. Gli incendi relativamente frequenti e ampi in questi ecosistemi hanno poi dapprima impedito l'affermazione di *Tsuga heterophylla* come componente tipologica principale, poi via via il clima si è fatto meno umido e più caldo e la tsuga non ha più trovato le condizioni ideali per poter prendere il sopravvento. Ancora oggi abbiamo un importante contributo al mantenimento della dominanza di *Pseudotsuga menziesii* dato da agenti biotici e abiotici diversi dal clima, che favoriscono questa specie a scapito delle

consociate. I lunghi intervalli e tempi di ritorno del fuoco su larga scala sono compensati da una vita media relativamente molto più lunga della *Douglasia* rispetto alla *Tsuga*.

2.2 Fossili in Europa

La documentazione fossile del genere *Pseudotsuga* in Europa è scarsa ed è stata oggetto di numerosi dibattiti nel corso del tempo. I reperti, distribuiti dalla Polonia a Bergamo (Italia) passando per la Germania, sono identificati solo sulla base di frammenti di legno silicizzato (difficile da identificare di per sé) e polline (molto simile a quello di *Larix*). Per alcuni autori il genere sarebbe quindi presente nella paleoflora forestale europea mentre per altri no, anche se la presenza di numerose specie consociate e di granuli sarebbe una conferma oggi ritenuta generalmente abbastanza sicura.

Una presunta prova megafossile (coni e aghi) risalente al Miocene inferiore è stata segnalata e riportata vicino a Turow, in Polonia (Zalewska 1961) ma la mancanza di brattee (ritenute perse nel campione per cause naturali) e di dettagli nelle fotografie pubblicate la rendono controversa. Secondo studi più recenti effettuati negli anni 2000, *Pseudotsuga* era un elemento accessorio nella vegetazione del Neogene nell'Europa centrale, presente in diverse e distinte entità. Finora sono state descritte due specie native sulla base di coni e semi fossilizzati e una specie basata su campioni di foglie e legno di provenienza miocenica e pliocenica. Kunzmann (2014) rileva come, a seguito della scoperta di strobili e semi a Wiesa in Germania, la presenza di *Pseudotsuga jechorekia* Czaja arrivi fino al tardo Miocene inferiore. Basandosi sui ritrovamenti l'autore formalizza anche la scoperta di un nuovo taxa pliocenico chiamato *Pseudotsuga loehrii* (Fig. 7).

Viene inoltre contestata l'esistenza della paleoconifera "*Pseudotsuga oceanines*" in quanto le cuticole delle foglie precedentemente attribuite a questa entità vengono reinterpretate come appartenenti a *Tsuga* o *Nothotsuga*, ponendo quindi in dubbio la presenza tardo-oligocenica del genere *Pseudotsuga* in Europa basata esclusivamente sui record appartenenti a *Pseudotsuga oceanines*. Viene inoltre determinato per la prima volta che, basandosi sulla morfologia, le *Douglasie* europee avevano una forte somiglianza con i taxa asiatici, avvalorando quindi ancor più l'ipotesi che dal Nord America queste *Pinaceae* siano giunte attraverso la Russia passando per Cina e Giappone dallo stretto di Bering. Si ipotizza infine che il genere si sia estinto a seguito delle glaciazioni che hanno impedito una migrazione verso sud a causa del confinamento geografico dovuto al Mar Mediterraneo.

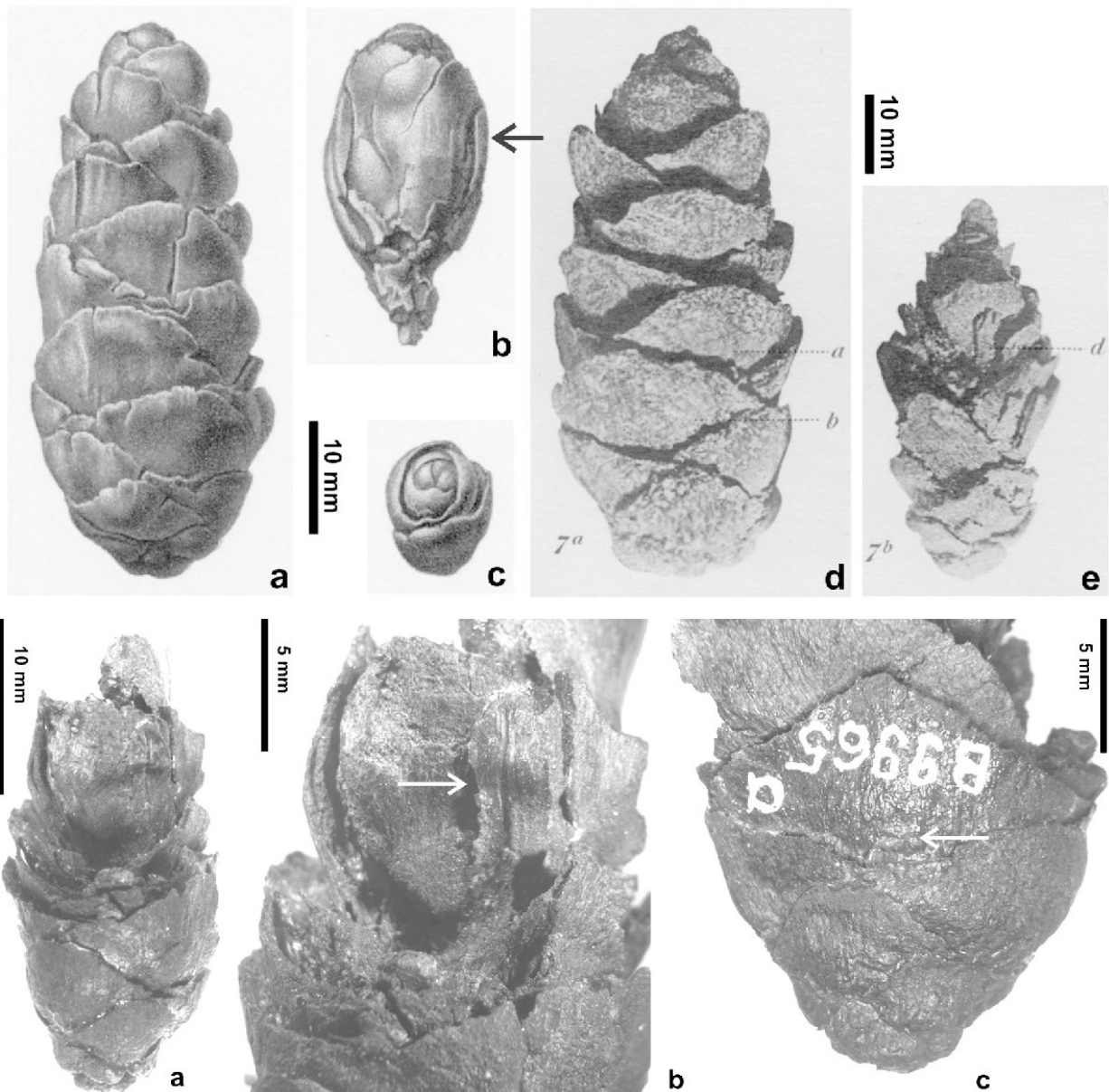


Figura 7: *Pseudotsuga loehrii* (Geyler and Kinkelin) L. Kunzmann comb. nov. Foto di L. Kunzmann (2014).

2.3 Fossili in Asia

Resti fossili di membri asiatici del genere *Pseudotsuga* appartenenti al Pliocene sono stati rinvenuti in Giappone (Miki 1957). Delle tre specie scoperte, due (*Pseudotsuga subrotunda* e *Pseudotsuga gonylocarpa*) si estinsero durante il Pleistocene. La terza specie, una forma ancestrale di *Pseudotsuga japonica*, sembra essere stata quasi identica alla moderna Douglasia giapponese. Proprio in Giappone nel 2010 sono stati riesaminati resti di *Pseudotsuga tanaii* Huzioka (un'altra antica Douglasia estinta) dai caratteri intermedi tra i clade americano e orientale, ipotizzando che possa essere quindi il progenitore di tutte le specie asiatiche poi diffuse verso la Cina (Yabe, 2011).

2.4 Evoluzione e speciazione

Nell'ambito della biologia e tassonomia evuzionistica del moderno genere *Pseudotsuga* è stata studiata soprattutto *Pseudotsuga menziesii*, in virtù della sua importanza in ambito forestale e selvicolturale, mentre i taxa orientali risultano ad oggi ancora abbastanza oscuri, stante l'esistenza di una modesta bibliografia sulla specie giapponese. Wolfe (1969) ha riportato in studi effettuati nella seconda metà del secolo scorso che i ritrovamenti fossili pleistocenici presentano ancora basse quantità di polline di *Douglasia*, mentre i depositi interglaciali iniziano a mostrare grandi quantità di granuli di questo genere. Il ricercatore, basandosi su questi dati, concluse che il dominio di *Pseudotsuga menziesii* nell'attuale foresta di conifere del nord-ovest americano fu raggiunto durante il Pleistocene medio o tardo. La comparsa improvvisa di stand puri suggerirebbe lo sviluppo di una nuova forma più adattata e competitiva verso le condizioni ambientali creatisi. Il Pleistocene sarebbe quindi il preciso momento temporale in cui la moderna *Pseudotsuga menziesii* ha sviluppato un corredo cromosomico anomalo $2n = 26$. Il numero di cromosomi delle specie asiatiche, di *Pseudotsuga macrocarpa* e di tutte le altre *Pinaceae* è infatti $2n = 24$. Secondo questa evidenza i taxa cinesi e giapponesi, assieme alla macrocarpa, risulterebbero essere quelli dotati di lignaggi genetici più ancestrali (fermo restando l'ormai assodata origine nordamericana del genere) poiché sembra verosimilmente improbabile che diverse *Douglasie* con un numero cromosomico aploide di $n = 12$ si siano evolute a partire da una singola specie $n = 13$. I cambiamenti climatici ciclici avvenuti durante il pleistocene e le conseguenti migrazioni e fluttuazioni di areale devono aver provocato una notevole pressione selettiva sui popolamenti arborei, favorendo l'evoluzione di nuove entità. Axelrod (1966b) ha riportato come "...durante il Quaternario è successo quasi tutto ciò che può accadere a livello di speciazione...". La differenziazione di *Pseudotsuga menziesii* in una forma costiera (*var. menziesii*) e interna (*var. glauca*) è un evento nella storia evolutiva il cui tempo di occorrenza è tutt'ora incerto. Galoux (1956) propose che entrambe discendessero da un antenato comune presente nel medio Pliocene. Secondo questa teoria la *var. glauca* ebbe origine da una migrazione orientale avvenuta attraverso il Great Basin con successivo adattamento all'ambiente delle Montagne Rocciose e conseguente differenziazione. L'autore basa la sua ipotesi sull'osservazione che nella flora del Pacifico americano gli elementi più strettamente correlati alle foreste delle Montagne Rocciose si verificano nelle Cascade meridionali e nella Sierra Nevada californiana, segno di una remota interconnessione tra questi due ambienti. La presenza di *Pseudotsuga* nelle foreste montane del nord-est del Nevada 40 milioni di anni fa (Axelrod 1966a) tende però a smontare questa tesi, suggerendo che l'evoluzione della forma dagli aghi blu sia iniziata quando i collegamenti tra il Pacifico e le Montagne Rocciose a nord-ovest furono interrotti dallo sviluppo dei deserti del Wyoming meridionale. Secondo Weber (1965) le popolazioni relitte di conifere costiere presenti in questa parte

del continente sarebbero la prova di tale antico corridoio ecologico oggi non più presente. A queste due teorie sull'evoluzione dei sub-taxa costieri e interni di varie *Pinaceae* nordamericane nel medio Pleistocene si aggiunge però un grosso problema rappresentato dalla prova certa che estese migrazioni e fluttuazioni degli areali di numerosi alberi forestali avvennero nel sud-ovest degli Stati Uniti durante il tardo quaternario (Martin e Mehringer 1965).

Diverse specie affini a *Pseudotsuga* (*Abies concolor*, *Pinus contorta* e *Pinus ponderosa*, solo per citarne alcune) presentano razze o varietà geografiche verdi e blu sui lati opposti del Great Basin. Critchfield e Allenbaugh (1969) ritengono improbabile che il Gran Bacino potesse fungere da barriera tra il Northwest e le Montagne Rocciose durante il Pleistocene per queste conifere, ipotizzando un possibile flusso genico continuo perpetuato per diverso tempo. Tuttavia, nei loro studi rimarkano come queste forme glauche non possano essersi evolute di recente: il lungo intervallo riproduttivo e generazionale di queste gimnosperme nonché l'ampia estensione geografica sono avverse a tale possibilità. Più recentemente da analisi del DNA mitocondriale e dati sulle sequenze del DNA cloroplastico Gugger et al. (2010) ha indagato, grazie all'utilizzo di strumenti e tecnologie ben più moderne, sull'ipotesi che l'orogenesi pliocenica della Catena delle Cascate e della Sierra Nevada abbia causato la speciazione tra la *var. menziesii* e la *var. glauca*, approfondendo anche la tesi che esistessero distinti rifugi glaciali sulla costa pacifica e nelle catene interne. Dai risultati è emerso che le due varietà sono geneticamente divergenti di 2,11 Ma (4,37 Ma-755 ka), il che potrebbe essere coerente con una differenziazione avvenuta nel Pliocene, e che diversi rifugi glaciali sulle Montagne Rocciose avrebbero conservato separate la forma verde e quella blu. A seguito della fine dell'ultima era glaciale avvenuta 12 000 anni fa un'ampia area di contatto tra la *var. glauca* e la *menziesii* si è venuta a creare nella British Columbia centro-occidentale, generando un'ampia zona ibrida tra le varietà dove individui nati dalla contaminazione pollinica reciproca assumono caratteri intermedi e non facilmente assegnabili (Gugger et al., 2010).

Grazie allo studio del genoma nucleare LEAFY e dalla filogenesi basata sul cpDNA si è poi scoperto che le specie di *Pseudotsuga* dell'Asia e del Nord America sono monofiletiche tra loro. All'interno del clade orientale il cpDNA ha posizionato *Pseudotsuga japonica* come specie sorella al resto dei raggruppamenti cinesi-asiatici, ma l'analisi del gene LEAFY ha mostrato una relazione a grappolo tra gli insiemi *Pseudotsuga japonica* – *Pseudotsuga sinensis* – *Pseudotsuga gaussenii* (primo cluster) e *Pseudotsuga brevifolia* – *Pseudotsuga forrestii* (secondo cluster). La datazione basata sull'orologio molecolare indicava che le specie asiatiche condividevano l'ultimo antenato comune circa $20,26 \pm 5,84$ milioni di anni fa e la diversificazione delle specie di *Pseudotsuga* era correlato ai cambiamenti climatici e tettonici terziari. Questi risultati, insieme alle prove fossili, rafforzano e confermano

l'ipotesi già citata che *Pseudotsuga* possa essere originaria del Nord America e poi migrata dallo Stretto di Bering durante il Miocene inferiore. La Douglasia taiwanese (*Pseudotsuga wilsoniana* o *Pseudotsuga sinensis* var. *wilsoniana*) contiene al suo interno due tipi divergenti di sequenze LEAFY, il che implica che questa entità potrebbe aver avuto origine per ibridazione tra *Pseudotsuga brevifolia* o il suo antenato e l'antenato comune di *Pseudotsuga japonica* – *Pseudotsuga sinensis* – *Pseudotsuga gaussenii*.

3. Tassonomia del genere *Pseudotsuga*

Classificazione scientifica del genere <i>Pseudotsuga</i>	
Dominio:	Eukaryota
Regno:	Plantae
Sottoregno:	Tracheobionta
Superdivisione:	Spermatophyta
Divisione:	Pinophyta
Classe:	Pinopsida
Ordine:	Pinales
Famiglia:	Pinaceae
Sottofamiglia:	Laricoideae
Genere:	<i>Pseudotsuga</i> (Carrière, 1867)

Con il passare degli anni sono state descritte 22 specie e 3 varietà, ma molte di queste sono state discriminate da un unico autore (Flous, 1937) sulla base di sottili distinzioni nell'anatomia fogliare e per gran parte non sono state confermate dalle più recenti revisioni tassonomiche. Farjon (1990) ha riconosciuto nei suoi studi filogenetici quattro specie di *Pseudotsuga*: *Pseudotsuga macrocarpa*, spontanea nelle montagne della California meridionale, *Pseudotsuga menziesii*, distribuita dal Canada centro-occidentale al Messico centrale, *Pseudotsuga japonica*, presente ormai solamente in poche foreste montane del Giappone meridionale e *Pseudotsuga sinensis*, rinvenibile nelle montagne della Cina interna.

Questa suddivisione troverebbe conferma parziale anche nella genetica e nelle analisi chimiche delle componenti volatili della resina, tuttavia la precisa situazione sistematica non è ancora del tutto chiarita. In alcune classificazioni alternative a quella europea di Farjon (coniferista al Kew Botanical Garden di Londra) sono riconosciute infatti specie non ben botanicamente inquadrare affini a *Pseudotsuga sinensis*; in particolare è possibile rinvenire nella letteratura asiatica (ma non solo) taxa

quali *Pseudotsuga wilsoniana* (di Taiwan), *Pseudotsuga forrestii*, *Pseudotsuga salvadorii*, *Pseudotsuga gaussenii*, *Pseudotsuga brevifolia* e *Pseudotsuga xichangensis* (**Fig. 8**).

Tutte queste entità non sono universalmente accettate e derivano secondo Farjon et al. dagli effetti marcati della notevole frammentazione geografica che l'Abete di Douglas cinese presenta ormai da diverse migliaia di anni: è infatti possibile ritrovare popolazioni di questa conifera in posizioni montane relitte, a varie altitudini (dai 600 m agli oltre 3000 m di altezza) e latitudini, in differenti substrati, condizioni climatiche ed edafiche (Yang, Y. & Christian, T. 2013), tutte situazioni particolarmente predisponenti all'istaurarsi di una grande variabilità genetica e morfologica, nell'ambito però di una sola singola specie.

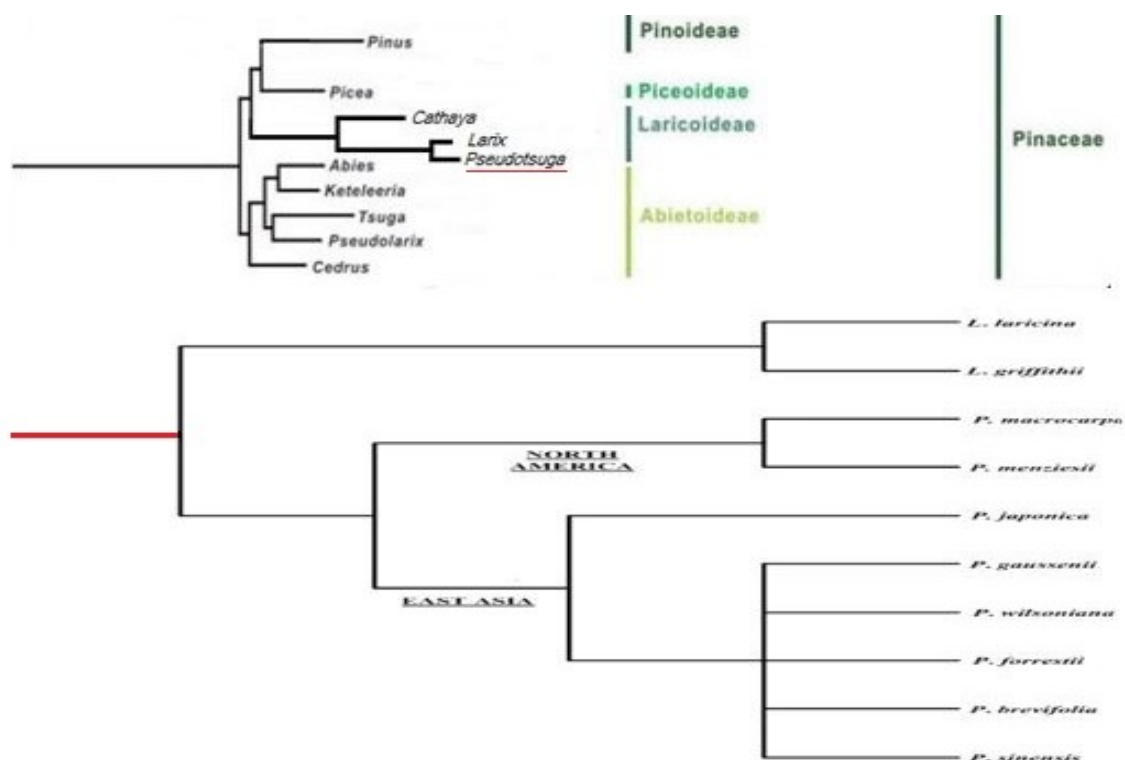


Figura 8: Classificazione tassonomica delle *Pinaceae* (manca *Nothotsuga*): *Pseudotsuga* e *Larix* sono generi gemelli rispetto a *Cathaya*. Grafici di Villa Jona.

Le classificazioni messicane riconoscono invece quattro specie segregate affini a *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* presenti ad elevata altitudine in boschi residuali nelle montagne centro-settentrionali del paese: *Pseudotsuga macrolepis*, *Pseudotsuga rehderi*, *Pseudotsuga guinieri* e *Pseudotsuga flahaultii* (Martínez 1963). Secondo le ultime ricerche effettuate questi taxa sarebbero però ascrivibili a sottopopolazioni particolarmente differenziate di *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (in virtù dell'isolamento genetico e ambientale) o ad una vera e propria terza varietà dell'Abete di Douglas americano: *Pseudotsuga menziesii* var. *lindleyana* (sinonimo di *Pseudotsuga menziesii* var.

oaxacana). *Pseudotsuga lindleyana* è stata inizialmente proposta come specie a se stante che raggruppava e correggeva tutte le precedenti suddivisioni messicane, ma indagini molecolari e della chimica dei terpeni ne hanno retrocesso lo status a semplice varietà (Adams et al., 2012) o forma differenziata della *var. glauca* (Earle, 2018). L'esistenza di due sole specie nordamericane e una giapponese è dunque oggi ben consolidata, mentre meno chiara appare la situazione per quanto riguarda la Douglasia cinese.

3.1 Le specie odierne

Diversamente dall'ampia e continua gamma di *Pseudotsuga menziesii* attraverso il Nord America, il genere *Pseudotsuga* in Asia è limitato ad alcune isolate regioni montuose. La documentazione fossile per questo gruppo di conifere inizia nei primi periodi del Terziario, circa 50 milioni di anni fa. Da quel momento in poi, le caratteristiche morfologiche dei membri d'appartenenza sono cambiate poco: coni, semi e aghi delle specie viventi sono difficilmente distinguibili dai reperti. Prove fossili più recenti indicano che all'inizio del Pleistocene esisteva una flora forestale che includeva *Pseudotsuga menziesii* estesa più a sud rispetto ad oggi, sovrapponendosi alla gamma odierna di *Pseudotsuga macrocarpa* (Axelrod 1961).

È anche ritenuto possibile che durante quel periodo *Pseudotsuga macrocarpa* si estendesse in quella che oggi è la Baja California messicana, mentre risulta certa la presenza di *Pseudotsuga menziesii* nelle montagne della California meridionale e nella Sierra Nevada inferiore durante il Pleistocene, senza che questo avesse però comportato alcun fenomeno di ibridazione tra le due specie. I clade asiatici e *Pseudotsuga macrocarpa* risultano essere quelli geneticamente più antichi all'interno del genere, mentre appare essere stato il Pleistocene il tempo geologico in cui la moderna *Pseudotsuga menziesii* si è evoluta. Da quel momento in poi la Douglasia si è affermata come componente principale della vegetazione forestale del Nord America occidentale, mentre *Pseudotsuga macrocarpa*, *Pseudotsuga japonica* e *Pseudotsuga sinensis* continuano a sopravvivere con pochi esemplari in gamme ristrette e molto limitate (Kauffmann et al. 2017).

Nel presente lavoro di tesi si è scelto usare la classificazione europea di Farjon, che è la stessa accettata a livello internazionale dalla IUCN, inserendo però anche i taxa o le varietà di dubbia interpretazione pubblicati in Flora of China (**Fig. 9**).

Species	Seed cone	Bract-scale complex	Scale shape	Bract shape	Leaf
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (incl. <i>P. lindleyana</i>)	Ovoid-conical with obtuse apex	Bracts much longer than scales	Obovate-cuneate	Ligulate, not reflexed	Obtuse to acute apex, 2 marginal resin canals
<i>P. macrocarpa</i>	Large, cylindrical to ovoid, obtuse apex	Bracts slightly longer than scales	Broadly cuneate-flabellate	Ligulate, not reflexed	Acute apex
<i>P. japonica</i>	Ovoid, ovoid-conical	Bract as long or slightly longer than scale	Flabellate to semi-orbicular or reniform	Oblong-spathulate, 3-lobed apex exerted, recurved or reflexed	Apex slightly emarginated
<i>P. sinensis</i> / <i>P. brevifolia</i> / <i>P. forrestii</i>	Ovoid, ovoid-oblong	Bract as long or slightly longer than scale	Rhombic-orbicular, or suborbicular to reniform	Ligulate-linear, 3-lobed apex exerted, recurved or reflexed	Apex emarginated to obtuse

Figura 9: Principali caratteri diagnostici per il riconoscimento delle varie specie di *Pseudotsuga*. Schema ricostruito da Villa Jona sulla base della tassonomia Farjon (1990) e di Flora of China (2020).

Di seguito viene riportata una descrizione dettagliata di tutte le 4 specie di *Pseudotsuga*, con un focus particolare sulla loro ecologia e selvicoltura:

Pseudotsuga menziesii

L'Abete di Douglas o Douglasia. Presente dal Canada occidentale (British-Columbia) alle montagne del Messico centrale, è la specie più nota e abbondante del genere. Alta fino a 100 m (l'unica a raggiungere tali dimensioni), presenta una discreta complessità tassonomica (Peng Li, W. T. Adams, 1989) e un ciclo vitale generazionale di 50 anni. Una descrizione più dettagliata di questa conifera oggetto di tesi e delle sue varietà è riportata al **capitolo 4** (pp. 41).

Pseudotsuga macrocarpa

Bigcone Douglas-fir. Albero di seconda grandezza a portamento dritto e slanciato, alto fino a 15-30 m, con un fusto che può raggiungere 1,5 m di diametro a 1,30 m d'altezza in età matura (**Fig. 10**). Forma una corona conica ampia dai 12 ai 30 m e presenta un apparato radicale fascicolato forte ed espanso. La corteccia, spessa fino a 15-20 cm, è profondamente solcata in strisce longitudinali marmorizzate e separate da spessi strati di sughero aranciato. Molto suberosa in età adulta, si presenta liscia, grigiastra e sottile con numerose bolle di resina profumata nelle piante giovani. La corteccia degli individui maturi si presenta più tendente al rosso rispetto a *Pseudotsuga menziesii*, sebbene possa essere periodicamente annerita dal passaggio dei numerosi incendi tipici della sua gamma di habitat (McDonald, 1990). I rami principali sono lunghi e si espandono con caratteristici germogli laterali pendenti. L'inserzione sul fusto può mantenersi piuttosto bassa e l'aspetto complessivo della pianta è peculiare, diverso da tutte le altre specie di *Pseudotsuga*; una via di mezzo tra quello del Pino silvestre (*Pinus sylvestris*) e dell'Abete bianco (*Abies alba*).



Figura 10: Habitus e corteccia di *Pseudotsuga macrocarpa*. Immagini di C.J. Earle (sopra) e Oregon State University (sotto).

Le foglie sono aghiformi e misurano da 2,5 a 5 cm di lunghezza, mentre persistono sulla pianta per 5 anni circa prima di cadere. I coni sono i più grandi del genere *Pseudotsuga* e misurano 10-18 cm di lunghezza (**Fig. 11**), sono più voluminosi e con squame più spesse rispetto a quelli di *Pseudotsuga menziesii* e hanno le caratteristiche brattee trifide ricurve verso l'alto (similmente alla *var. glauca* della *Douglasia* tipica). I semi, prodotti a partire dai 20 anni, sono grandi e pesanti, misurano 10 mm

di lunghezza x 8 mm di larghezza e presentano un'ala corta e arrotondata di 12 mm di lunghezza. Dato l'elevato peso medio individuale, si pensa che la dispersione sia in qualche modo influenzata dalla fauna (soprattutto uccelli e piccoli mammiferi) oltre che dal vento, verosimilmente a quanto succede con alcuni pini californiani come il *Pinus lambertiana* (Pino da zucchero) ed altri (Lanner 1982). La modalità tipica per la dispersione dei semi di tutte le specie di *Pseudotsuga*, compresa *Pseudotsuga macrocarpa*, rimane comunque quella affidata al vento, che diffonde quest'ultimi in autunno. Le plantule di *Pseudotsuga macrocarpa* si presentano più grandi e con 10-15 cotiledoni rispetto ai più minuti semenzali di *Pseudotsuga menziesii*, dotati di soli 4-11 cotiledoni. Questa Douglasia vive nelle montagne della California meridionale dai 300 ai 2700 m di altezza, in un clima temperato-caldo caratterizzato da estati lunghe e secche intervallate da inverni umidi, freschi e nevosi, associandosi tipicamente a *Pinus sabiniana*, *Acer macrophyllum*, *Umbellularia californica*, *Alnus rhombifolia* e varie specie di *Quercus* (Lipscomb, 1993). Fossili di un progenitore affine a *Pseudotsuga macrocarpa* sono rinvenibili a partire dalla fine del Pliocene, circa 3 milioni di anni fa (Axelrod 1950). Analizzando la flora di accompagnamento si nota una distinzione con quella che accompagnava la specie tassonomicamente vicina *Pseudotsuga sonomensis* (estinta) e riflette quella odierna: questa scoperta può far supporre che *P. macrocarpa* abbia occupato a lungo la sua ristretta gamma naturale, restando sempre limitata nelle montagne della California meridionale (Hermann 1985).



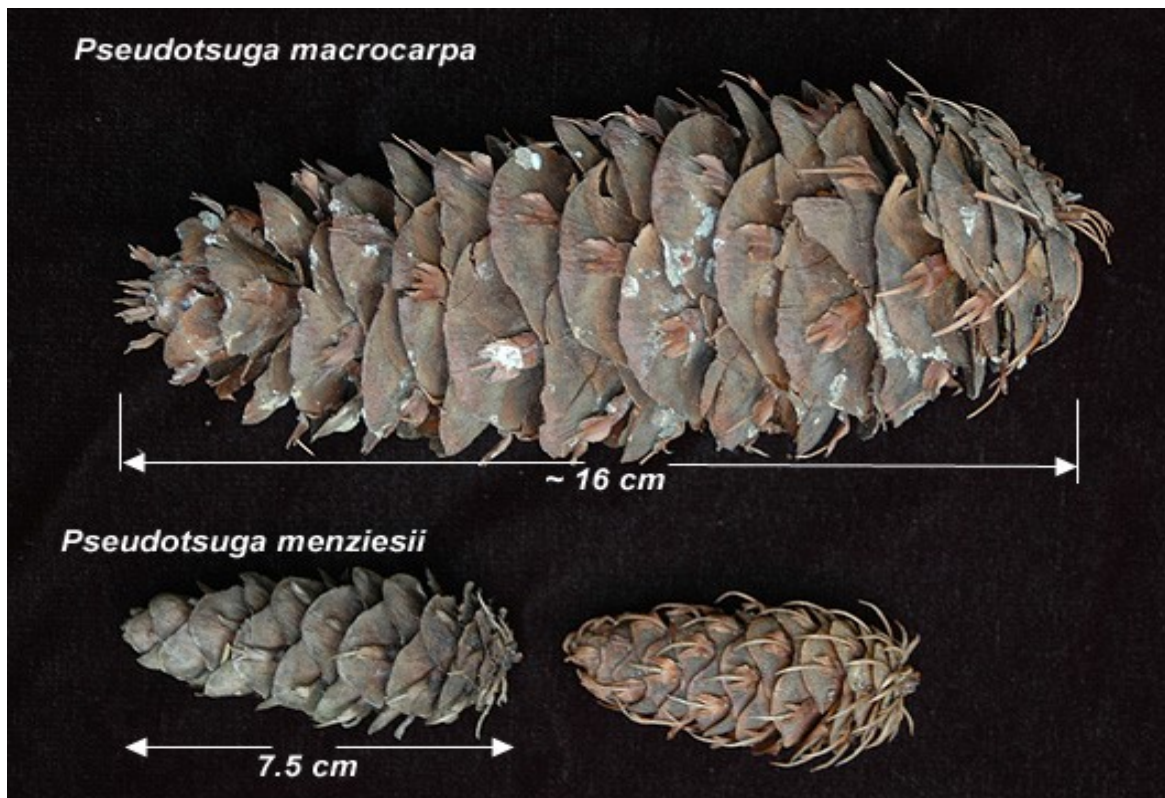


Figura 11: Strobilo maturo con caratteristiche colature di resina e rametto di *Pseudotsuga macrocarpa*. Nell'immagine sotto comparazione dimensionale con strobili di *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. Credit delle immagini: Oregon State University.

In passato questa specie venne massicciamente impiegata in una selvicoltura attiva allo scopo di preservare e/o ripristinare le linee spartiacque e i bacini idrografici montani della California meridionale (McDonald, 1990). Il legno di questo Abete di Douglas presenta un aspetto e un colore simile a quello di *Pseudotsuga menziesii*, con durame rossastro e albarno bianco-giallastro. È pesante, duro e a grana fine, ma poco durevole. L'albarno è sottile e il durame contiene frequentemente tasche di resina. In passato veniva usato localmente come combustibile e per vari impieghi mentre attualmente non viene sfruttato per via della piccola distribuzione della specie e delle difficoltà di accesso ai siti di crescita.

Il corredo cromosomico è $2n = 24$ (simile alle altre *Pinaceae*) ed è l'entità geneticamente più affine alla Douglasia americana. Non esistono tuttavia ibridi naturali con essa, essendo gli areali tra questi due taxa non sovrapposti o confinanti, né vi sono prove di avvenuto scambio genico come dimostrato da studi effettuati sulla composizione chimica dei terpeni (Snajberk e Zavarin 1976); l'incrocio artificiale è invece facilmente realizzabile (Howard, 1992). L'età massima documentata raggiungibile in natura per *Pseudotsuga macrocarpa* è di 700 anni, mentre più comuni sono range compresi tra i 200 e 250 anni di media. Questa conifera ha una lunghezza di vita pari o superiore a quella delle altre

consociate, e non esistono sottospecie o forme riconosciute. Il ciclo generazionale è di circa 30 anni (Farjon, 2013).

Pseudotsuga japonica

L'Abete di Douglas (o Douglasia) giapponese. Chiamato "Togasawara" (トガサワラ) nel suo paese d'origine (Iwatsuki et al. 1995) è un albero di medie dimensioni alto fino a 20-40 m, con un diametro del fusto che può raggiungere i 60-80 (140) cm in età adulta (**Fig. 12**). L'origine etimologica del nome comune è una combinazione fonetica delle parole "Toga" (un altro nome per *Tsuga* = *Tsuga sieboldii* Carrière, per via della corteccia simile) e "Sawara" (= *Chamaecyparis pisifera*), una cupressacea somigliante (Ohashi* 2016). A livello locale veniva identificato in passato anche come "Kawakita", ossia "Tsuga che vive in luoghi asciutti". Il tronco si presenta solitamente dritto e privo di rami per circa i due terzi dell'altezza complessiva del cormo; la corteccia rosso-bruna in età giovanile diviene grigio-marrone nelle piante adulte, irregolarmente fessurata in placche più o meno espanse che si assottigliano man mano dalla base (dove sono più spesse) all'apice della corona. Risulta molto simile alle specie giapponesi del genere *Tsuga* e spesso in bosco è difficilmente distinguibile da esse (in particolar modo da *Tsuga sieboldii*), a differenza di *Pseudotsuga menziesii*. I rametti dell'anno sono giallo-brunastri, glabri, con scanalature longitudinali; quelli dell'anno precedente sono grigiastri, con numerosi cuscinetti leggermente rilevati residui delle cicatrici circolari degli aghi. La corona è largamente conica (più simile a quella di una latifoglia) mentre le gemme si presentano fusiformi, con apice acuto e coperte da numerose scaglie bruno-chiaro brillanti e non resinose. Come in altre specie del genere *Pseudotsuga*, somigliano a quelle del Faggio (*Fagus sylvatica*).

Foglie coriacee, lineari, dritte o leggermente curve, piatte, misuranti 15-25 mm di lunghezza x 1,5-3 mm di spessore con una singola nervatura vascolare. L'apice si presenta emarginato (dentellato) e la base strozzata da un picciolo minuto piuttosto contorto. La superficie adassiale si presenta verde brillante, interamente scanalata longitudinalmente, mentre la pagina inferiore contiene due linee stomatifere bianche, separate da una venatura rilevata, con due canali resiniferi ai margini. L'andamento è spiralato, anche se la disposizione sul rametto risulta pettinata (simile all'Abete bianco europeo).

*Hiroyoshi Ohashi (大橋 広 好, Ōhashi Hiroyoshi, nato il 26-04-1936) è riconosciuto come uno tra i maggiori botanici giapponesi di tutti i tempi. Professore presso la Tohoku University, è specializzato in flora endemica (in particolare *Arisaema*) e ha approfondito *Pseudotsuga japonica* a partire dagli anni 2000.



Figura 12: Esempari di *Pseudotsuga japonica* in bosco misto all'interno del loro habitat naturale.

Foto di T. Nakazawa (sinistra) e Atsushi Sakai (destra).

Conifera monoica, i conetti pollinici (microsporangi) giallo-brunastri compaiono in aprile e sono situati sulla punta del germoglio dell'anno precedente; si presentano solitari, cilindrici 7,5-8,5 mm x 3 mm, con numerosi stami (sacche) e squame alla base. Le antere presentano 2 loculi ognuna. I fiori femminili (macrosporangi) si formano alla base del ramo dell'anno precedente e dei rametti corti in strutture dapprima verticali che poi man mano scendono con la maturazione fino a diventare ascendenti. Misurano 4-6 cm x 2-2,5 cm di diametro, con numerose squame ovulifere spesse e spiralate (da 15 a 20 per cono) che diventano legnose a maturità. Ogni squama presenta una punta arrotondata ed è coperta da una lunga brattea; i carpelli contengono 2 ovuli. Gli strobili, maturanti in ottobre, sono i più piccoli del genere di appartenenza e si presentano penduli, di forma ovoido-oblunga e misuranti 4-5 x 2-2,5 cm di diametro (**Fig. 13**). Il colore è marroncino con chiazze glauche o verde-brunastro quando immaturo, mentre vira fino al cioccolato e al nero-violaceo con una sfumatura di bruno al termine dello sviluppo. Le brattee trifide si presentano glabre, persistenti a maturazione, fortemente riflesse verso l'alto nella loro parte terminale e oblanceolate, misuranti 20 mm x 4-5 mm di spessore. L'apice ha 3 lobi, con il lobo mediano acicolare, ottuso e scarsamente denticolato, più lungo e appuntito dei due mediani. Ogni brattea copre una scaglia. Le scaglie mature

del cono, di forma orbicolare-romboidale e consistenza legnosa, sono persistenti e misurano 1,5–1,8 cm di lunghezza per 2–2,5cm di larghezza. Il margine delle stesse è intero o finemente dentellato. I semi, due per ogni squama, sono triangolari-obovati e misurano 9-10 mm di lunghezza per 5 mm di larghezza. Si presentano lucenti, bicolori, bruni sopra e marroncini screziati sotto. L'ala è marrone, ampiamente ovata e misura 12-13 mm di lunghezza per 6 mm di larghezza. I cotiledoni sono 6-12 e il numero cromosomico è $2n = 24$ (simile a quello delle altre *Pinaceae*). Questa conifera si distingue facilmente dalle altre specie del genere *Pseudotsuga* per i suoi germogli glabri e i piccoli coni (Dallimore et al.1967, Iwatsuki et al. 1995).





Figura 13: *Pseudotsuga japonica*. Rametto con foglie e gemme (sopra), rametto con strobili immaturi (al centro) e coni maturi (sotto). Prefettura di Kochi, Shikoku, Giappone. Foto di: Shikoku Regional Forest Office (sopra), T. Nakazawa (al centro) e Yoshino Oomine (sotto).

Endemica del Giappone centro-meridionale, la Douglasia giapponese è confinata nella parte meridionale della Penisola di Kii (Prefetture di Mie, Nara e Wakayama), nell'Honshu centrale e disgiuntamente nella Prefettura di Kochi nello Shikoku sud-orientale. La specie non è mai stata rinvenuta nell'Honshu occidentale (Distretto di Chugoku) e Kyushu, come precedentemente segnalato da E. H. Wilson, Farjon e da Walter&Gillett che parlavano di rarissimi esemplari sparsi (Ohashi 2016). Venne scoperta e classificata per la prima volta nel 1893 a Yoshino, Prefettura di Nara, nella penisola di Kii da Yumi Shirasawa (tra i più importanti botanici forestali giapponesi, scopritore tra l'altro anche della rarissima *Picea koyamae*) quando era solamente uno studente graduato dell'Agricultural College of Imperial University di Tokyo. Shirasawa notò un albero sconosciuto simile all'Abete bianco giapponese (*Abies firma*) dotato però di fogliame più sparso e chiamato "Matoga" o "Kawa" in una pubblicazione di metà ottocento edita da Suizan Kuroda. L'albero in questione era conosciuto localmente con il nome di "Togasawara" dagli abitanti (toponimo ora divenuto d'uso comune in tutto il Giappone assieme al più inusuale "Goyo-Toga"), i quali non seppero però fornire grandi spiegazioni al giovane botanico. Fu così che a seguito di una spedizione in loco Shirasawa riuscì a trovare diversi esemplari cresciuti in un sito di difficile accesso, collezionando foglie, coni e campioni di legno. Dopo due anni (1895) pubblicò il resoconto bilingue di una nuova specie chiamata "*Tsuga japonica*" e "*Tsuga (Pseudo-tsuga) japonica*" nel *Botanical Magazine Tokyo* edito dalla Società Botanica Giapponese (Ohashi, 2016): nella versione in lingua orientale introdusse il nome infragenerico "*Pseudo-tsuga*" come "*Tsuga (Pseudo-tsuga) japonica* Shirasawa", mentre nella versione internazionale, redatta tedesco in virtù degli studi di perfezionamento compiuti in Europa dallo stesso Shirasawa, solamente "*Tsuga japonica*" (Ohashi 2016). Quest'ultimo fu in seguito il toponimo accettato internazionalmente, comportando l'anno seguente una correzione del genere effettuata dal botanico meclemburghese Ludwig Beissner. La

nuova specie divenne infatti subito oggetto di studio in occidente, dapprima da parte di Karl von Tubeuf, che discusse ripetutamente della scoperta di Shirasawa suggerendo che potesse essere una nuova conifera affine all'Abete di Douglas americano piuttosto che ad una *Tsuga*, e in seguito dallo stesso Beissner che fu invece più sicuro del suo connazionale e sulla base delle illustrazioni pubblicate in Giappone creò la combinazione binomia *Pseudotsuga japonica* (Shirasawa) Beissner (Hermann, 1982). Mayr (1906) riportò successivamente che le tracheidi di *Pseudotsuga japonica* mostravano il tipico inspessimento spiralato del genere *Pseudotsuga* e concluse che l'albero apparteneva inequivocabilmente al gruppo delle Douglasie. *Pseudotsuga japonica* risultava molto più abbondante nel suo habitat diverse migliaia di anni fa mentre oggi con la fine degli ultimi cicli glaciali ha subito una notevole contrazione, assieme alle altre conifere delle zone temperate del Giappone, a favore di latifoglie decidue e sempreverdi. Vive in foreste montane a dominanza di *Tsuga* da 400 m sul livello del mare (zona del torrente Kitamata) fino a 1100 m di altitudine sul Monte Odaigahara (Prefettura di Nara), l'area di maggior frequenza e abbondanza in natura (**Fig. 14**).



Figura 14: *Pseudotsuga japonica*, corteccia e habitus nel Monte Odaigahara, Prefetture di Mie e Nara, Giappone. Foto di Atsushi Sakai e T. Christian.

Componente minore di foreste miste (raramente si presenta dominante), quest'albero si rinviene normalmente sotto forma di individui rari e sparsi su creste e ripidi pendii montani soleggiati o su giacenze rivolte a nord piuttosto asciutte (**Fig. 15**), in boschi con varie gimnosperme associate tra cui *Abies firma*, *Tsuga sieboldii*, *Chamaecyparis obtusa*, *Torreya nucifera* e *Cryptomeria japonica*,

latifoglie decidue come *Fagus crenata*, *Fagus japonica*, *Zerkova serrata* e sempreverdi come *Quercus salicina*, *Quercus serrata*, *Quercus sessilifolia*, *Cleyera japonica*, *Eurya japonica*, *Pieris japonica* ed *Ellicium religiosum*. Gli arbusti affiliati più comuni sono *Eurya japonica*, *Pieris japonica*, *Rhododendron serpyllifolium* e *Thea japonica* (Ohashi 2016). Non forma di norma popolamenti puri e occupa suoli generalmente vulcanici: questa Douglasia è perfettamente in grado di sviluppare sui siti migliori, ma la grande competitività mostrata dalle latifoglie consociate la relega spesso ad aree marginali. Il clima in cui cresce è classificato come temperato-caldo, umido, con precipitazioni annue comprese tra i 1.000 e i 2.000 mm. La rinnovazione di *Pseudotsuga japonica* predilige luoghi luminosi e privi di copertura ombreggiante, affermandosi nei gap generati all'interno della cenosi da schianti o abbattimenti, pertanto è raccomandabile creare e/o favorire artificialmente queste condizioni per poterne garantire la conservazione futura nell'attuale contesto globale di mutamento ambientale. Fossili ascrivibili a *Pseudotsuga japonica* e varie paleospecie affini dello stesso genere sono stati scoperti nel Kansai, Shikoku e Tōhoku (in quest'ultimo risalenti al Quaternario), evidenziando come in passato *Pseudotsuga* sia stata molto più rappresentata in Giappone e come l'attuale distribuzione si sia formata geologicamente molto di recente: per questo motivo questa conifera viene talvolta definita un fossile vivente (Yabe A. 2011).



Figura 15: Giovani esemplari di *Pseudotsuga japonica* formanti un gruppetto in bosco. Foto di T. Nakazawa, maggio 2000.

La Douglasia giapponese riveste una minore importanza come albero da legname per via della sua rarità e delle sue dimensioni modeste, sebbene gli esemplari più vecchi possano raggiungere sostanziali diametri del tronco (**Fig. 16**). Il legno, più tenero di quello ricavato dalla consociata *Tsuga sieboldii*, veniva utilizzato localmente per la costruzione di edifici e porte tradizionali, nonché per mobili e travature da opera. In Giappone la specie è stata piantata in alcuni parchi e giardini tradizionali, mentre al di fuori del suo paese di origine è presente solo in qualche arboreto. Questa fu raccolta in natura per la prima volta da Ernest H. Wilson nel 1914 e portata negli Stati Uniti all'Arnold Arboretum dell'Università di Harvard, mentre in Europa sembra essere arrivata qualche anno prima, forse poco dopo il 1900 in Germania. In coltivazione cresce lentamente e sembra rimanere un piccolo albero con una durata piuttosto limitata.



Figura 16: Rara immagine mostrante legno di *Pseudotsuga japonica* pronto per essere venduto. Credit delle immagini: Shiono Shoten Co. Ltd e Kubodera Co. Ltd; Giappone.

Attualmente questa conifera è considerata molto rara dalla IUCN, in quanto distribuita in piccole patch di alberi a crescita lenta. Il numero totale di individui in natura non supera i 2.500 esemplari complessivi e non ci sono sottopopolazioni aggregate con più di 250 alberi maturi; presenta inoltre un generale declino in corso per via della scarsa competitività ecologica (Katsuki, Luscombe e

Farjon 2013), nonostante siano stati bloccati da tempo gli interventi produttivi all'interno della sua gamma. Le principali minacce alla conservazione di *Pseudotsuga japonica* sono state le conversioni passate dell'habitat da condizioni di bosco misto verso popolamenti puri di specie terze predisposte ad una selvicoltura da legno (il cosiddetto “rimboschimento espansivo” effettuato nelle foreste nazionali giapponesi) e in minor misura altri usi locali che ne prevedevano l'abbattimento. La rigenerazione naturale (**Fig. 17**) è scarsa e gli alberi più vecchi stanno attualmente diminuendo, mentre la rinnovazione fatica ad affermarsi. La popolazione totale con capacità riproduttiva in Giappone è stimata in circa 2.000 individui e risulta in costante calo (Katsuki, Luscombe e Farjon 2013) nonostante la legislazione giapponese la tuteli integralmente (è inserita nella lista rossa del Ministero dell'Ambiente nipponico come “*in via di estinzione*” - classe II dall'edizione 1997) e sia compresa in almeno un'area protetta (Mount Odaigahara & Mount Omine Biosphere Reserve nell'Isola di Honshu). La foresta di “Sannokogawa-Togasawara”, situata a Kawakami, Yoshino-gun, nella prefettura di Nara, è designata come monumento naturale nazionale.



Figura 17: Plantula di *Pseudotsuga japonica* in foresta. Foto di Atsushi Sakai.

Pseudotsuga sinensis “complex”

L'Abete di Douglas cinese. Descritto per la prima volta da Dode nel 1912, è comunemente noto come “Huang shan” (黄杉) nel suo paese d'origine. Esistono tre varietà riconosciute dalla classificazione europea di Farjon (Farjon 2010): *Pseudotsuga sinensis* var. *forrestii*, *Pseudotsuga sinensis*

brevifolia (WCC Cheng & LK Fu) Farjon & Silba e *Pseudotsuga sinensis* var. *gaussenii* (Flous) Silba. In questa suddivisione i seguenti taxa sono trattati come sinonimi di *Pseudotsuga sinensis*: *Pseudotsuga wilsoniana* Hayata, *Pseudotsuga forrestii* Craib, *Pseudotsuga salvadorii* Flous e *Pseudotsuga shaanxiensis* SZ Qu & KY Wang. La Douglasia cinese è un albero di prima grandezza che può raggiungere i 40-50 m in età adulta e un diametro del fusto fino a 80-100 cm. La corteccia si presenta grigia o brunastra, squamosa e fessurata longitudinalmente in placche. Le foglie sono aghiformi mentre i coni mostrano le caratteristiche brattee trifide tipiche del genere di appartenenza (brevi). Questi sono più piccoli e compatti di quelli di *Pseudotsuga menziesii* ma visibilmente più grandi di quelli di *Pseudotsuga japonica* (Fig. 18). L'habitus degli esemplari maturi sviluppa una corona aperta ed espansa molto simile alle latifoglie (o al *Pinus pinea* dell'Europa meridionale).

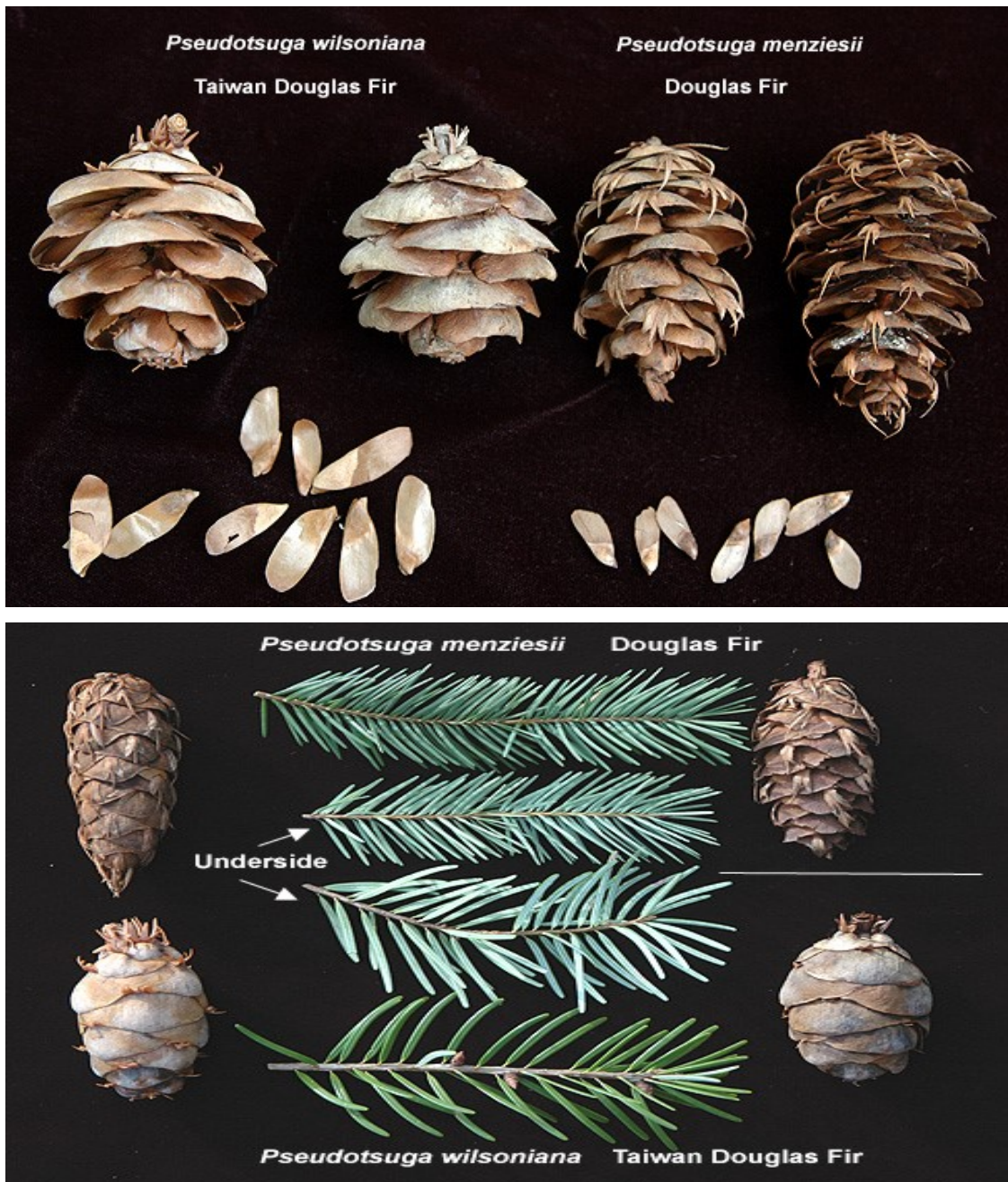


Figura 18: Caratteri morfologici di *Pseudotsuga sinensis* proveniente dalle montagne di Taiwan (qui classificata secondo Flora of China come specie a se) comparati con *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*.

Credit delle immagini: Oregon State University.

Data l'attuale incertezza sulla corretta posizione tassonomica di questa specie e soprattutto sulle discriminanti botaniche e genetiche che ne definiscono le relazioni, sfociata in un dibattito tutt'ora in corso nell'ambito della sistematica forestale, il seguente lavoro di tesi prende a modello la classificazione Farjon (adottata internazionalmente dalla IUCN) che prevede un unico taxa, ma viene aggiunta anche la suddivisione riportata in Flora of China e riconosciuta ufficialmente da alcuni paesi asiatici, facendo così proprie le più complete informazioni ad oggi disponibili.

In Flora of China sono menzionate *Pseudotsuga sinensis* var. *sinensis* e var. *wilsoniana*, *Pseudotsuga brevifolia* e *Pseudotsuga forrestii*. Questa classificazione, superata dalla sistematica europea, permette di discriminare agevolmente le varie entità sulla base di alcuni caratteri anatomici peculiari.

La distinzione avviene nel seguente modo:

1. Foglie disposte in modo pettinato, le più lunghe del genere d'appartenenza, subsessili, lineari, misuranti 2,8-5,5 cm × 1,3-1,8 (2) mm, con base cuneata e apice marginato. Coni ovoidi di 5-8 × 4-5,5 cm, scaglie portanti il seme al centro dello strobilo di forma sub-orbicolare o rombico-orbicolare; brattee più lunghe delle scaglie, riflesse, cuspidato-lanceolate, di 6-12 mm con lobi laterali stretti e triangolari, di circa 3 mm. Ala del seme lunga quanto la squama del cono. Rametti inizialmente giallo pallido o giallo verde, che diventano marroni rossastri se asciutti, marrone chiaro o grigio brunastro nel 2° o 3° anno, glabri adassialmente o pubescenti. Si distingue da *Pseudotsuga sinensis*, oltre che per i lunghi aghi, per le scaglie spesse e coriacee dello strobilo e non sottili e fragili. Rinvenibile in zone montane a 2400-3300 m di altitudine nello Yunnan associata a conifere e latifoglie; è un'entità vulnerabile in quanto il suo legname viene attualmente impiegato in edilizia, infrastrutture e mobili. Risulta anche usata attivamente per rimboschimenti nel suo paese natìo. (*Pseudotsuga forrestii*)
2. Foglie grandi (1,3) 2-2,5 (3) cm × 2 mm, base largamente cuneata, apice emarginato. Coni giovanili pallidi, glauchi, di colore violaceo quando maturi, da ovoidi a ellissoidi o conici-ovoidi misuranti 3,5-8 × 2-4,5 cm; squame portanti i semi al centro semiorbicolari, flabellate o reniformi. Brattee riflesse, a cuspidate, strettamente triangolari, di circa 3 mm con apice ottuso. Semi pubescenti. Rametti inizialmente di colore giallo pallido o grigio giallastro, poi cenerini con la maturazione, generalmente glabri o leggermente pubescenti sugli assi

principali e densamente pubescenti su quelli laterali. Vegeta in zone collinari e montane, in foreste sempreverdi di latifoglie a 600-2800 (3300) m di altezza. Si trova nel sud Anhui, nord Fujian, nord Guizhou, Hubei occidentale, Hunan nord-occidentale, Jiangxi nord-orientale, sud Shaanxi, Sichuan meridionale, Taiwan, Zhejiang e nord-est dello Yunnan. Entità vulnerabile, il suo legname viene utilizzato per edilizia, costruzione di ponti, mobili e fibra di legno. (*Pseudotsuga sinensis*, divisa in due varietà):

- a) foglie con bande stomatifere abassiali biancastre, coni grandi fino a 8 cm.
2a (**var. sinensis**)
- b) foglie con bande stomatifere abassiali grigio-verdi, coni piccoli fino a 5 cm
2b (**var. wilsoniana**)

3. Foglie grandi 0,7-1,5 (2) cm × 2-3,2 mm, lineari, con apice marginato; coni ovoidi-ellissoidi o ovoidi, misuranti 3,7-6,5 × 3,4 cm. Scaglie portanti i semi al centro dei coni ampiamente compresse, orbicolari-rombiche, dure e legnose, densamente pubescenti abassialmente; base cuneata, non concava ai lati. Brattee riflesse, a cuspidate, strettamente triangolari, misuranti circa 3 mm; lobi laterali triangolari con margine eretto. Rametti marrone-rossastro, inizialmente densamente pubescenti, in seguito marrone chiaro o grigio e glabri o subglabri (nel 2° o 3° anno). Si distingue da *Pseudotsuga sinensis* per via della sua chioma ad ombrello simile a quella di una latifolia (non conica), del tronco corto e tozzo e dagli aghi e coni leggermente diversi. Vive su pendii rivolti a sud e cime montuose, su terreni calcarei e rocciosi a circa 1300 m in associazione con latifoglie; presente nel sud-ovest di Guangxi e Guizhou. (*Pseudotsuga brevifolia*)

Viene infine riportata brevemente anche l'entità più incerta, ossia *Pseudotsuga sinensis* var. *gaussenii* (sec. Farjon) o *Pseudotsuga gaussenii*. Questa conifera mostra un aspetto assai simile a *Pseudotsuga sinensis*, da cui si differenzia per avere aghi distintamente paralleli ai lati, con ampi apici arrotondati e un tipico colore bianco nella pagina inferiore che nasconde una venatura centrale. I coni sono più piccoli (meno di 5.5 cm), con brattee a punta corta e ali fortemente ricurve. Vive nello Zhejiang, Jiangxi-Dexing e Fujian-Jianning a 600-1000 m di altezza; oggi è minacciata dal disboscamento.

Tutte le popolazioni, sottopopolazioni e/o specie affini della Douglasia cinese risultano altamente frammentate e disgiunte, verificandosi come relitti biologici in zone montane.

3.2 Conservazione

Secondo la lista rossa IUCN, al 2020 tutte le specie di *Pseudotsuga* (ad eccezione di *Pseudotsuga menziesii*) risultano minacciate nella loro sopravvivenza futura: i cambiamenti climatici stanno portando verso condizioni più calde e asciutte mentre la deforestazione per lo sfruttamento del legname (specie in Cina) aumenta la pressione selettiva. La frammentazione dell'habitat dovuta a mutamenti repentini nelle cenosi, la già spesso piccola o piccolissima superficie geografica occupata dalle popolazioni nonché vari fenomeni biotici, abiotici e antropici di disturbo generalizzato e localizzato (come malattie ad eziologia complessa da funghi, pullulazioni di insetti, danni da macrofauna, fenomeni meteo estremi e inquinamento ambientale) sono le principali altre cause di declino.

Attualmente *Pseudotsuga japonica* è la specie in condizioni più critiche: secondo la versione IUCN 3.1 è classificata come “in pericolo – EN” con trend della popolazione in calo. Questo è dovuto principalmente alla scarsissima presenza di individui sessualmente maturi rinvenibili in natura (circa 2000-2500 alberi totali con nessuna sottopopolazione con più di 250 esemplari adulti) e del loro lento accrescimento. Il lungo ciclo riproduttivo generazionale (50 anni), la relativa lontananza spazio-geografica nonché la bassa fertilità media e difficoltà d'insediamento della rinnovazione sono le principali concause del grave trend decrescente che questa specie sta subendo, indice di un declino diffuso. Ulteriori fattori limitanti verso la conservazione di questa Douglasia sono la lenta crescita in coltivazione, le basse stature raggiunte rispetto ad altre sue consociate in natura e una durata piuttosto limitata della vita media fuori habitat (Katsuki e Farjon, 2013).

Il complesso attribuibile a *Pseudotsuga sinensis* è classificato come “vulnerabile – VU”, in quanto si è avuta una riduzione della popolazione di oltre il 30% nelle ultime tre generazioni (75 anni) a causa della perdita di habitat e dello sfruttamento attivo per il legname. L'andamento generale di questa risulta incerto e soffre di una ormai cronica frammentazione territoriale (Yang, 2013). Esemplari vetusti o di notevoli dimensioni sono rari poiché ampiamente prelevati in passato per ricavarne materia prima, anche se oggi parte della popolazione risulta tutelata all'interno di aree protette. Dato che queste conifere vivono in ambienti umidi, temperati o temperato-caldi (con precipitazioni annue comprese tra 1.000 e 2.000 mm annui) è assai probabile che già nel medio periodo i cambiamenti climatici possano alterare i siti di crescita, costituiti dalla formazione forestale mesofitica mista della Cina sud-orientale, principalmente latifoglie decidue e talvolta sempreverdi dove oltre a *Pseudotsuga* sono presenti altre *Pinaceae* particolarmente sensibili all'umidità atmosferica come *Tsuga chinensis*, *Tsuga dumosa* e *Picea brachytyla* var. *complanata*. A differenza del Nord America, il genere *Pseudotsuga* in Asia non forma popolamenti estesi e non si trova in foreste pure o quasi pure.

Il valore economico di *Pseudotsuga sinensis* complex è attualmente basso in quanto risulta poco adatta alla selvicoltura commerciale, seppur talvolta impiegata in loco. Il gruppo delle Douglasie cinesi è anche assai raro nell'impiego come albero ornamentale da giardino ed è presente in pochi arboreti e collezioni botaniche (Yang, 2013).

Per quanto riguarda *Pseudotsuga macrocarpa* la IUCN classifica questa specie come “prossima alla minaccia – NT”, non tanto per un pericolo antropico diretto ma bensì per via delle ridotte dimensioni della sua popolazione (circa 315 km² occupati, ben al di sotto della soglia massima di 500 km² per “in pericolo – Endangered”) e della frammentazione. Gli incendi boschivi sempre più frequenti e l'aumento delle condizioni di aridità sono le principali problematiche di medio periodo, mentre l'andamento attuale della popolazione sembra essere stabile. Nonostante questa specie sia naturalmente adattata ad un ciclo legato all'ecologia del fuoco, come dimostrano le caratteristiche epicormiche dei rami (**Fig. 19**), lo spessore della corteccia e i metodi riproduttivi legati alla combustione del chaparral californiano, non pare resistere ad incendi particolarmente intensi e ricorrenti (Farjon, 2013).



Figura 19: Germogli epicormici in *Pseudotsuga macrocarpa* riemergono dai rami dopo un incendio. Foto di Joe Decruyenaere.

Un unico appunto, non citato dalla IUCN, riguarda le popolazioni più meridionali di *Pseudotsuga menziesii* (la forma/var. *lindleyana*): mentre questa globalmente non rappresenta un problema di conservazione in Canada e negli Stati Uniti, tutte le popolazioni del Messico centrale e meridionale sono minacciate dalla pressione antropica e dal riscaldamento climatico. I piccoli stand di Queretaro, Hidalgo, Veracruz e Tlaxcala sono stati tutti pesantemente colpiti dal disboscamento, dal pascolo e dal fuoco. La rigenerazione in questi siti è molto scarsa e queste formazioni potrebbero scomparire completamente nel prossimo futuro. Gli stand a Puebla e Oaxaca sono invece condizioni di conservazione migliori (Stahle et al. 2003).

4. L'Abete di Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)

4.1 Descrizione

L'Abete di Douglas (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*), chiamato anche “Douglasia [verde o costiera]”, “Abete odoroso d'America”, “Abete americano” o impropriamente “Pino dell'Oregon” (“Douglas-fir” o “Coast Douglas-fir” in lingua inglese), è una conifera sempreverde di prima grandezza appartenente alla famiglia delle *Pinaceae* (sottofamiglia *Laricoideae*), strettamente imparentata al genere *Larix* (Fig. 20). Esistono due varietà di Douglasia attualmente riconosciute: *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* e *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, avente quest'ultima popolazioni particolarmente differenziate in Messico di rango tassonomico incerto (*Pseudotsuga menziesii* var. *lindleyana*; sin. dell'obsoleta *Pseudotsuga lindleyana*).





Figura 20: Tronchi di Douglasia ed esemplare adulto in bosco di latifoglie decidue, Riserva Naturale Statale Gola del Furlo (PU). Il legno di *Pseudotsuga* è chiaramente somigliante a quello di Larice. Foto di Villa Jona.

Pianta arborea di prima grandezza a portamento scorrente, la *var. menziesii* raggiunge altezze fino a 100 m in Nord America e 70 m in Italia ad un'età di 80-90 anni, come dimostrano gli esemplari presenti nel Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi e nella Riserva di Vallombrosa (FI), mentre la Douglasia glauca (o blu) solitamente non supera i 35-45 m in bosco. La chioma ha portamento piramidale-conico ed è strutturata in una forma geometrica intermedia tra quella dell'Abete rosso (*Picea abies*) e quella dell'Abete bianco (*Abies alba*). I macroblasti sono di color verde chiaro, flessibili e tomentosi (come i getti dell'anno). Le gemme, glabre e prive di resina, sono rosso-brune, ovali e affusolate, molto simili a quelle del Faggio (*Fagus sylvatica*), mentre sono cenerino-biancastre e pubescenti nella *var. glauca*. Caratteristica distintiva è il giovane getto rameale apicale sinuoso e/o leggermente curvo, che si raddrizza man mano che avanza la lignificazione estiva dei tessuti. Le

gemme riproduttive sono più strette alla base rispetto a quelle vegetative e seguono la tipica distribuzione sulla chioma delle *Pinaceae*. Le foglie sono aghiformi e a punta arrotondata, di color verde chiaro brillante (da grigio-verdastro a blu-argentato in *glauca*), a tratti bluastro, e dall'aspetto e distribuzione sul ramo anch'esse intermedie tra quelle tipiche dell'Abete rosso (*Picea abies*) e dell'Abete bianco (*Abies alba*). Sono disposte più pettinate nelle zone in ombra e formano due serie, hanno lunghezza compresa tra 2,5–3 cm e vengono portate su un breve picciolo a base rossastra. Presentano canali resiniferi al loro interno e due bande stomatifere bianche nella pagina inferiore, mentre quella superiore è liscia e solcata a metà da una nervatura. Una caratteristica tipicizzante che permette il rapido riconoscimento degli aghi dell'Abete di Douglas dalle altre conifere è il peculiare odore di limone che emettono se rotti o strofinati, sentore dovuto alla presenza di sostanze chimiche aromatiche contenute nell'essudato (alfa e beta pinene, limonene, sabinene). La consistenza è tenera, quasi erbacea, e durano 6-8 anni sui rami: cadendo insieme ai piccioli lasciano il rametto liscio al tatto. Lo sviluppo dei germogli terminali è sempre successivo a quelli laterali, e solitamente completano lo sviluppo per ultimi.

Gli aghi sono invece corti, rigidi e spessi nella Douglasia blu, disponendosi a spazzola e con la pagina inferiore convessa; mostrano infine un odore assai meno gradevole se strofinate (di trementina). *Pseudotsuga menziesii* ha un sistema di regolazione degli stomi poco efficiente, che rende sensibili le foglie alla disidratazione, specie nelle piante giovani. I fiori maschili sono giallo-aranciati, mentre quelli femminili sono più variabili, con sfumature che vanno dal rosso-violaceo carico al verde chiaro (carattere geneticamente ereditato, mentre nella *var. glauca* sono porpora con brattee verdi). Presentano peculiari brattee trifide e quando emergono si presentano in posizione verticale, per poi ruotare verso il basso man mano che lo sviluppo procede lungo un periodo di 20 giorni in cui divengono fortemente ricettivi. Questo periodo di fertilità sorprendentemente lungo offre l'opportunità ad un singolo albero di ricevere polline da altri individui in una considerevole gamma di elevazione e di crescita, legata alla fenologia e al clima, che migliora il potenziale adattamento dell'Abete di Douglas su una più ampia gamma di siti grazie al rimescolamento genetico.

I granuli pollinici (**Fig. 21**) sono grandi, rotondi, con una superficie irregolare e uno spesso strato di intina che consente l'espansione longitudinale fino a 500 micrometri, caratteristica necessaria per crescere attraverso un micropilo senza liquidi del canale. Sono privi di sacchi aerei (similmente a *Larix*, a differenza delle altre *Pinaceae*) e di color giallo-arancio in massa.

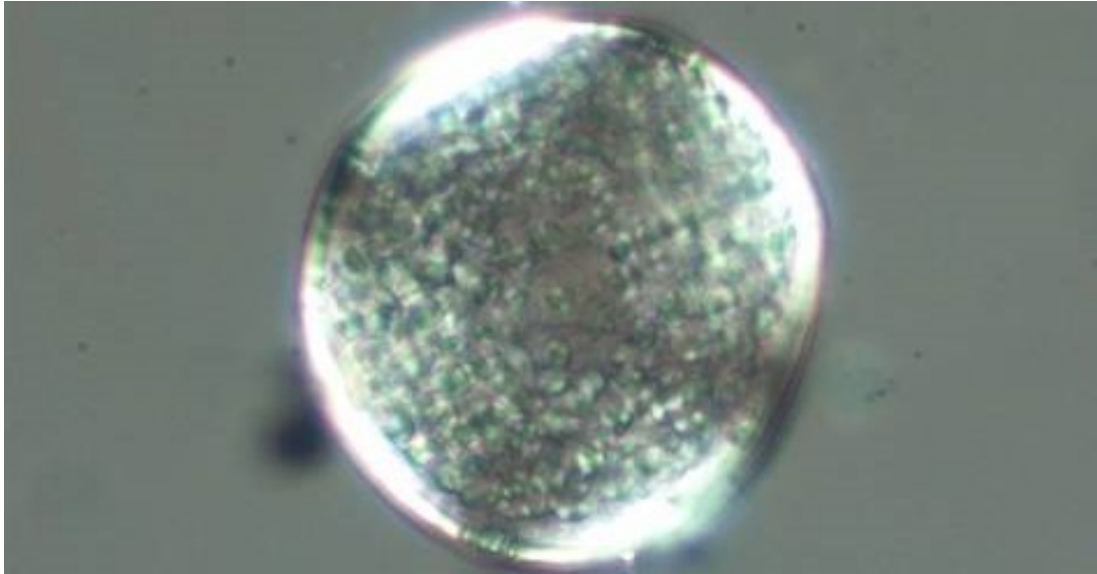


Figura 21: Granulo di polline di Douglasia visto al microscopio ottico. Sono assenti le tipiche sacche aeree presenti in tutte le altre *Pinaceae* ad eccezione di *Larix*. Foto di Microlabgallery.

Le brattee del gametofito femminile sono disposte anatomicamente in modo da favorire al meglio la cattura e il trasporto del polline in maniera efficiente alle aree stigmatiche. I granuli che cadono sulla superficie di questi ultimi sono trasportati verso l'interno nel canale micropilare da una struttura arricciata che presenta un movimento simile all'anemone di mare, causato dal differenziale di crescita dello stigma. L'impollinazione autogama è possibile, ma l'embrione solitamente collassa durante la crescita. Il meccanismo di fecondazione è abbastanza singolare.

Gli strobili di Douglasia sono caratteristici (**Fig. 22**): lunghi 10-11cm, di colore castano-bruno, si presentano cilindrici e penduli; solitari, portano appressi alle squame intere, lisce e concave, caratteristiche brattee trifide che fuoriescono da queste conferendo un aspetto inequivocabile alla struttura.

Nella varietà *menziesii* (la sola impiegata nei rimboschimenti italiani) le brattee sono pendule, mentre nella Douglasia glauca sono ricurve riflesse verso l'alto e i coni hanno dimensioni minori (fino a 7 cm circa). Questi hanno maturazione autunnale biennale e cadono interi. Semi dormienti (5-8 mm), rosso-brunastri, ovali, appuntiti e alati.



Figura 22: Strobili maturi e conetti pollinici di Douglasia. Foto di Villa Jona.

Mediamente l'avvio della maturità riproduttiva si attesta in un campo di variazione di età compreso tra i 12 e i 20 anni d'età circa, anche se la pianta può cominciare a produrre i primi strobili ovariali, meno fertili, a 10 anni o prima (Gellini, 1996), rimarcando le buone caratteristiche pioniere di questa specie. Negli areali d'origine i semi maturano scolarmente da fine agosto, a basse altitudini, fino ad ottobre inoltrato ad altitudini elevate e vengono lentamente dispersi durante l'inverno (**Fig. 23**). Il peso del seme diminuisce con la latitudine, mentre alberi più giovani producono coni più grandi e con seme più voluminoso e pesante rispetto a quelli più vecchi (Hermann e Lavender, 1999). Le annate di pasciona si manifestano irregolarmente (ogni 2-3 anni fino ad oltre un decennio tra una e l'altra) seguendo gradienti climatici e topografici. A differenza dei pini, i coni che si sviluppano senza impollinazione raggiungono dimensioni normali ma sono privi di semi. La germinazione è ottima nelle foreste americane (80-85%), buona nei rimboschimenti e popolamenti italiani (55-65%) (Gellini, 1996). Le stime di produttività vengono eseguite in loco solitamente nell'ultima decade di luglio, poiché è a partire da questo momento dell'anno che gli strobili effettivamente fecondati si differenziano rispetto a quelli sterili. I semenzali spontanei nei nostri ambienti germinano preferibilmente alla luce (comportamento eliofilo) specie ai margini del popolamento, ma non è raro rinvenirli anche sotto copertura nei boschi più ariosi (*osservazione personale*). La rinnovazione è sfavorita dalla lettiera molto spessa, da una forte ombreggiatura e da un'elevata copertura erbosa che compete per acqua e luce. Le plantule hanno le prime foglie ipostomatiche e più brevi di quelle adulte (10-15 mm).

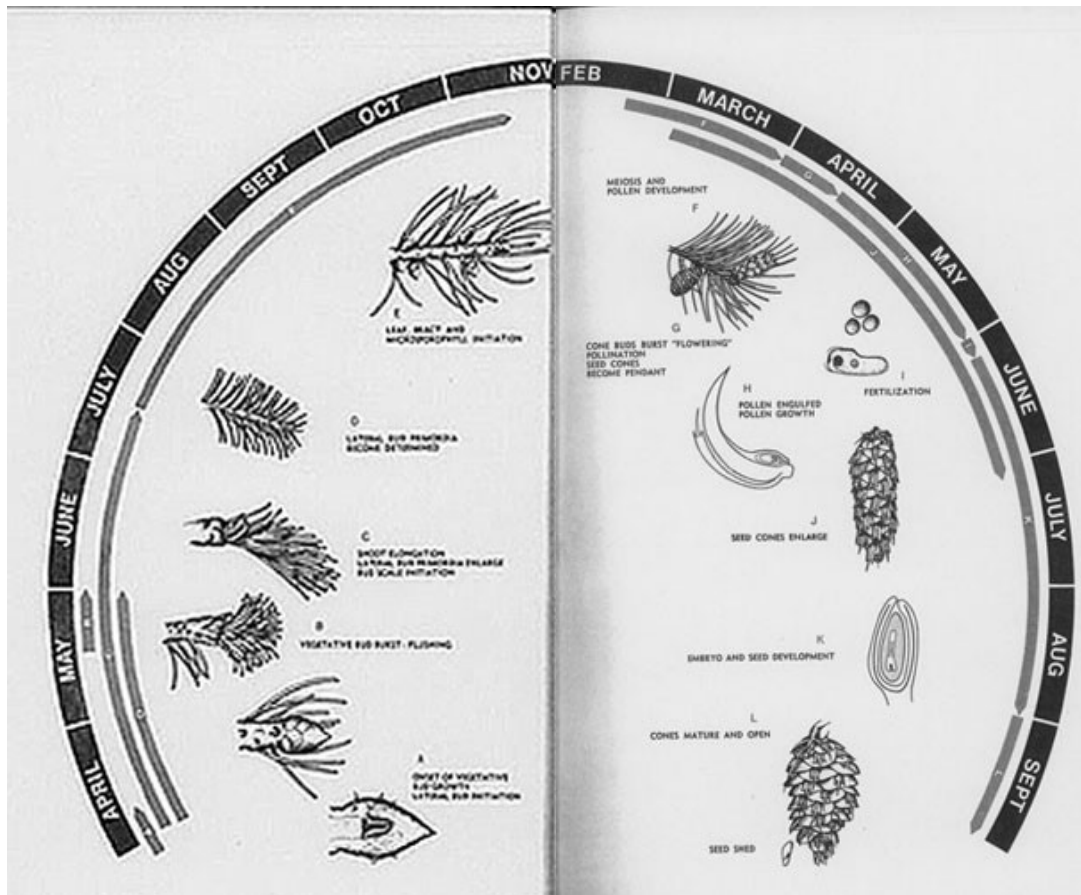


Figura 23: Ciclo riproduttivo dell'Abete di Douglas. Immagine di Allen e Owens (1972).

Il fusto della Douglasia è dritto e cilindrico negli esemplari in foresta, più rastremato in quelli isolati o in condizioni di maggiore apertura. Alla base può presentare diametri a maturità da 1 ad oltre 4 m. In condizioni di sviluppo ottimali occorrono 70-80 anni per avere una porzione di 5 m priva di rami e circa 100 anni per 10 metri. L'autopotatura è infatti tardiva e spesso incompleta per via delle fibre legnose tenaci e ricche di resine che rendono i residui rameali difficilmente degradabili. La potatura artificiale è sconsigliata, in quanto provoca distorsioni della grana e punti deboli attorno ai tagli; per tali motivi viene raramente effettuata. La crescita in altezza del tronco si mantiene a ritmi solitamente elevati, potendo arrivare ad incrementi di circa 1 m all'anno ed anche 18 m in 20 anni (Gellini, 1996). La corteccia è grigia, liscia e sottile in giovane età, presentando caratteristiche bolle a parete fine più o meno diffuse e ripiene di resina incolore dal caratteristico odore di limone. Diviene bruno-nerastra o rossastra durante l'età adulta, formando tipiche screpolature marmorizzate a placche squamoso-crestate, lisce e piatte, che mostrano un periderma suberoso aranciato ben evidente nelle fessure e nei solchi tra le diverse parti (**Fig. 24**). La screpolatura genera elementi più grossolani e spessi nella parte basale e alto-radiale del tronco, dove le placche, unitamente allo strato suberoso interno di maggior diametro, possono formare uno strato tissutale rosso-arancio profondo al taglio fino a 20-35 cm. La presenza di abbondante fellema negli strati corticali profondi riflette la caratteristica ecologica,

presente nei territori di origine, di conferire all'albero resistenza ai piccoli incendi, permettendo in molti casi di formare popolamenti pressoché puri. La Douglasia glauca possiede invece una corteccia grigiastra solitamente più scura e meno colorata, con screpolature meno evidenti e spessore più ridotto.



Figura 24: Corteccia e tronco di Douglasia adulta, Foreste Casentinesi (Toscana). Foto di Villa Jona.

L'apparato radicale di *Pseudotsuga menziesii* è fascicolato, mediamente profondo e cuoriforme-piatto; fittonante nei suoli sabbiosi e superficiale nei popolamenti ad alta densità. Ha un'elevata capacità di anastomizzazione intraspecifica e interspecifica (micorrize): le foreste di Douglasia ospitano infatti una delle più grandi popolazioni fungine al mondo, superiore alle 1000 specie censite (Indexfungorum, 2020). Specie eliofila ma adattabile, molto longeva (500-1000 anni), produce un'abbondante lettiera miglioratrice del suolo grazie alla capacità di sviluppare simbiosi azotofissatrici (Gellini, 1996), presenti anche sugli aghi. Si presta ad una selvicoltura produttiva e naturalistica d'eccellenza. A livello citologico è stato dimostrato che i volumi nucleari cellulari e il

contenuto di DNA all'interno delle cellule della foglia di questa gimnosperma sono fortemente correlati all'aumentare della latitudine e diminuiscono man mano che si procede verso l'interno dalla costa pacifica; anche la resistenza ai cervidi cambia con il contenuto monoterpenco delle diverse varietà e sottopopolazioni. Come già scritto in precedenza, l'Abete di Douglas possiede un cariotipo anomalo $2n = 26$ ed è la quinta conifera a cui sia stato decodificato interamente il genoma (Neale et al., 2017). I due cromosomi anomali di *Pseudotsuga menziesii* sembrano avere centromeri terminali, suggerendo che in qualche modo abbiano avuto origine da un dodicesimo cromosoma metacentrico. Il successo ecologico questa specie suggerisce l'avvenuta evoluzione nel corso del tempo di un pool genetico ampio e complesso, in cui la selezione naturale ha prodotto popolazioni competitive e adattate per ogni località della sua vasta gamma che hanno relegato i consociati a nicchie troppo umide, secche, fredde, calde, esposte o ombreggiate (Fig. 25).



Figura 25: Tipico habitus boschivo di *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*, Catena delle Cascade (Stati Uniti). Qui le foreste di Douglasia si presentano prevalentemente pure o miste. Foto di Robert Van Pelt (2007).

4.1.2 Nome scientifico

Per ricostruire l'origine e la storia del nome scientifico di *Pseudotsuga menziesii* (e di conseguenza del suo genere d'appartenenza) bisogna ripercorrere le vicissitudini che hanno accompagnato nel corso del tempo la nomenclatura di questa specie. Farlo risulta particolarmente difficile per via dei

numerosi e complicati conflitti tassonomici avvenuti in passato: fu infatti solo grazie al botanico portoghese João Manuel Antonio do Amaral Franco con la sua opera “*On the nomenclature of the Douglas-fir*”, edita nel 1953, che venne fatta chiarezza. Riassumendo sinteticamente possiamo dire che Franco rimise ordine all’interno della nomenclatura ufficiale scoprendo che i termini *Pseudotsuga taxifolia* e *Pseudotsuga douglasii* (i più utilizzati all’epoca in ambito forestale e botanico) erano inammissibili: *Pinus taxifolia* (1803), dato ai primi esemplari di Douglasia identificati provenienti dal Canada, era infatti illegittimo in quanto sinonimo obsoleto di *Abies balsamea*, mentre *Abies taxifolia* (secondo nome attribuito nel 1804) lo era per *Abies alba*. Il primo binomio correttamente pubblicato secondo le convenzioni tassonomiche internazionali e mai utilizzato in precedenza per indicare questa specie fu “*Abies menziesii*”, proposto dal botanico francese Charles-François Brisseau de Mirbel nel 1825, ben prima del *Pinus douglasii* di Lambert (1832). Il termine *menziesii* venne attribuito in onore al chirurgo e naturalista britannico Archibald Menzies (1754-1842), che per primo documentò la specie sull’Isola di Vancouver (British Columbia, Canada) nel 1791. Come riportato in precedenza, l’Abete di Douglas americano è stato inserito consecutivamente nei generi *Pinus*, *Abies*, *Picea* e *Tsuga* fino a quando il coniferista Élie-Abel Carrière non istituì un nuovo genere. Neppure questo nome ha incontrato approvazione unanime: Sargent (1898) l’ha etichettato come una brutta combinazione della parola greca “pseudo = falso” con la parola giapponese “Tsuga = Hemlock” (Tsuga o Abete canadese in italiano). Mayr (1890) nelle sue lettere rivolte al mondo accademico scrisse: “uno si aspetterebbe che *Pseudotsuga* assomigli soprattutto a *Tsuga*, ma una conifera come l’Abete di Douglas assomiglia a questo genere meno di tutti. *Pseudopicea* o *Pseudoabies* sarebbero stati nomi più giustificabili”. Kent (1900) propose di cambiare il nome generico in *Abietia*, per evitare il termine a suo dire inadatto “*Pseudotsuga*”. Nonostante tali obiezioni, *Pseudotsuga* risultò essere l’attributo legittimo del genere secondo le convenzioni tassonomiche internazionali, e tale venne mantenuto.

Fuori dall’ambito puramente tassonomico i forestali americani furono inizialmente particolarmente contrari all’ennesimo cambio di nome, tant’è che la Society of American Foresters nel 1954, 1955 e 1956 approvò diverse risoluzioni che raccomandavano il ripristino del vecchio *Pseudotsuga taxifolia* e per diverso tempo il nuovo termine “*menziesii*” non venne utilizzato. Le più forti resistenze all’uso del toponimo vennero però da oltreoceano, in particolare dalla Germania. Oggi il nome *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco ha avuto un’accezione quasi universale tranne in Europa, dove *Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britton e *Pseudotsuga douglasii* (D. Don) Carr. risultano ancora in uso.

4.1.3 Nome comune

Il nome comune di *Pseudotsuga menziesii*, di origine statunitense, ha seguito le varie vicissitudini del mondo forestale americano avvenute negli ultimi 150 anni. Gli attributi “rosso” e “giallo” nei termini commerciali inglesi “red fir” e “yellow fir” si riferiscono alle caratteristiche del durame di Douglasia. Il legno a grana grossa ricavato da alberi cresciuti rapidamente nella fascia costiera dell’areale o nei rimboschimenti presenta infatti anelli larghi e spessi di colore arancio-rossastro carico, da cui il nome “rosso”. L’abete “giallo” prende invece il nome dal legno a grana fine delle piante cresciute lentamente in foreste montane e in climi più freschi (tipicamente nella Catena delle Cascate e in British Columbia centrale), che di solito è rosa-giallastro chiaro. La differenza cromatica è legata anche all’età e al contenuto di estrattivi e può coesistere nello stesso individuo: il tessuto più pigmentato e grossolano si forma infatti finché il fusto cresce rapidamente di diametro (evento più comune gioventù) mentre le fasi tardive della vita producono un legno giallo-rosa più pregiato. L’opinione che “red fir” e “yellow fir” rappresentassero due distinte varietà botaniche di Douglasia era piuttosto diffusa nel secolo scorso, specialmente in Europa. Sudworth (1908) ha sottolineato l’errore di questa convinzione con le prime indagini xilologiche.

Il termine “Douglas-fir” (Abete di Douglas in italiano) fu invece adottato nei primi del novecento dall’U.S. Forest Service (il Servizio Forestale degli Stati Uniti d’America) dopo un censimento tra i boscaioli dell’epoca che rivelò che era la parola più usata tra quelle conosciute allora (Frothingham 1909). Sebbene “Douglas-fir” sia un attributo improprio (poiché l’albero non appartiene al genere *Abies*) esso è diventato il principale toponimo comune in tutti i paesi anglofoni. Una possibile spiegazione per questo evento fu data da Jepson (1910): “...*la corteccia del tronco ricorda quella di un Abete in giovinezza e spesso anche nella pianta adulta. Mentre questa è l’unica caratteristica simile ad un Abete della Douglasia, i boscaioli riconoscono tuttavia un albero dal tronco e quindi chiamano questa specie Abete*”. Durante il Settimo Congresso Botanico Internazionale a Stoccolma, nel 1950, vennero emanate le disposizioni riguardo i nomi comuni delle specie vegetali e fu proprio in questa occasione che “Douglas-fir” venne ufficializzato, complice anche l’ampio utilizzo che godeva non solo negli Stati Uniti e in Canada ma anche in Gran Bretagna sin dall’introduzione nel paese insulare dei primi esemplari da parte di David Douglas. Nelle nazioni europee di lingua tedesca *Pseudotsuga menziesii* è nota come Douglasfichte (analogia con il genere *Picea*), Douglastanne (analogia con il genere *Abies*), Duftfichte (“Abete aromatico”) e Douglasia. Beissner (1893) considerava “Douglasia” una sfortunata scelta poiché specie appartenenti ai generi nelle famiglie *Primulaceae*, *Lauraceae* e *Verbenaceae* portavano già questo nome. Riguardo alla similitudine nella lingua tedesca con l’Abete rosso (*Picea abies*), presente tutt’ora, Booth (1903) scriveva che

“Douglas-spruce ha avuto questo nome per 75 anni e innumerevoli persone hanno acquisito una grande familiarità con questo termine. Douglas-spruce ha quindi la priorità sui nomi non scientifici di Douglas-fir e Douglasia”; appunto che non ebbe però poi riscontro nell’uso quotidiano. Attualmente tutti i termini comuni delle varie lingue europee sono derivati dall’inglese Douglas-fir o Douglas-spruce. “Mula” è invece la parola che i nativi americani usavano per identificare questa conifera prima della scoperta dell’America (Schwerin 1922).

4.2 Le varietà di Douglasia: storia e inquadramento botanico

Secondo la moderna tassonomia sono riconosciute 2 (o 3) distinte varietà di Douglasia (**Fig. 26**): *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Douglasia verde o costiera) e *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (Douglasia glauca, delle Montagne Rocciose o blu, dalla crescita lenta e maggior resistenza alla siccità e alle basse temperature) più un’eventuale terza forma/varietà costituita dalle popolazioni messicane più meridionali non ancora tassonomicamente ben definite (*Pseudotsuga menziesii* var. *lindleyana*).



Figura 26: Strobili e rametti della *var. menziesii* (in alto a sinistra), della *var. glauca* (in alto a destra) e della forma *lindleyana* (in basso). Foto di Robert Vidéki, A. Gonzalez Rodriguez e P. Gugger.

Forme intermedie tra *menziesii* e *glauca* nelle aree di congiunzione, frutto di ibridazione, sono ben documentate ma non sufficienti a confermare una terza varietà “*caesia*” (*Douglasia* grigia). Storicamente gli europei riconobbero inizialmente tre tipologie di *Pseudotsuga menziesii* a partire dagli inizi del secolo scorso: nel 1902 la società dendrologica tedesca commissionò infatti a Max v. Fürstenberg l’incarico di procurarsi del seme dalla British Columbia interna per poter fare luce sulle caratteristiche di questa nuova conifera che stava dando ottimi risultati nei primi rimboschimenti in Germania. Fürstenberg (1904) raccolse i coni nella parte superiore della regione fluviale della Columbia (nelle vicinanze degli abitati di Field e Golden) e nella Fraser Valley superiore, prendendo anche accordi in loco che permisero l’invio di semente dal Canada verso l’Europa fino al 1913. Successivamente, in seguito ai primi risultati ottenuti, Schwerin (1907) coniò il nome varietale “*caesia*” per descrivere le piantine delle collezioni originali di Fürstenberg come una forma intermedia tra il tipico Abete di Douglas costiero (o verde) e la forma glauca delle Montagne Rocciose. Il nome *caesia* fu rapidamente accettato e apparve in numerose pubblicazioni europee dell’epoca. Alcuni tassonomi forestali, tuttavia, iniziarono a mettere in discussione la validità di segregare una terza entità già nell’immediato dopoguerra. I risultati sugli studi di provenienza dell’olandese Veen (1951) e del belga Galoux (1956) sollevarono seri dubbi sull’esistenza di una *Douglasia* grigia tassonomicamente distinguibile e caratterizzata da peculiarità morfologiche, di crescita e resistenza fungina più o meno intermedie tra le altre due varietà tipiche. Galoux suggerì infatti che le forti variazioni nel clima locale e nella topografia dell’interno della British Columbia consentirebbero la coesistenza di entrambe le forme (*menziesii* e *glauca*), teoria poi confermata 50 anni dopo grazie alle analisi genetiche e della chimica dei terpeni (Adams et al., 2012). Prima dello scienziato belga anche gli studiosi Duchaufour (1941) e Pourtet (1949), dopo ricerche in loco all’interno della British Columbia, arrivarono alla stessa conclusione. Schwerin (1907) nominò la varietà costiera “*Pseudotsuga douglasii viridis*” Schwerin. Tale epiteto fu mantenuto sia da Ascherson e Graebner (1913) che da Franco (1950). Little (1953) trovò invece delle inesattezze e applicò correttamente l’ICBN sostituendo “*menziesii*” a “*viridis*” nella sua “*Lista di controllo degli alberi nativi e naturalizzati degli Stati Uniti*”. Il Codice Internazionale della Nomenclatura Botanica (1978) specifica infatti che la varietà che include l’esemplare tipo della specie deve recare lo stesso epiteto di quest’ultima senza citazione dell’autore. Il nome dato da Little fu accettato in Nord America (Fowells 1965), mentre in Europa si continuò per lungo tempo ad usare *Pseudotsuga menziesii var. viridis* (Schwerin) Franco.

La *Douglasia glauca* (Fig. 27) venne invece descritta nel corso del tempo come specie, sottospecie, varietà e forma sotto una miriade di nomi. Apparentemente, “glauca” è il più antico attributo per questa entità. Era stato pubblicato in origine da Jager e Beissner (1884) per una cultivar ornamentale da giardino con fogliame blu-verde. La *Douglasia* delle Montagne Rocciose, indipendentemente dal suo stato di varietà, sottospecie o specie, è probabilmente anche più eterogenea nella sua composizione genetica rispetto alla *menziesii*, come evidenziato dall’enorme estensione latitudinale raggiunta. Già Galoux (1956) sottolineò che ai limiti meridionali della sua gamma *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* si inserisce in comunità vegetali estranee ai suoi soliti consociati. Lo scienziato ha inoltre ritenuto possibile che la ricerca futura potesse rivelare forme distinte di abeti interni di Douglas, cosa che poi avvenne in maniera non ancora del tutto chiarita con *Pseudotsuga menziesii* var. *lindleyana* nelle alte quote delle montagne del Messico centrale. *Pseudotsuga flahaulti*, *Pseudotsuga guinieri*, *Pseudotsuga macrolepsi*, e *Pseudotsuga rehderi*, tutte specie proposte da Flous (1934 ab), costituiscono un tentativo per discernere tali popolamenti, ma come ha sottolineato Galoux, i criteri adottati per separarle non risultavano sufficienti e ad oggi rimane incerta solo la posizione di questi gruppi come terza varietà (distinta) o meno (inserita in *glauca*) di *Pseudotsuga menziesii*.



Figura 27: Foresta pura di *Douglasia glauca* nelle Montagne Rocciose del Colorado (Pike National Forest).

Foto di Dave Powell, U.S. Forest Service.

Indagini recenti sulla chimica della resina (terpeni) hanno mostrato come le popolazioni più meridionali di *Douglasia* siano strettamente correlate tra loro ma mostrino affinità anche con la *var. glauca* (**Fig. 28**). Analisi del nrDNA e cpDNA non hanno portato attualmente a conclusioni definitive, stante delle differenze morfologiche provate (morfologia dei coni con brattee non riflesse come nella *Douglasia* verde e foglie). La questione al 2020 rimane aperta.

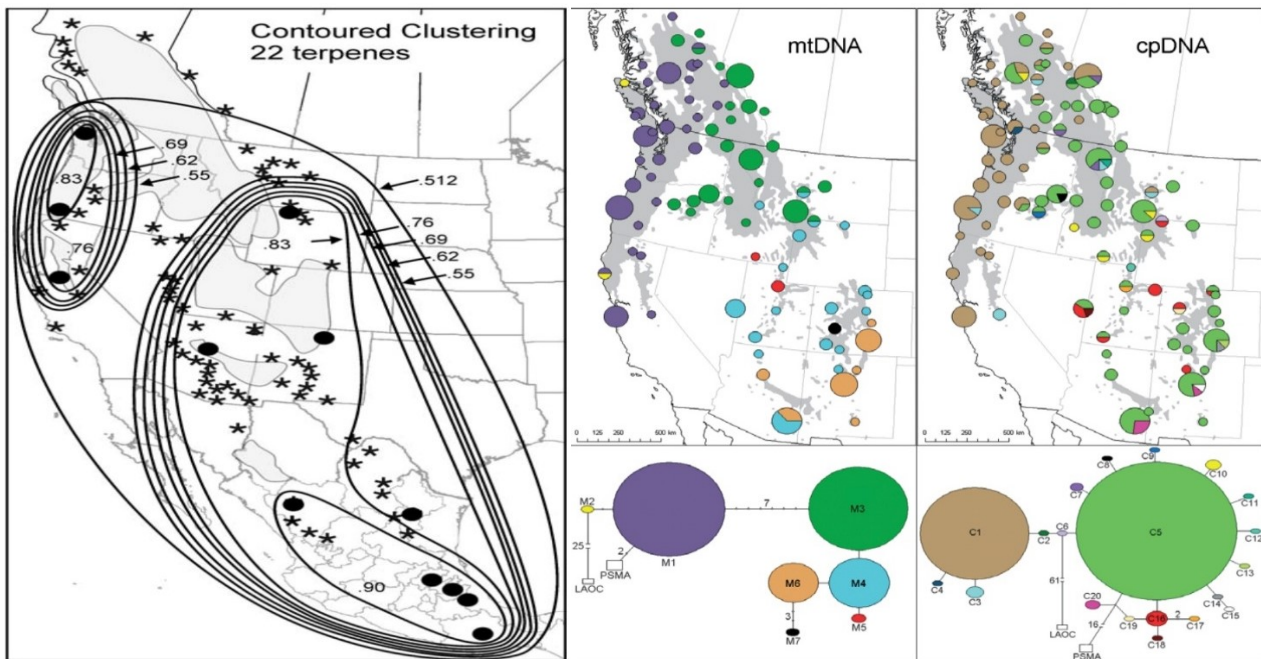


Figura 28: Cluster di affinità terpenica e molecolare (DNA) in *Pseudotsuga menziesii*. Le popolazioni relitte messicane sono strettamente imparentate tra loro ma affini anche alla *Douglasia glauca*. Da Adams et al., 2012.

I rappresentanti asiatici del genere *Pseudotsuga* sono relativamente rari e crescono in aree non facilmente accessibili. La loro scoperta risale a circa un secolo dopo la *Douglasia* americana e con l'esclusione della specie giapponese non hanno una situazione tassonomica ben definita: i popolamenti presenti in Cina sono infatti un insieme molto eterogeneo di tutt'ora difficile definizione e discernimento tra i taxa veri e propri, le sottospecie o le varietà.

4.3 Corologia e distribuzione

Pseudotsuga menziesii è diventata una componente strutturale importante delle foreste nordamericane a partire dalla metà del Pleistocene, quando cominciò a svilupparsi alle medie latitudini e altitudini del nordovest pacifico. I primi reperti di coni, semi e foglie fossilizzate sono stati rinvenuti nel Nevada (Stati Uniti) nord-orientale, in un bacino di rame dell'Eocene (Williams, 2000). I fossili di questo genere indicano che l'areale antico (prima metà del Terziario) era piuttosto limitato e che non si è

mai allargato all'infuori delle zone centro-occidentali del continente, eccezion fatta per un periodo (dal tardo Terziario per 20 milioni di anni fino al tardo Miocene) in cui arrivò ad espandersi a nord fino in Alaska (Williams, 2000). Analisi fossili e palinologiche indicano che in passato (Terziario) la *Douglasia* era una specie forestale sporadica, mentre a seguito della fine dell'ultima glaciazione e durante gli ultimi interglaciali del quaternario è diventata dominante in molte formazioni, espandendosi dalle aree rifugio glaciali a quelle odierne (Williams, 2000). Durante le ultime oscillazioni tra periodi freddi e caldi infatti, a causa della ripetuta espansione e ritiro dei ghiacci, si sono verificate ampie fluttuazioni dell'areale di *Pseudotsuga menziesii* e la sua distribuzione odierna (fissata come la conosciamo a partire da 10.000 anni fa) è l'esito dell'ultima espansione sul territorio nordamericano a seguito della risalita delle calotte polari (Bartlein et al., 1998) (**Fig. 29**).

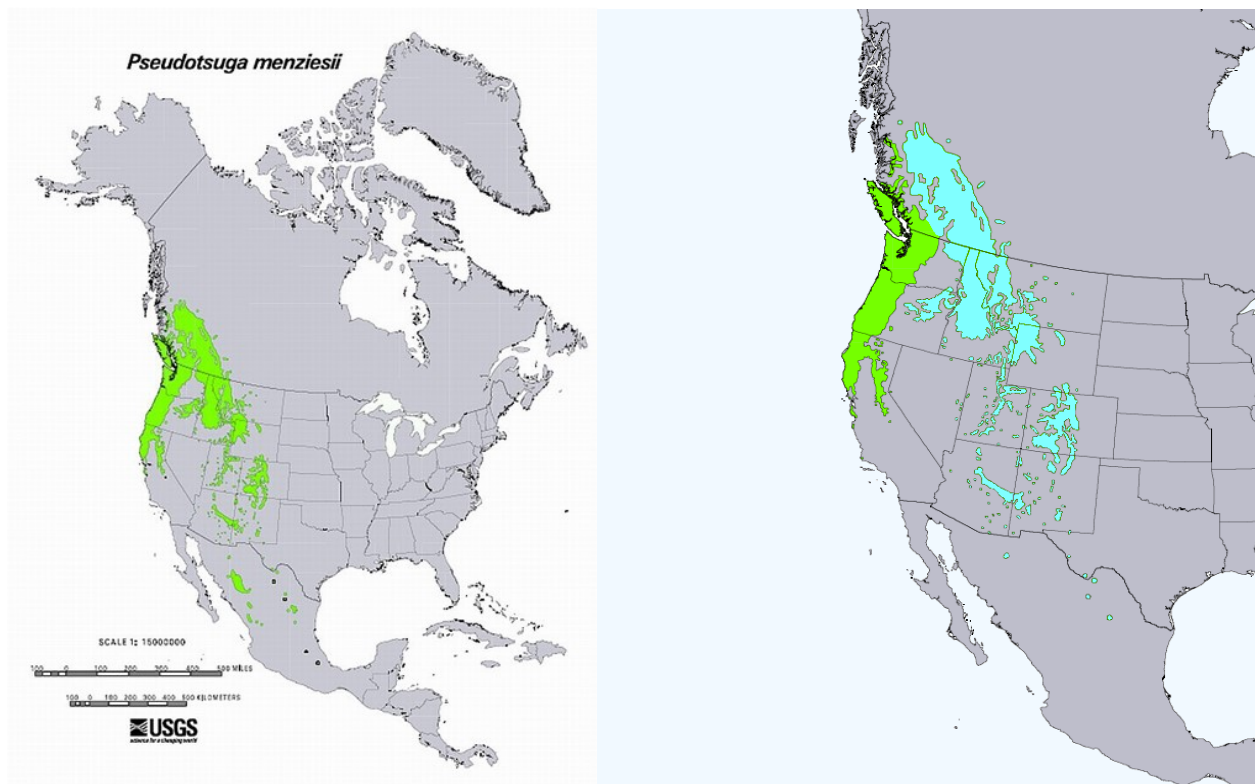


Figura 29: Distribuzione odierna di *Pseudotsuga menziesii* (immagine a sinistra) e localizzazione delle due varietà (immagine a destra): la var. *menziesii* è colorata in verde, mentre la var. *glauca* in azzurro. Credit delle immagini: United States Geological Survey.

Oggi l'estensione dell'areale naturale di questa specie va dalla latitudine 19 °N a 55 °N e assomiglia ad una V rovesciata con i lati irregolari (**Fig. 30 e 31**). Con i suoi oltre 5100 km longitudinali possiede una delle distribuzioni più ampie al mondo, superiore persino ai 4500 km totali del Pino silvestre (*Pinus sylvestris*) tra Europa e Russia siberiana.

Pseudotsuga menziesii var. *menziesii* si estende dalla British Columbia occidentale e Isola di Vancouver verso sud per circa 2200 km, attraverso gli statunitensi Washington, Oregon e fino alla California centro-settentrionale, nelle zone fresche ad elevata piovosità lungo la Catena Costiera, sulla vulcanica Catena delle Cascade, nelle montagne della Penisola Olimpica e in minor misura nella parte nord della Sierra Nevada.

Pseudotsuga menziesii var. *glauca* si trova invece dalla British Columbia centrale fino al Messico (Sierra San Felipe e Sierra Madre del Sur), passando per l'intera catena delle Montagne Rocciose. Fino al 1994 si pensava che l'areale complessivo terminasse nelle zone attorno a Città del Messico, mentre la scoperta di popolazioni relitte d'alta quota più a sud ne ha esteso ulteriormente la gamma (Cerro Quiexobra, 110 km a SE della città di Oaxaca).

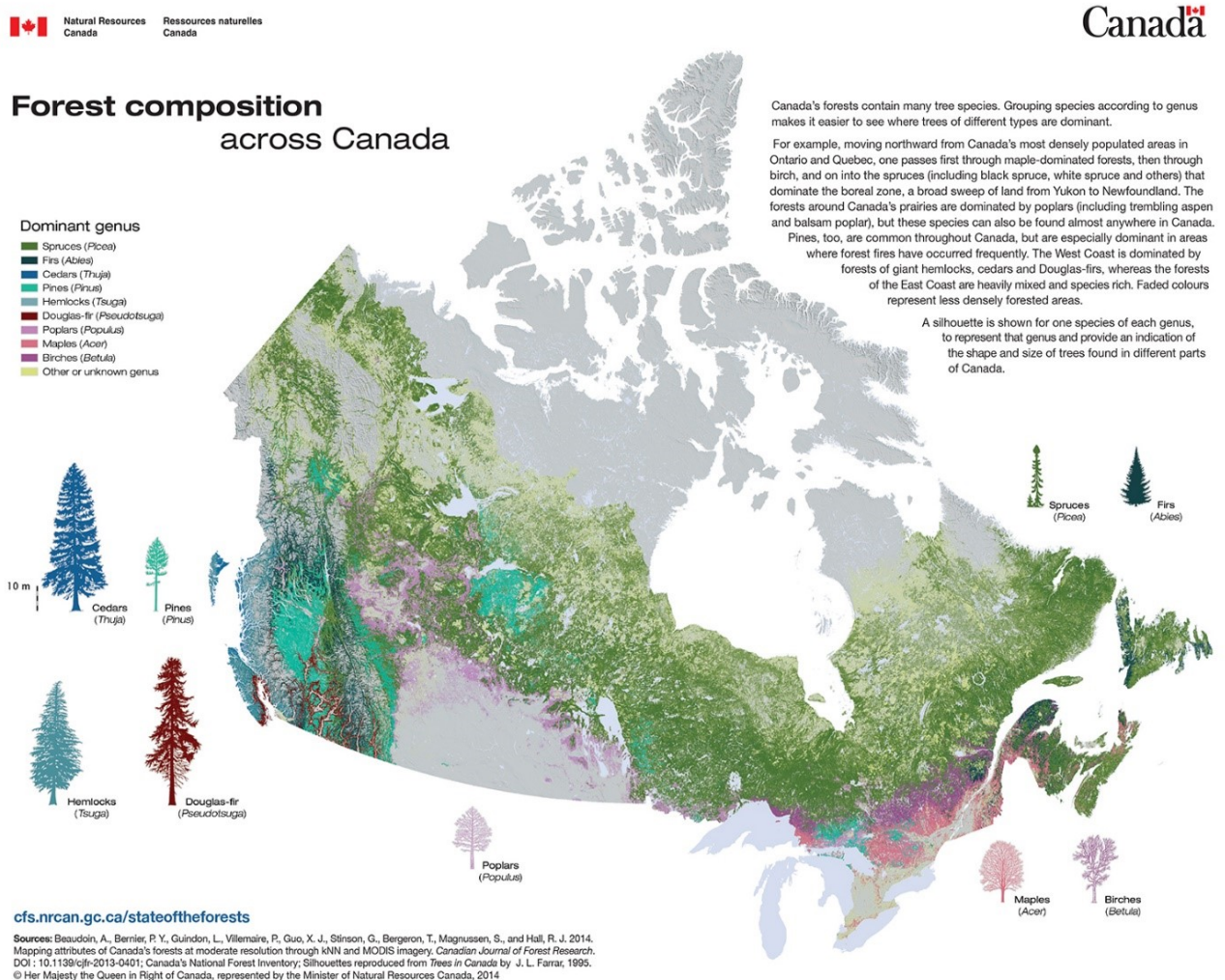


Figura 30: Principali tipologie forestali del Canada. *Pseudotsuga menziesii* è colorata in rosso e domina le zone costiere e interne della British Columbia. Credit dell'immagine: Governo Federale Canadese.

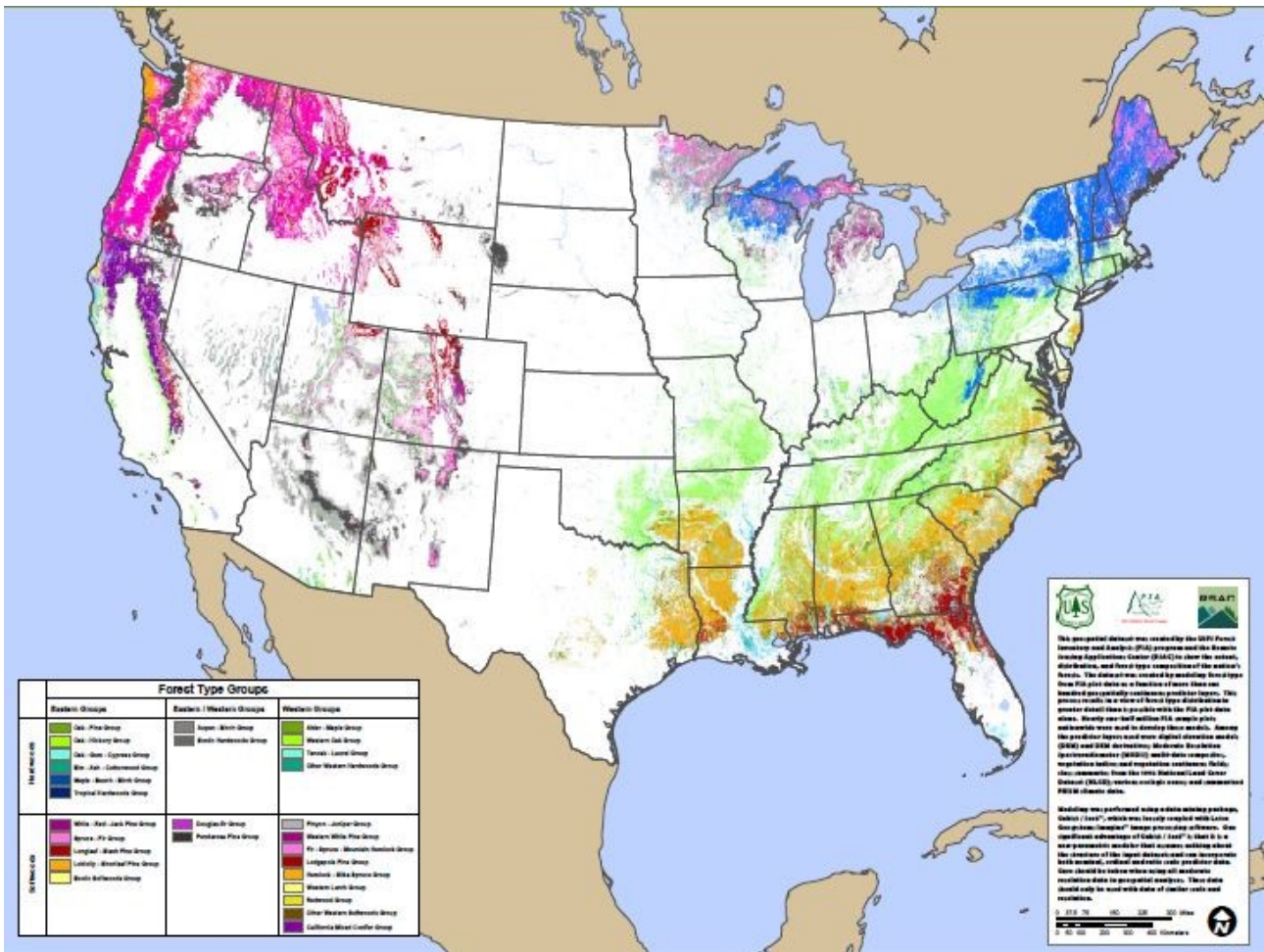


Figura 31: Principali tipologie forestali statunitensi. I boschi a dominanza di *Pseudotsuga menziesii* sono colorati in violetto e dominano le zone montuose nord occidentali del paese. Credit dell'immagine: U.S. Forest Service.

A livello corologico si può osservare come *Pseudotsuga menziesii* termini la sua presenza a nord non appena *Picea glauca* acquista un vantaggio biologico a causa delle migliori attitudini ecologiche al freddo e della latitudine. Attualmente piccoli cambiamenti nell'estensione geografica e nei confini dell'areale stanno avvenendo regolarmente, ma mentre in passato si era osservato, grazie a prove fossili, uno spostamento complessivo verso sud dell'Abete di Douglas a vantaggio della *Picea* (fenomeno osservato in British Columbia), oggi è ipotizzabile una risalita futura verso l'Alaska per via dei cambiamenti climatici e del surriscaldamento globale.

4.4 Ecologia

Pseudotsuga menziesii è una specie eliofila a rapida crescita e messa a seme, in grado di colonizzare ampi gap e spazi aperti formati a seguito di disturbi come schianti da vento e incendi, che risultano essere i primi fattori ecologici in grado di favorire la sua riproduzione, disseminazione,

colonizzazione e mantenimento su grandi superfici del Nord America temperato. All'interno del suo areale di crescita *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* si adatta a quasi tutti gli ambienti freschi e ben drenati al di sotto della zona subalpina (**Fig. 32**), anche se non è raro ritrovarla qui in nicchie particolarmente favorevoli mescolata ad *Abies amabilis* e *Abies lasiocarpa*. Lascia il posto alle specie più tolleranti al freddo (*Tsuga heterophylla*, *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmannii*, *Pinus monticola*, *Pinus contorta*) ad altitudini e latitudini elevate, al *Pinus ponderosa* e alle latifoglie nelle zone più secche (sotto i 650 mm di pioggia annuale) e infine a *Thuja plicata*, *Acer* spp., *Alnus* spp. e *Populus* spp. nelle aree scarsamente drenate. Nella pertinenza iper-umida costiera della cosiddetta “foresta pluviale temperata” e nella fredda cintura nebbiosa associata alle influenze ipermarittime dell'Oceano Pacifico, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* e *Thuja* divengono dominanti, relegando la Douglasia solo ai siti più asciutti.



Figura 32: Foresta mista montana di *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* nel Grand Teton National Park, Wyoming, USA. Foto di U.S. Forest Service.

La varietà *menziesii* forma tipicamente boschi puri e misti sia con conifere che latifoglie, consociandosi prevalentemente con *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata*, *Picea sitchensis*, *Abies grandis*, *Abies procera*, *Abies concolor*, *Abies lasiocarpa*, *Abies amabilis*, *Pinus ponderosa*, *Pinus monticola*, *Pinus contorta*, *Pinus lambertiana*, *Pinus jeffrey*, *Picea engelmannii* *Sequoia*

sempervirens, *Quercus garryana*, *Alnus rubra*, *Lithocarpus densiflorus* e numerose specie di *Acer*. Nelle foreste pluviali temperate dell'Olympic National Park e dell'Isola di Vancouver, tra le più produttive di biomassa al mondo, risulta uno dei taxa principali, anche se la vera e propria dominanza ecologica viene raggiunta nelle fasce montane leggermente più asciutte della Catena delle Cascate e della Sierra Nevada, dove può formare cenosi pure o miste principalmente con *Tsuga*, *Abies* e *Pinus* da basse quote fino a lambire le quote più elevate.

Pseudotsuga menziesii var. *glauca* occupa invece il piano prettamente montano e subalpino delle Montagne Rocciose e si associa tipicamente a *Pinus ponderosa*, *Pinus contorta*, *Pinus flexilis*, *Pinus albicaulis*, *Pinus monticola*, *Pinus strobiformis*, *Abies concolor*, *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmannii*, *Picea pungens* e *Tsuga mertensiana*. In Messico si mescola ad *Abies coahuilensis*, *Abies vejarii*, *Juniperus angosturana*, *Pinus estevezii* e *Pinus greggii* nella Sierra Madre Orientale, mentre con *Abies durangensis*, *Cupressus lindleyi*, *Juniperus deppeana*, *Picea chihuahuana*, *Pinus cooperi*, *Pinus durangensis*, *Pinus engelmannii* e *Pinus herrerae* nelle altre zone. Negli Stati centrali degli USA cresce in estesi popolamenti puri o misti nella fascia tipologica compresa tra quella del Pino ponderosa e delle picee, intergradando e mescolandosi nelle diverse condizioni climatiche con varie conifere.

Il fuoco, con tempi di ritorno che possono richiedere diversi secoli nelle zone più umide lungo la costa pacifica e alle quote più elevate delle Cascate, permette la formazione e il mantenimento di popolamenti essenzialmente puri di Douglasia della var. *menziesii* grazie ad incendi di chioma che distruggono le altre specie, eliminano gli strati superficiali di lettiera ed espongono il suolo minerale nudo permettendo così la diffusione dei semi e l'attecchimento delle plantule. Eventi d'intensità minore provocano la formazione di una copertura di *Pseudotsuga* con uno strato dominato formato da questa e *Tsuga* di pari età, generando così un mosaico a vari stadi successionali in tutto l'areale. Senza questo ed altri disturbi, come gli schianti da vento, gli stand di Douglasia verrebbero lentamente sostituiti nel corso del tempo da formazioni sciafile a prevalenza di *Tsuga*, *Abies amabilis*, *Abies grandis* e *Thuja plicata*, a causa della marcata intolleranza all'ombra e alla lettiera dei semenzali, sebbene i singoli alberi di *Pseudotsuga* possano vivere svariati secoli (anche più di alcuni dei suoi diretti competitori).

Di seguito vengono riportati gli stadi dinamici tipici di una foresta di Douglasia della Catena delle Cascate soggetta ad un disturbo ad alta severità e intensità:



After Wildfire

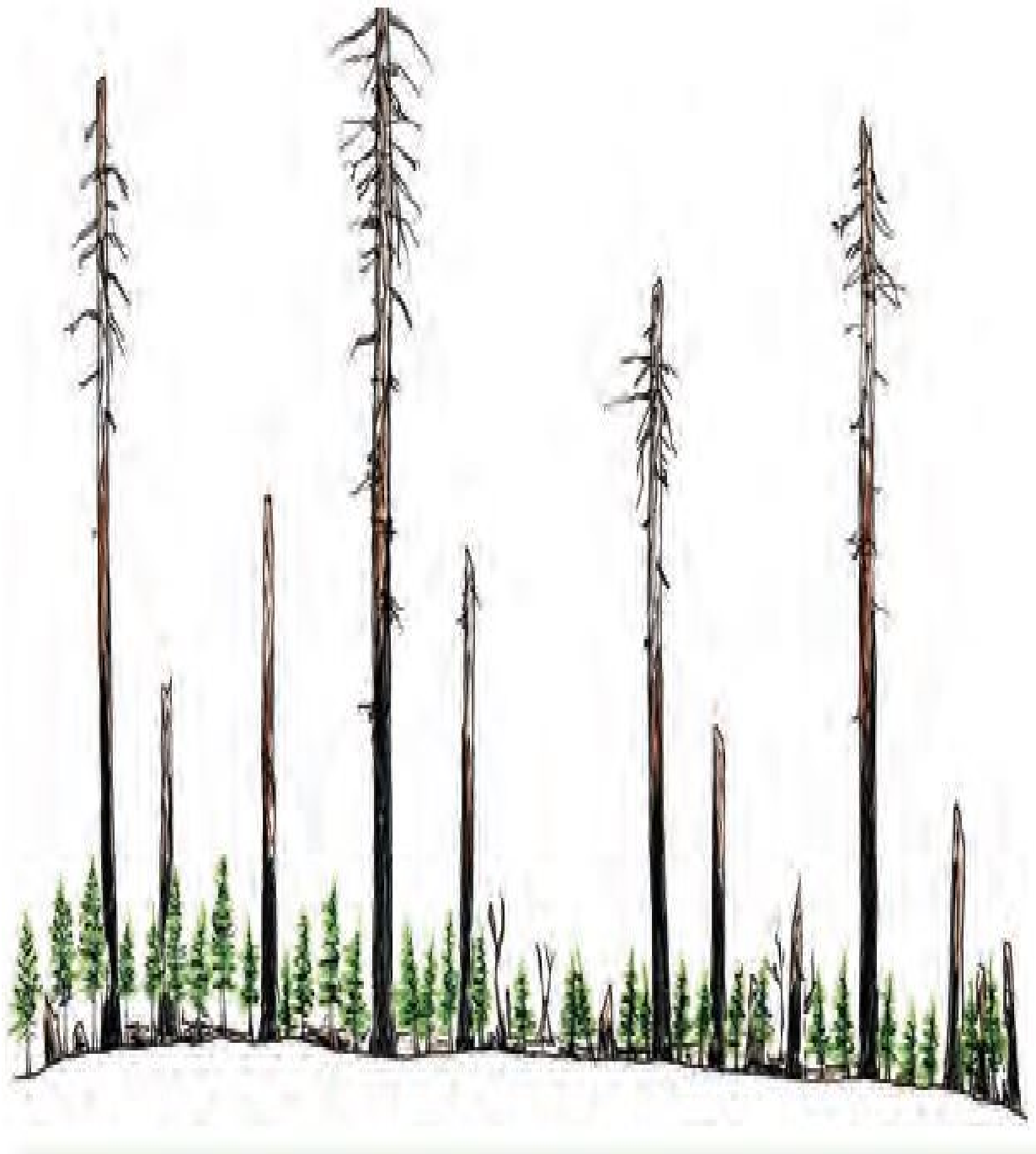


After Blowdown



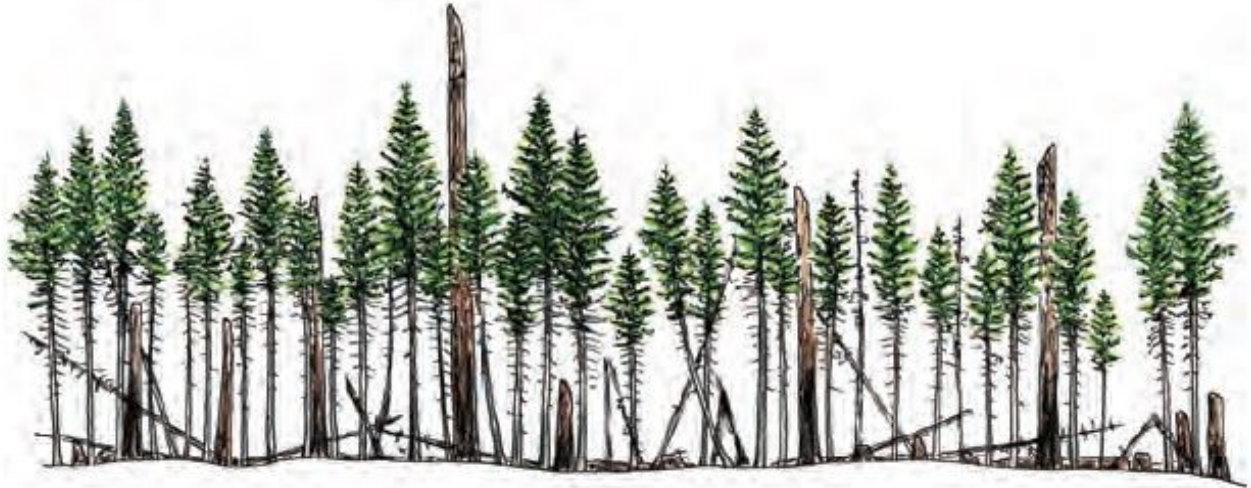
After Clearcutting

nelle immagini sopra è possibile osservare come un evento naturale catastrofico come un incendio, uno schianto da vento o un taglio a raso possa portare ad alterazioni strutturali totali della precedente foresta.



A seguito dell'evento, se le condizioni risulteranno ottimali, una diffusa copertura di Douglasia si insedierà nell'area oggetto di disturbo. Quello che ne verrà sarà il rapido ripristino delle condizioni dapprima di bosco misto e infine di formazione climax popolata da specie sciafile definitive, dove senza l'intervento di un nuovo episodio sparirà la componente pioniera ed eliofila.

Biomass Accumulation/Competitive Exclusion



Maturation I: Pre-Euro-American settlement



Vertical Diversification



Horizontal Diversification



Pioneer Cohort Loss



(Credit delle immagini: Robert Van Pelt, 2007)

La corteccia suberosa, la rapida crescita e la lunga vita permettono a *Pseudotsuga menziesii* di resistere maggiormente agli incendi provocati dai cosiddetti temporali asciutti estivi, fenomeni atmosferici assai più frequenti in Nord America che in Europa, dove svolgono grazie al fuoco generato un ruolo ecologico di primaria importanza negli equilibri ecosistemici delle cenosi occidentali del continente. In popolamenti vetusti (old-growth) in stadio successionale finale la riproduzione è infatti scarsa per via della debole quantità di luce al suolo e dello spesso strato organico su cui cadono i semi, e questa avviene solamente in occasionali gap naturali di adeguata ampiezza.

La varietà glauca presenta una tolleranza alle fiamme intermedia rispetto alle conifere consociate, dove il più adatto si dimostra essere il *Pinus contorta* (Lodgepole pine). Qui le dinamiche di disturbo e mantenimento delle formazioni di resinose sono diverse rispetto a quelle della costa pacifica e seguono gli eventi ciclici tipici delle Montagne Rocciose e delle catene messicane. Le foreste formate dalla *Douglasia glauca* hanno spesso una rigenerazione di *Pseudotsuga* sotto chioma di *Pseudotsuga*,

situazione che si riscontra molto raramente lungo il Pacifico, anche se la crescita media delle piantine interne risulta estremamente lenta.

4.5 Esigenze pedoclimatiche

Per la sua tolleranza all'ombra negli stadi giovanili intermedia tra il *Pinus ponderosa* e *Tsuga heterophylla* e all'ampia copertura potenziale nelle successioni forestali secondarie, *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* è una componente fondamentale della cosiddetta “foresta di conifere giganti” americana con altre specie che superano abbondantemente gli 80-90 m d'altezza, dove sfrutta proprio le dimensioni raggiunte nella competizione per la luce sulle concorrenti. Nel suo areale naturale la Douglasia verde occupa prevalentemente due tipologie di ambiente, caratterizzate comunque da elementi simili quali l'elevata piovosità, il suolo mai asciutto e il clima fresco (**Fig. 33**):

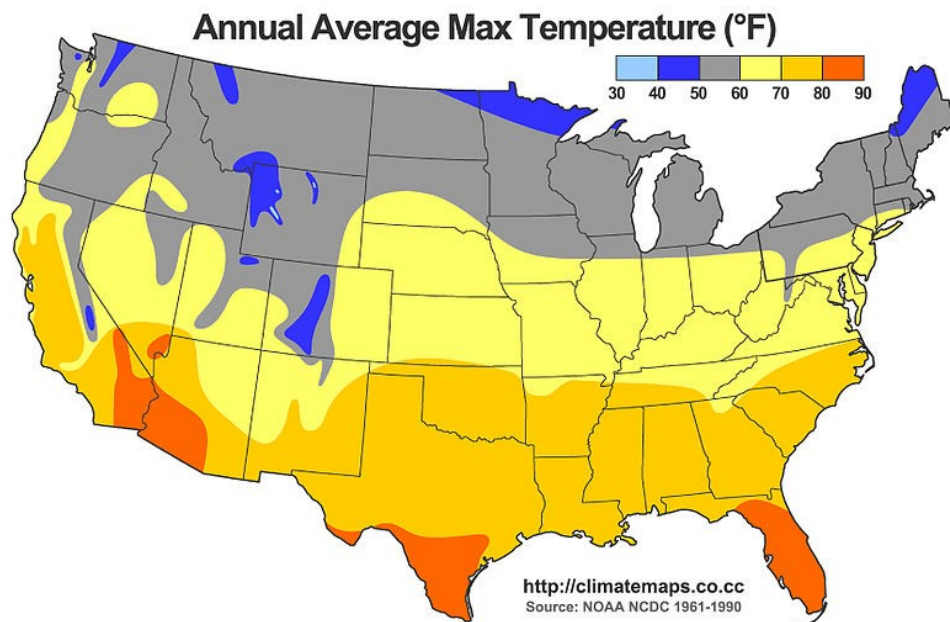
- a) Stazioni costiere con clima **Temperato Iperoceanico** (*Temperate Hyperoceanic Climate*): zone comprendenti la costa pacifica vera e propria, l'Isola di Vancouver e la Catena Costiera di Oregon e Washington (Pacific Coast Ranges). Clima fresco-umido e nebbioso, estremamente piovoso (760-3400 mm/annui) e con moderate precipitazioni nevose (foresta pluviale temperata e zona della “fog belt”). Le temperature medie di luglio sono comprese tra i 20 e 21°C mentre quelle di gennaio tra i 2 e 3°C. I giorni senza gelo variano da 195 a 260 sull'arco dell'anno e la nevosità stagionale media è compresa tra 0 e 60 cm (Gymnosperm Database, 2013).
- b) Stazioni più interne ad influenza pacifica nel clima **Temperato Oceanico** (*Temperate Oceanic Climate*): tutta la Catena delle Cascate, le Montagne Olimpiche e la Sierra Nevada settentrionale. Si hanno caratteri di continentalità più marcati rispetto al clima del precedente tipo, con temperature invernali più basse, piovosità comunque elevata (610-3050 mm/annui), nevicate frequenti e spesso abbondanti, umidità del suolo minore ed estate più secca (optimum per la specie, che spesso vegeta in purezza). Le temperature medie di luglio sono comprese tra i 22 e 30°C mentre quelle di gennaio tra i -9 e 3°C. I giorni senza gelo variano da 80 a 180 sull'arco dell'anno e la nevosità media è compresa tra 10 e 300 cm. Ampie variazioni di temperatura tra le stagioni, un lungo periodo freddo con elevato carico nivologico ed un'estate relativamente breve ma asciutta caratterizzano questa tipologia di clima (Gymnosperm Database, 2013).

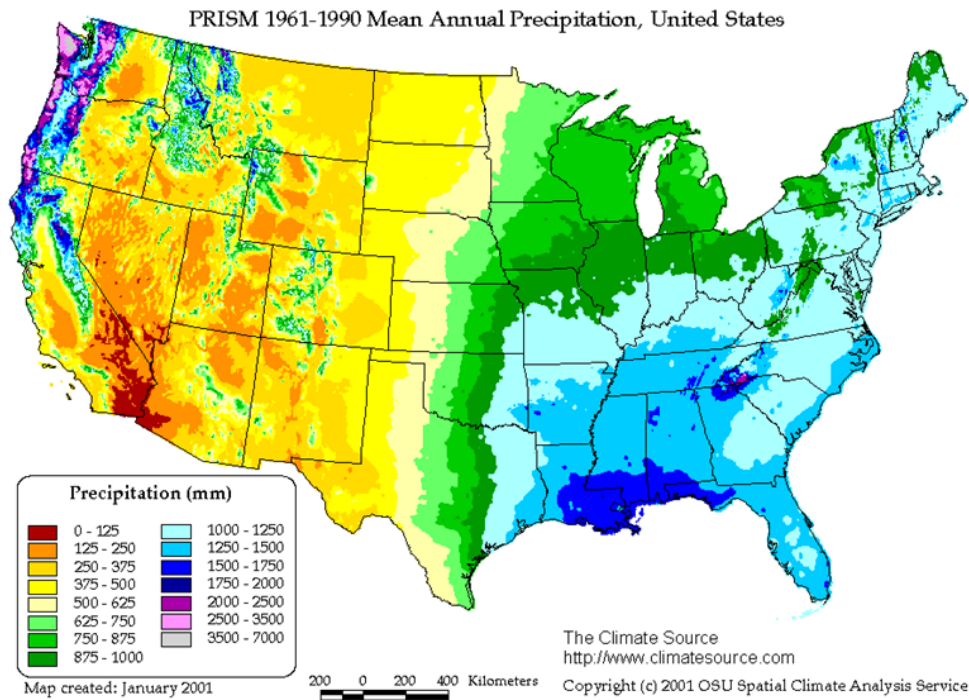
La var. *menziesii* si distribuisce sul territorio secondo un gradiente di elevazione che sale da nord a sud, andando da 0-760 m nella Columbia Britannica centrale, 0-1250 m sull'isola di Vancouver, 0-1520 m negli stati di Washington e Oregon, 610-1830 nel sud dell'Oregon e nella Sierra Nevada californiana fino agli oltre 2300 m nella Sierra centrale (Burns e Honkala 1990). Altezze inferiori ai limiti meridionali della distribuzione sono possibili solo in presenza di forre umide.

La *var. glauca* si trova invece in una gamma di climi estremamente varia lungo la dorsale nordamericana, riscontrandosi dai 600 agli oltre 3300 m di elevazione in foreste pure di conifere o miste. Il gelo può verificarsi in qualsiasi mese nella parte più settentrionale della distribuzione, ma la durata dei periodi con temperature inferiori allo zero, tuttavia, cambia in base all'esposizione nelle regioni centrali e meridionali delle Montagne Rocciose anche alle stesse altitudini. In generale, la *Douglasia glauca* raggiunge quote considerevolmente più elevate rispetto alla varietà costiera di latitudine paragonabile. Cresce infatti tra i 550 e i 2440 m nelle zone settentrionali (dal Banff National Park a Yellowstone), tra i 1830 e i 2590 m in quelle centrali e tra i 2440 e i 2900 m al confine tra Stati Uniti e Messico. In queste parti meridionali dell'areale è però limitata ai pendii esposti a nord e ai coni d'ombra, anche se occupa i versanti sud quando si verifica vicino alle vette.

Regione	Temperatura media		Periodo senza gelo giorni	Precipitazioni medie	
	luglio	gennaio		Annuale	Caduta di neve
	° C	° C		mm	centimetro
Montagne Rocciose: Nord	Da 14 a 20	Da -7 a 3	Da 60 a 120	Da 560 a 1020	Da 40 a 580
Montagne Rocciose: Centrale	Da 14 a 21	Da -9 a -6	Da 65 a 130	360 a 610	Da 50 a 460
Montagne Rocciose: meridionali	7-11	Da 0 a 2	Da 50 a 110	410 a 760	180 a 300

Nella tabella sopra sono indicati i principali parametri climatici riscontrabili nella pertinenza di distribuzione di *Pseudotsuga menziesii var. glauca* (Burns & Honkala, 1990).





Annual Mean Total Snowfall

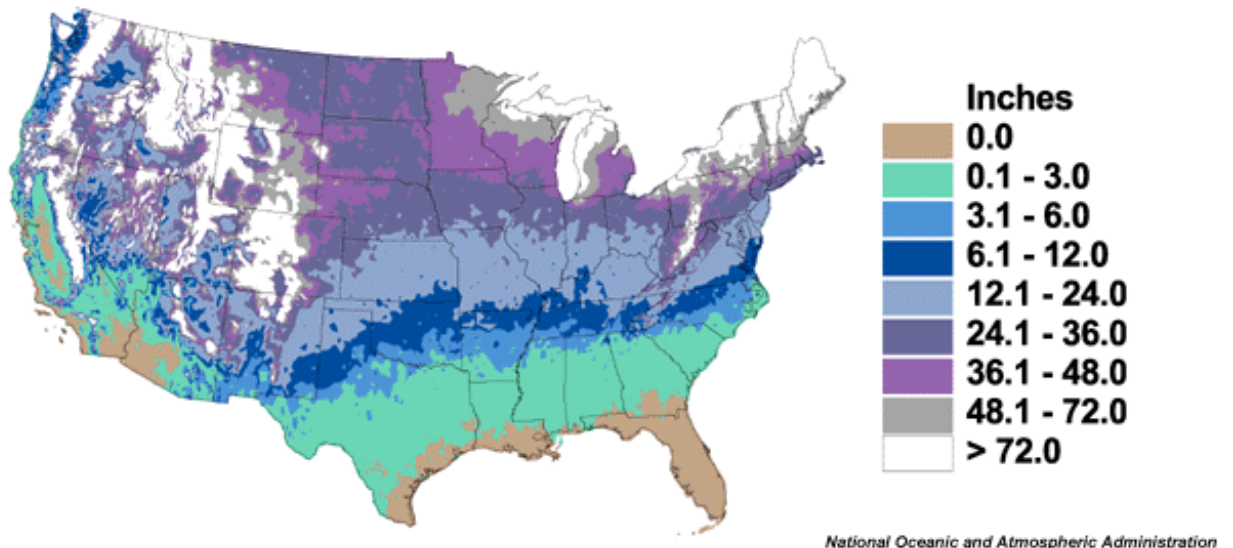


Figura 33: Temperatura, precipitazioni e nevosità medie degli Stati Uniti. Credit delle immagini: National Oceanic and Atmospheric Administration (N.O.A.A.), 2020.

4.5.1 Suolo

Le migliori condizioni edafiche e climatiche per l'Abete di Douglas sul territorio italiano sono, in Appennino settentrionale e centrale, le stazioni del piano montano dai 650 m ai 1300 m nelle zone più fresche di pertinenza del Castagno e del Cerro (*Castanetum* freddo) e in quelle meno fredde del Faggio e dell'Abete bianco (*Fagetum* caldo). Nelle zone tipiche del castagneto basso e dei querceti, infatti, gli alberi crescono rapidamente ma male, con la produzione di ampi anelli e il verificarsi di un invecchiamento generale precoce. La Douglasia necessita di un suolo a pH acido (da 4.5 a 6.5 con optimum da 5 a 6) o neutro (7), povero di argilla, a tessitura franca o franco-sabbiosa, sciolto e profondo almeno 1 m, umido ma ben drenato e areato. I più indicati sono quelli a matrice silicea, sedimentaria (marnoso-arenacea, galestri e scisti) e vulcanica ricchi in sostanza organica e azoto (assorbe ione ammonio). E' esigente anche in umidità atmosferica e produce un'abbondante lettiera che acidifica il suolo: nell'areale di origine forma *spodosols* (classificazione dei suoli USDA, **Fig. 34**) di notevole spessore, rinvenibili anche nei rimboschimenti italiani più maturi con matrice terrigena predisponente sotto forma di piccoli strati pigmentati. In Nord America l'orizzonte spodico formatosi grazie alla copertura forestale di *Pseudotsuga* permette di mantenere le acque montane della Catena delle Cascade potabili, liberandole dagli effetti tossici che l'alluminio esercita a pH inferiore a 4,5.

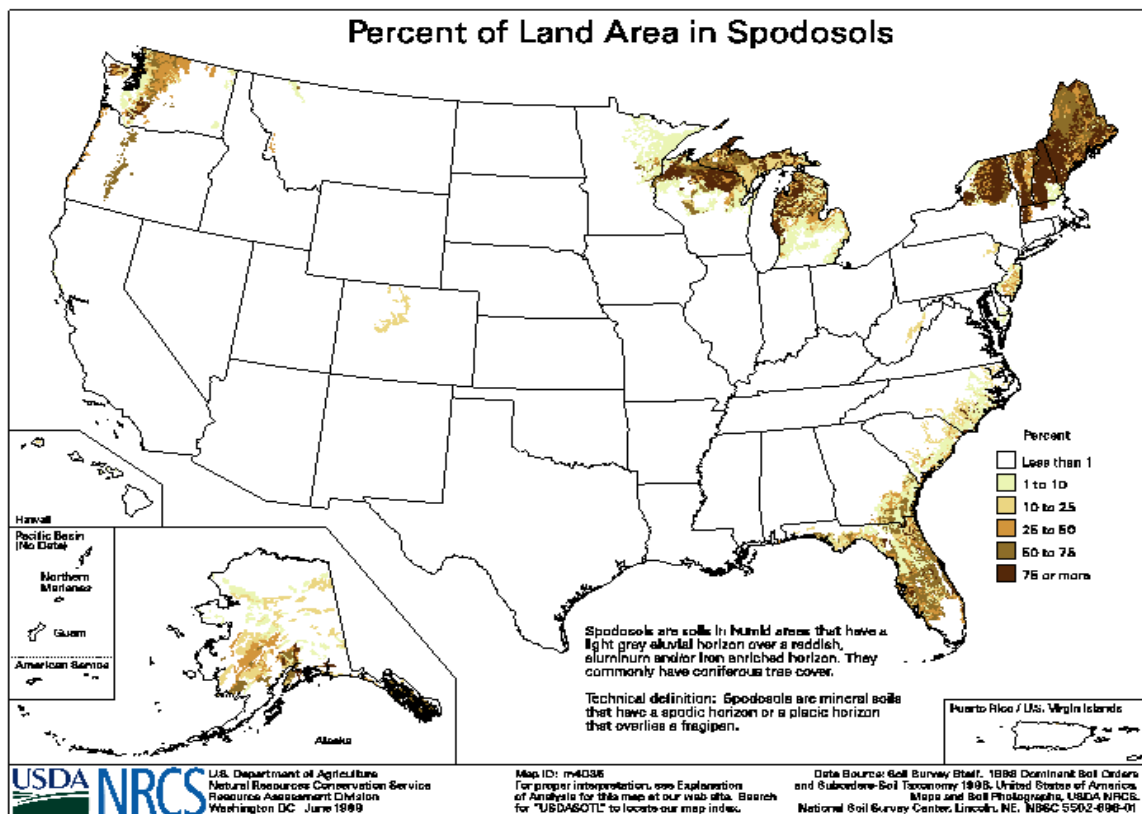


Figura 34: Mappa degli spodosols negli Stati Uniti. Fonte: USDA.

Questa specie può adattarsi anche a suoli poco profondi ricchi di granulometria grossolana e poveri in elementi nutritivi come fosforo e magnesio, ma non tollera la presenza di carbonato di calcio attivo, argilla nella tessitura, condizioni asfittiche e compattanti, così come la presenza di acqua stagnante. Le migliori condizioni che permettono alla Douglasia di esprimere le proprie caratteristiche produttive apportano almeno 1200 mm di pioggia sull'anno, con minimo 200 mm di pioggia estiva hanno temperature medie annue comprese tra gli 8 e i 13°C, minime assolute non inferiori a -20°C e medie del mese più freddo tra -2°C e 4°C (Gellini, 1996). Quelle limite si trovano sotto gli 850-900 mm annui e i 100 mm in estate: oltre queste condizioni la conifera non riesce infatti a sopravvivere. Il periodo secco, presente anche nelle zone di provenienza, non deve in ogni caso superare i 45 giorni di media. A livello stagionale l'albero resiste solitamente bene all'ombreggiatura parziale durante i primi anni di vita, in seguito mediamente, dato che è specie abbastanza eliofila.

Rispetto alla *var. menziesii* la Douglasia glauca si trova in climi, topografia e suoli estremamente diversi tra loro. La matrice pedologica delle zone americane in cui cresce è solitamente silicatica o carbonatica e normalmente presenta un contenuto organico relativamente basso a causa dell'aridità e/o del fuoco.

5. Valenza xilologica

Legno bicolore con albarno bianco-giallastro e durame differenziato da rosso-arancio a rosa salmone, dotato di anelli di accrescimento scuri chiaramente distinguibili (**Fig. 35**). È medio-pesante (mv 470-530 kg/m³ dopo la stagionatura), semi-tenero (durezza di Brinell 20 N/mm²), molto versatile e pregiato. Macroscopicamente si presenta somigliante a quello di Larice (*Larix decidua*), da cui si distingue per l'albarno più spesso e il caratteristico odore di pece peculiare. È resinoso, con un essudato denso e rosso presente in canali resiniferi visibili ad occhio nudo e piccole tasche lenticolari interne che possono fuoriuscire anche a distanza di anni dalla messa in opera. Nei tronchi di provenienza americana cresciuti lentamente e uniformemente in ambienti montani e freschi (di gran lunga i più pregiati) il durame assume un aspetto giallo-rosato (yellow-fir), mentre è marcatamente rosso in quelli sviluppati rapidamente nelle zone costiere e di bassa quota (red fir). Quest'ultima caratteristica si associa inoltre ad una maggior presenza di fiammature e striature, particolarmente comuni nelle derivazioni europee (Gellini, 1996). Negli areali commerciali statunitensi di coesistenza con *Larix occidentalis*, si distingue da questo per il colore più rosato del cuore, contro il marroncino-brunastro dell'altra conifera. Gli individui giovani di Douglasia producono un legno meno denso e più scadente rispetto a quelli vetusti, a causa delle pareti cellulari sottili e della minor presenza di porzioni anulari tardive. La tessitura tipica del Douglas (nome formale applicato ai soli semilavorati) è medio-fine, uniforme, abbondanti sono le venature rossastre sulla superficie levigata mentre la

fibratura si presenta solitamente dritta, spiralata o ondulata in qualche caso; la lucentezza naturale è media. La pregiata grana minuta degli alberi adulti è solitamente preceduta da un periodo di formazione più grossolana nei primi anni di vita, anche nelle foreste naturali e sul medesimo esemplare.



Figura 35: Sezione macroscopica di legno di Douglasia. Sono chiaramente visibili la corteccia suberosa e il netto contrasto tra alburno e durame, nonché gli anelli di accrescimento scuri. Foto di Villa Jona.

Al microscopio (**Fig. 36**) la sezione trasversale mostra una transizione piuttosto netta tra legno primaticcio e tardivo, con un cambiamento di colore (da chiaro a scuro) ben apprezzabile. Negli alberi a rapido sviluppo dell'Europa centrale, tuttavia, gli ampi anelli di accrescimento mostrano una transizione ben più graduale e sfumata, rendendo il carattere non particolarmente affidabile ai fini del riconoscimento. I canali resiniferi sono di piccole e medie dimensioni, poco frequenti e con distribuzione variabile; solitari o in gruppi tangenziali, mostrano cellule epiteliali a pareti spesse e si concentrano maggiormente nella porzione autunnale dell'anello. Il diametro degli elementi conduttori è medio-grande.

In sezione radiale le punteggiature delle fibrotracheidi si presentano uniseriate, di forma piceoide; i raggi sono eterocellulari. Nei campi d'incrocio tra cellule parenchimatiche e vasi si hanno tipicamente 2-4 aperture e vi sono delle rientranze nelle pareti dei raggi orizzontali al punto di congiunzione con

il termine tangenziale delle tracheidi. Ben visibili gli ispessimenti spiralati di queste ultime, con eliche molto più ravvicinate tra loro (fitte) rispetto al Tasso (*Taxus* spp.). E' questo il principale elemento microscopico diagnostico-distintivo di *Pseudotsuga*, assieme al parenchima eterogeneo.

La sezione tangenziale mostra invece un'altezza media dei raggi, monoseriati od occasionalmente biseriati, da 8 a 15 (+) cellule. Queste sono rotonde, a pareti spesse e contenenti canali resiniferi anch'essi a cellule consistenti. Si possono inoltre riscontrare, sempre nei raggi, piccole tracheidi radiali. Complessivamente *Pseudotsuga menziesii* possiede un parenchima assiale assai scarso.

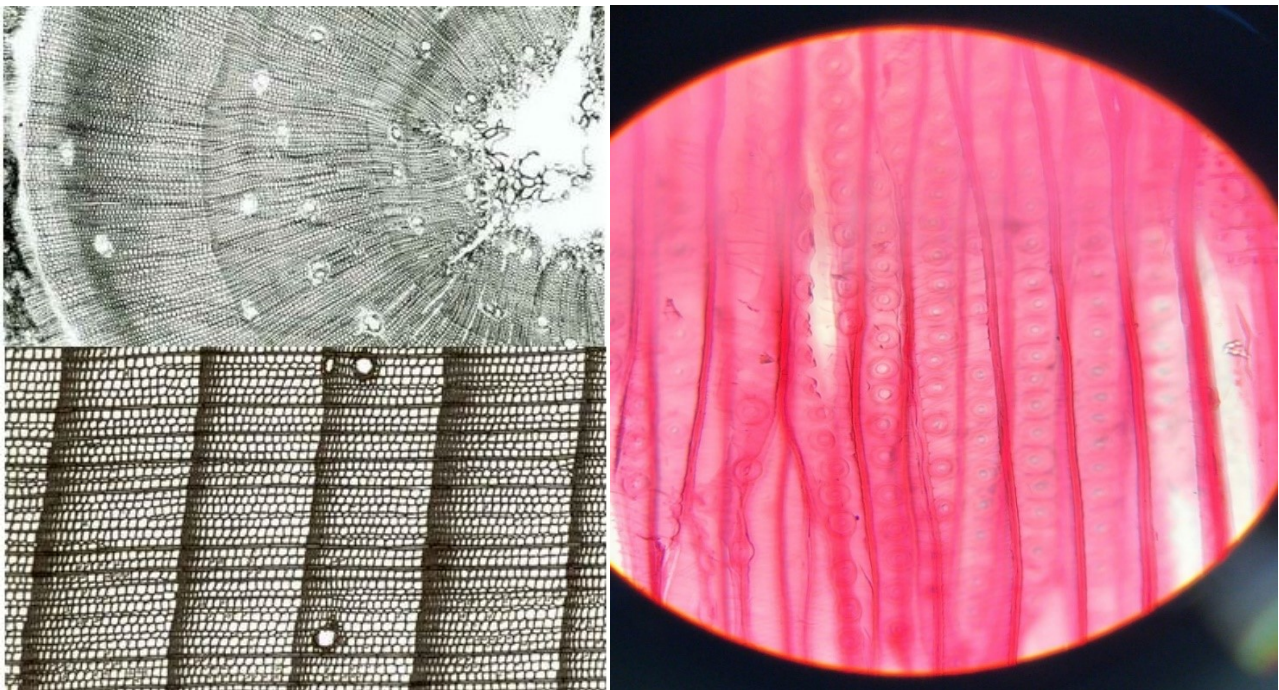


Figura 36: Sezioni al microscopio ottico e tracheidi spiralate di *Pseudotsuga menziesii*. Foto di woodanatomy.ch (sinistra) e Villa Jona (destra).

La Douglasia ha un pH naturale fortemente acido, una durabilità di classe 3/4 ai funghi e impregnabilità di albarno e durame sempre di classe 4 secondo la norma UNI EN 350/2 modificata. La zona primaticcia dell'anello è molto tenera, mentre la resistenza complessiva del legno è simile a quella dell'Abete rosso e la durezza a quella del Larice. Necessita in generale di una lunga stagionatura prima di essere lavorata e può essere soggetta ad azzurrimento e attacchi di insetti se conservata non trattata allo stato fresco o in ambienti umidi. Le tavole risultano poco predisposte al ritiro e alla deformazione ma lievemente a spaccature e fessurazioni durante l'essiccamento, procedura facile ma più lenta rispetto ad altre conifere. I segati prodotti in Europa, pur essendo molto pregiati, sono tipicamente più colorati, meno densi (cosa che può portare anche ad un aumento di scheggiature e fenditure, specie tra le zone anulari primaverili e autunnali), più difficili da lavorare e ricchi di nodi (solitamente più grossi) di quelli americani. Queste caratteristiche derivano soprattutto

dalla diversa crescita e gestione dei rimboschimenti, spesso giovani, di rapido sviluppo e con elevato numero di piante ad ettaro. Per tali motivi la resistenza e la tessitura del toppe finale possono variare notevolmente, risultando doverosa un'attenta scelta selettiva prima dell'impiego finale. In generale *Pseudotsuga menziesii* si presta sia ad usi per interno che per esterno (solo massello), principalmente per costruzioni (strutture portanti, travature), falegnameria (tavolame, piallato, tranciato, sfogliato, elementi per infissi), finiture, traverse ferroviarie (previa impregnazione con trattanti appositi), puntoni da miniera, pali di varie dimensioni, imballaggi vari e anche per cellulosa. Si incolla bene, così come può venire facilmente verniciata e inchiodata, anche se tende a scheggiare con la ferramenta; si lucida inoltre agevolmente. Nell'utilizzo sommerso, se non trattata, si degrada facilmente, mentre il pH acido può essere un problema con gli oggetti metallici. È un buon combustibile, nonostante sia un legno resinoso, ed è dotato di elevato potere calorifico anche se emette fumo. Il legno di Douglasia risulta tra i migliori per l'impiego in dendrocronologia grazie al netto contrasto cromatico tra legno primaticcio e tardivo, all'ampissima distribuzione della specie sul continente americano e ad una buona resistenza alla degradazione all'aperto. Attualmente è la conifera più raccolta e utilizzata negli Stati Uniti e in Canada, con forti esportazioni nei paesi dell'Asia orientale: circa il 75% del legno grezzo estero del Giappone è proprio Abete di Douglas, chiamato gergalmente "Beimatsu" (Forestry and Forest Products Research Institute, 2020), mentre in Europa il materiale proveniente da oltreoceano ha subito un drastico calo a causa dell'elevato prezzo e del cambio di gusto dei consumatori. In Francia e in alcune parti confinanti del Nord Italia il Douglas prodotto in loco, decisamente più a buon mercato, sta sostituendo il Larice negli usi tradizionali (*Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della douglasia - 2017*).

6. La selvicoltura della Douglasia

Fin dalla sua scoperta lungo le coste canadesi nella seconda metà del 1800, l'Abete di Douglas è diventato una delle specie forestali produttive più importanti al mondo, grazie soprattutto alle caratteristiche del legno, all'elevata statura media raggiunta, alla rapida crescita e alla buona resistenza verso le principali patologie.

La sola varietà d'interesse internazionale è *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (**Fig. 37**), a causa dei problemi fitosanitari e del basso tasso di sviluppo della Douglasia glauca.



Figura 37: Rimboschimento di Douglasia correttamente gestito ormai giunto a fine turno. Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi. Foto di Villa Jona.

A partire dagli ultimi 200 anni la *var. menziesii* ha sofferto e beneficiato massicciamente delle attività dell'uomo. L'insediamento degli europei nel continente americano ha ridotto l'area boschiva totale, tuttavia il pregevole legname ottenibile da questa conifera ne ha fatto la protagonista assoluta di un'ampia selvicoltura che ha interrotto in molte aree la naturale successione verso un bosco misto di *Tsuga heterophylla*, ponendo condizioni che tendono a perpetuare la foresta di *Pseudotsuga* (Franklin e Hemstrom 1981). Si può affermare dunque che la moderna pratica selvicolturale sia nata proprio qui, dove si è saputo coniugare nel corso del tempo tecnologia e nuovi concetti con i metodi e le conoscenze tradizionali dell'epoca. Grandi tagli a raso con rinnovazione postuma artificiale e il lascito di piccole patch di alberi (*retention cutting*, **Fig. 38**) per il contenimento dell'erosione e il mantenimento dei livelli ecologici di copertura minimi sono di gran lunga la principale tipologia d'intervento adottata oggi nei territori americani classificati come sfruttabili economicamente (Franklin et al, 1997). Grazie alla sua particolare orografia, la Catena delle Cascate proietta una pesante ombra pluviometrica sulla vegetazione, così da favorire lo sviluppo di ecotipi adattati ad un clima più umido e mite (quelli del versante ovest) o più secco e freddo (quelli della parte orientale più interna); tutto questo unito alle caratteristiche precedentemente elencate ha permesso l'affermarsi della Douglasia come albero da rimboschimento in quasi tutte le nazioni temperate del mondo. Le migliori provenienze globali ad uso produttivo si hanno nel Pacific Northwest e secondariamente

nelle zone interne della British Columbia canadese e dell'Idaho (Silen, 1978): nel clima europeo orientale e settentrionale i semi più adatti alle condizioni locali sono risultati quelli della Columbia Britannica sudoccidentale, Washington occidentale e settentrionale, nonché dell'Oregon (Jahn 1955, Rohmeder 1956), mentre nell'Europa ad influenza atlantica le piantine migliori sono quelle dell'Isola di Vancouver e Washington occidentale. In Italia e negli stati meridionali le sementi di Oregon e California settentrionale hanno saputo dare i risultati più promettenti (Schober 1963), così come in Nuova Zelanda (Wilcox 1974) i semi della cintura nebbiosa costiera della California e dell'Oregon meridionale (fascia di pertinenza della *Sequoia sempervirens*) sono risultati quelli di maggior successo, anche se i futuri cambiamenti climatici potrebbero portare alla necessità di nuovi studi di valutazione in varie parti del mondo. Oggi viene utilizzata, solo per il mercato interno americano, anche il legno della varietà *glauca*, commercializzata assieme a *Larix occidentalis*, mentre la varietà costiera viene solitamente venduta in purezza. Negli Stati Uniti orientali, dove la Douglasia verde più sensibile al gelo viene uccisa in inverno, sono utilizzate per i rimboschimenti le migliori provenienze interne del New Mexico e dell'Arizona. La specie nel suo complesso fornisce all'industria più tronchi di qualsiasi altro albero nordamericano e rappresenta circa 1/5 delle riserve di "softwood" degli USA.



Figura 38: Taglio a raso con rinnovazione artificiale posticipata in Oregon. Credit dell'immagine:

oregonforests.org

A partire dal secolo scorso per i forestali europei il concetto di conifera era uguale ad un ideale di “bello, fustaia e pregio”, mentre latifolia equivaleva a “legna da ardere, ceduo e bieco”. Il paese che storicamente ha investito di più nella produzione di legname di Douglasia e che risulta essere anche quello con la maggior superficie occupata da questa specie è la Francia, seguita da Germania e Regno Unito (**Tab. 1**). Proprio nel paese transalpino si è avuto un notevole impulso alla selvicoltura, in quanto *Pseudotsuga menziesii* è stata usata per rimpiazzare l’uso materiale del castagno (*Castanea sativa*) decimato dalla malattia fungina del cancro corticale. In Germania l’Abete di Douglas copre attualmente il 7% della superficie boschiva federale, con trend in aumento: i selvicoltori tedeschi lo stanno usando, tra gli altri, come “specie cuscinetto” di riserva in previsione dei possibili futuri cambiamenti climatici che possano arrecare danno all’Abete rosso e bianco (Pividori M., 2020 - comunicazione personale).

Stato	Superficie in ha (anno di stima)
Francia	420 000 (2012)
Germania	152 000 (1980)
Regno Unito	47 000 (1985)
Spagna	30 000 (1993)
Belgio	18 000 (1994)
Olanda	16 161 (1990)
Italia	20 000 (2000)

Tabella 1: Rimboschimenti di Douglasia all’interno dei principali paesi europei (da La Marca O. et Pozzi D., 2016, modificato da Villa Jona).

In Europa la Douglasia non ha grandi antagonisti naturali e spesso i principali patogeni sono stati anch’essi introdotti dal Nord America. Tra le cause maggiori di danno biologico troviamo funghi ed insetti, che possono impattare soprattutto su popolamenti puri e non sottoposti a regolari diradamenti. I maggiori agenti di carie fungina sono *Heterobasidion annosum*, *Polyporus schwenitzii* e *Armillaria mellea*, mentre i due più comuni miceti degli aghi sono *Rhabdocline pseudotsugae* (il più importante e pericoloso) e *Phaeocryptopus gaumannii*. Gli insetti più temuti sono rispettivamente *Hylobius abietis* e l’afide *Gilletteella coweni* (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). Altri eventi che possono sfavorire un corretto accrescimento sono le gelate (sia tardive che precoci), il vento forte e persistente che inaridisce il terreno e provoca stress alle piante, la neve bagnata in forti carichi e la galaverna, così come le tempeste di ghiaccio. Anche la prolungata siccità, il ristagno idrico, i colpi di

calore primaverili e gli sbalzi termici repentini (che spesso causano arrossamenti della chioma, soprattutto quando la pianta sovrasta la vegetazione sottostante o viene piantata in vallecole e forre) rivestono una notevole importanza. La rinnovazione non risulta molto appetita dalla fauna ungulata (Gellini, 1996; Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982) e per questo motivo può risultare avvantaggiata in particolar modo quando coesiste con l'Abete bianco.

Osservando la mappa della distribuzione europea dei rimboschimenti di Douglasia è possibile notare come questi siano presenti per la stragrande maggioranza nelle aree a clima continentale-oceanico ed atlantico (**Fig. 39**):

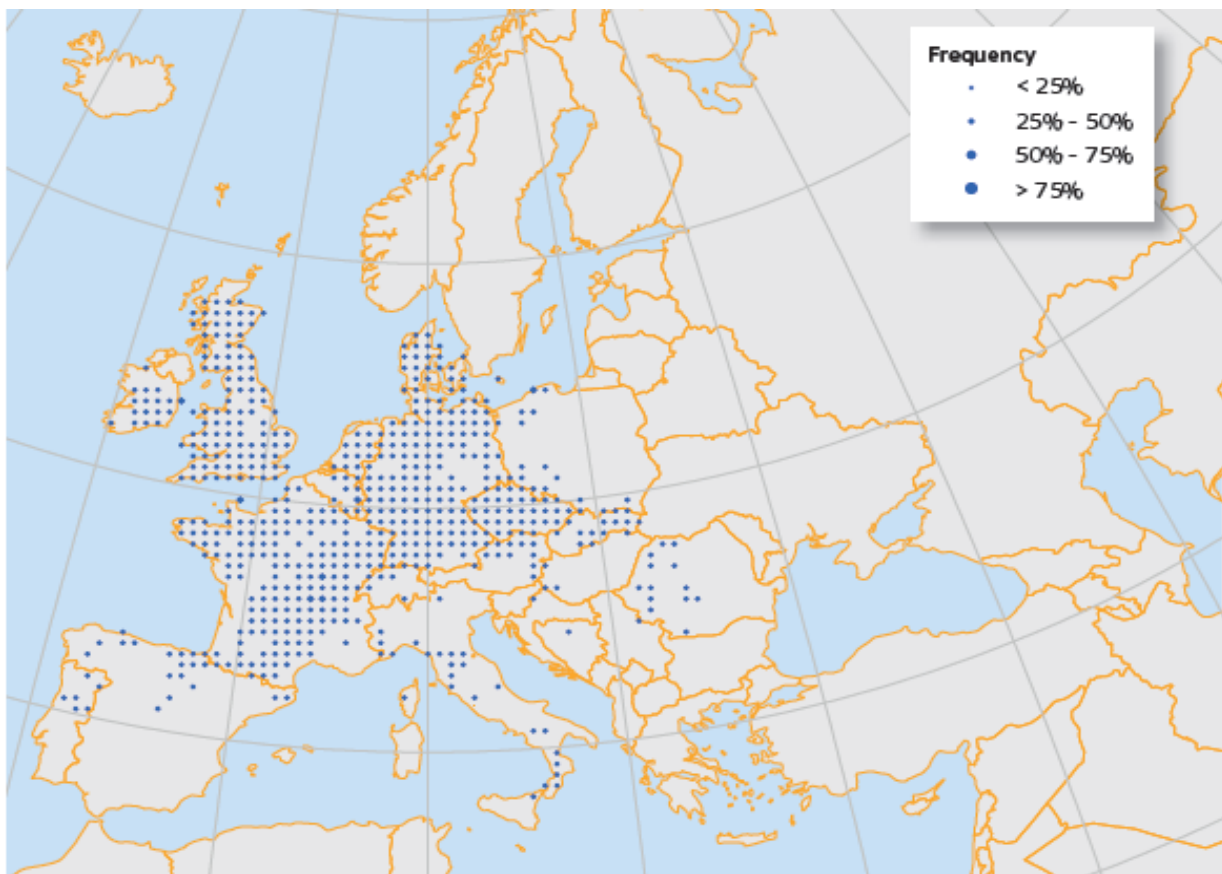


Figura 39: Distribuzione europea dei rimboschimenti di Douglasia presenti negli inventari forestali nazionali. Da European Atlas of Forest Tree Species, 2016.

ciò rispecchia fedelmente le tipiche condizioni degli areali d'origine nordamericani, in quanto la specie appartiene alla classe delle conifere temperate e non a quelle boreali. La carta sinottica delle temperature e delle precipitazioni conferma appieno queste pregiudiziali (**Fig. 40**).

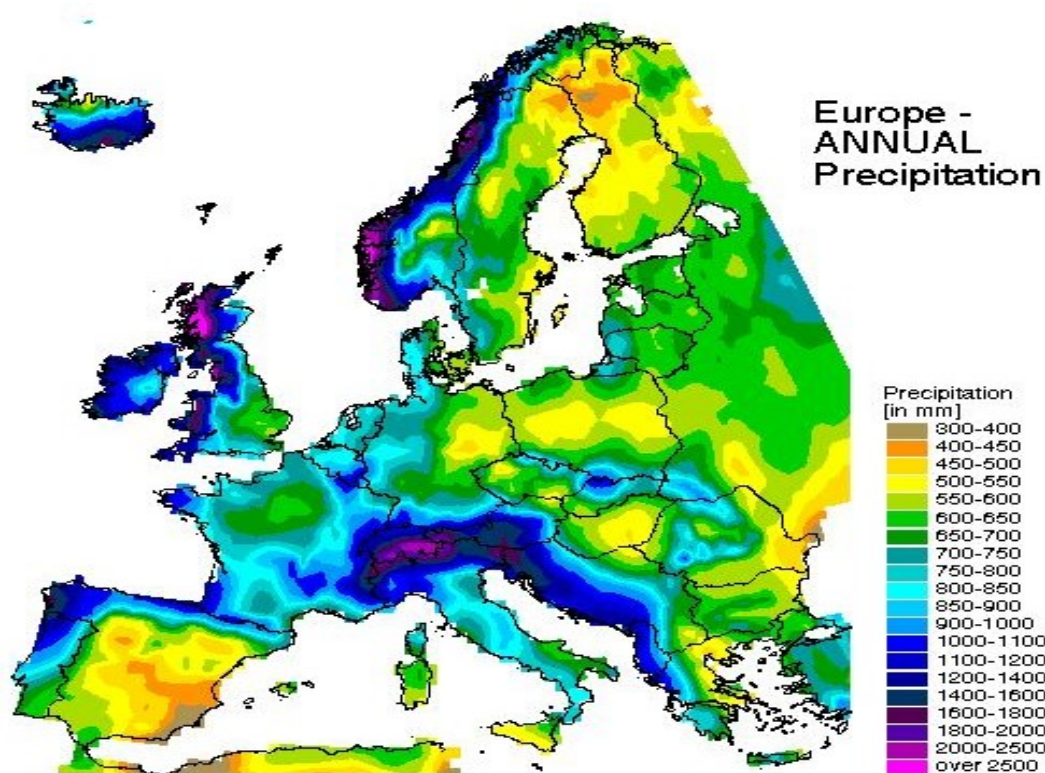
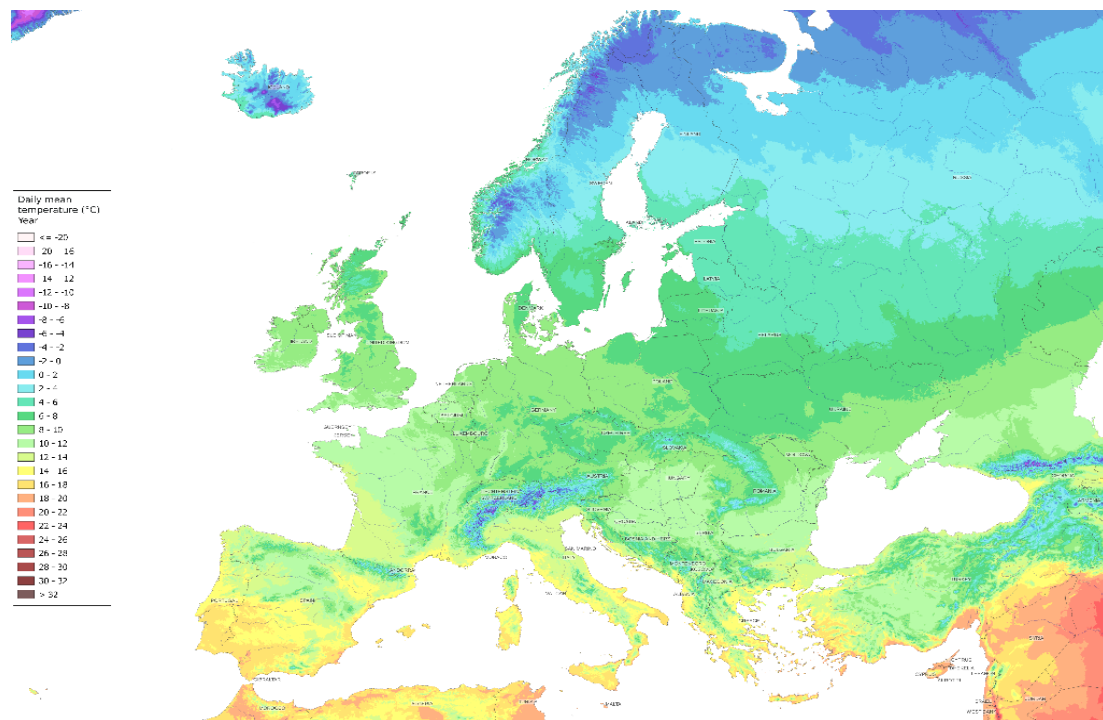


Figura 40: Mappa delle temperature (in alto) e precipitazioni medie in Europa. La Douglasia segue chiaramente una tendenza a sviluppare al meglio in climi piovosi e non troppo freddi e/o continentali. Credit delle immagini: European Forest Fire Information System (EFFIS).

Per quanto riguarda l'Italia il primo studioso ad aver introdotto e sperimentato su larga scala questa conifera fu il professor Aldo Pavari (1916), che nei primi anni del '900 ne colse subito le doti di

rusticità e rapido accrescimento, nonché il grande pregio di non fuoriuscire indiscriminatamente dagli impianti (invasività nulla). Le stime quantitative nazionali non sono ben chiare: secondo l'IFN (Inventario Forestale Nazionale) le superfici occupate da boschi di Douglasia erano 10000 ettari nel 1985, mentre secondo indagini più recenti e accurate (2000) risulterebbe presente su circa 20000 ettari, di cui 7500 solo in Toscana (La Marca e Pozzi, 2017). Oggigiorno le formazioni artificiali a prevalenza di *Pseudotsuga menziesii* sono presenti soprattutto in ambito appenninico e prealpino (**Fig. 41**), in particolar modo in Toscana, Emilia-Romagna, Piemonte, Liguria, Umbria, Abruzzo, Molise, Friuli-Venezia Giulia e Calabria. La specie venne impiegata, con un'importanza minore, anche in Lombardia, Trentino Alto-Adige, Veneto, Umbria, Marche, Lazio, Campania, Basilicata, Sicilia e persino in piccolissimi nuclei sperimentali d'alta quota in Sardegna (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). I popolamenti migliori e più estesi si trovano nel Casentino e Pratomagno (AR), in Appennino tosco-romagnolo e tosco-emiliano, sul Monte Amiata (SI), nella Catena Costiera calabrese e nell'Appennino calabro. Proprio in Appennino ha trovato le condizioni edafiche migliori, per via del clima temperato e umido. Sulle Alpi la Douglasia fatica a competere con le conifere autoctone (Abete rosso), ed oggi i pochi popolamenti rimasti hanno caratteristiche scadenti.



Figura 41: Localizzazione odierna dei rimboschimenti di Douglasia in Italia. Ricostruzione effettuata da Villa Jona in Google Earth sulla base dei dati disponibili in letteratura da Pavari et al. (1941), Ciancio, Mercurio, Nocentini (1981/1982) e ricerche personali in foresta nel corso degli ultimi 5 anni.

Per *Pseudotsuga menziesii* esistono boschi da seme nazionali certificati, i migliori dei quali si trovano in Toscana, mentre le provenienze americane meglio adattabili alle condizioni italiane sono risultate essere quelle statunitensi della Catena Costiera di Oregon, Washington e delle montagne della California settentrionale, a conferma di quanto già riportato in precedenza (Pavari, 1958 abc). Questa specie si presta ottimamente a tutte le principali operazioni vivaistiche, avendo buone caratteristiche di germinabilità, semina, attecchimento e resistenza al trasporto; facile è anche la raccolta e la conservazione dei coni, così come il loro trattamento e manipolazione.

A livello selvicolturale l'Abete di Douglas è stato tipicamente impiantato in purezza, con la formazione di vere e proprie foreste artificiali di notevole estensione in Francia e Germania (Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia, 2017), mentre lungo l'Appennino è stato solitamente impiegato a piccoli gruppi puri omogenei per la copertura di soprassuoli abbandonati (prati, pascoli, campi) o inserito nel territorio a scopo connettivo atto a ripristinare la continuità del manto forestale nelle zone delle faggete e dei castagneti (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). La forma di allevamento italiana prevede nella quasi totalità dei casi un impianto ad alta densità a cui si susseguono nel corso del tempo periodici diradamenti (sia dal basso che dall'alto) con l'obiettivo di uniformare il tasso di crescita e lo sviluppo dei fusti: questi non sono necessariamente fatti ad un turno prestabilito, ma l'età di esecuzione può adattarsi alla fertilità del sito d'impianto e al conseguente accrescimento (**Fig. 42**).



Figura 42: Rimboschimento di Douglasia di fertilità ottima a fine turno correttamente gestito e diradato. Le latifoglie in ingresso sono indice di dinamismi in atto. Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi. Foto di Villa Jona.

I diradamenti hanno lo scopo di creare un equilibrio tra il mantenimento di un rapido incremento legnoso e la qualità degli assortimenti ottenuti, facendo attenzione in particolar modo alla scarsa autopotatura della Douglasia (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). I primi interventi applicati in età giovanile hanno lo scopo di regolare la densità e il rapporto competitivo fra i soggetti, favorendo al contempo uno sviluppo regolare degli anelli (Gellini, 1996). Successivamente questi seguono scadenze e prescrizioni secondo le normative di riferimento regionali e le caratteristiche produttive del posto (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). E' doveroso segnalare che in Italia, comunque, una delle problematiche più frequentemente riscontrate nei rimboschimenti di questa conifera è la mancanza pressoché totale di gestione, che lasciando in loco un numero di piante ad ettaro troppo elevato e soggetti dominati determina un decadimento qualitativo, estetico, ambientale ed anche economico notevole, con la presenza di una copertura costituita da esemplari deboli, a chioma alta, spesso in precarie condizioni di salute e con un'evidente alterazione del sottobosco (**Fig. 43**).



Figura 43: Popolamento di Douglasia arrivato ad oltre la metà del turno e non correttamente gestito. La mancanza di periodici diradamenti ha comportato un'elevata densità a scapito della forma e delle specie nemorali del sottobosco. Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi, Toscana. Foto di Villa Jona.

Un altro degli aspetti deficitari più significativi nella gestione nazionale odierna e passata, assai scarsa anche in questo caso, è quello relativo al potenziale naturale di rinnovazione e sostituzione spontanea del soprassuolo post utilizzazione, come avviene invece in Europa centrale ormai da tempo (Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia, 2017). Nei boschi di Douglasia francesi è infatti notevole il risparmio monetario che si ottiene rispetto al reimpianto artificiale con materiale da vivaio attuando trattamenti selvicolturali che favoriscono la disseminazione e l'affermazione spontanea del novellame: i tagli successivi, effettuati in quasi tutte le loro forme e varianti (a buche, a strisce, per gruppi ecc.), e di sementazione garantiscono di ricorrere solo in minima parte alla piantumazione postuma. Nel contempo la nascita di nuovi individui genotipicamente selezionati e adattati per via naturale alle condizioni locali europee apporta numerosi vantaggi sia ecologici che economici (Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia, 2017).

I turni produttivi della Douglasia nei nostri ambienti sono determinati per legge secondo i regolamenti forestali (bisogna raggiungere comunque le 350-400 piante ad ettaro a 90-120 anni), anche se non è raro incontrare sparsi lungo l'appennino rimboschimenti effettuati nel primo dopoguerra ormai giunti a fine ciclo o addirittura oltre (Pavari e De Philippis, 1941). Circa le potenzialità produttive attuali di *Pseudotsuga*, sarebbe già da oggi possibile ottenere un'importante quantitativo di legname da opera dalle fustaie arrivate a maturità (Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia, 2017) (**Fig. 44**), e per quanto riguarda il futuro le condizioni di alcune aree appenniniche più vocate non sono così dissimili da quelle francesi, come dimostrano i numerosi esempi di rinnovazione spontanea lungo i margini e addirittura anche all'interno di cedui attigui (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982; Atti del convegno Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia, 2017; osservazioni personali).

Considerando ritmi di crescita longitudinale di 80-120 cm all'anno, altezze di 35-40 m raggiungibili in 50 anni (riscontrabili anche in Italia) e tenendo conto che la sperimentazione selvicolturale internazionale di quasi tutte le altre conifere consociate naturalmente con la Douglasia non ha avuto successo, è ipotizzabile che le condizioni ecologiche del luogo d'origine diano solo una prima indicazione sulle reali esigenze biologiche della specie. Il successo di un'introduzione dipende molto infatti dalla "plasticità" genomica e in particolare dalla variabilità genetica individuale che permette di potersi adattare con successo a nuovi ambienti e a nuove condizioni (Ducci et al., 2016).



Figura 44: Tronchi di Douglasia pronti all'invio in segheria (Casentino). Foto di Villa Jona.

L'interesse europeo nella Douglasia per i rimboschimenti e l'arboricoltura deriva dalla rapidità di sviluppo dovuta ad un periodo vegetativo più lungo rispetto agli alberi autoctoni e dall'elevata produzione legnosa. La crescita e l'incremento di massa si prolungano infatti per parecchi decenni (anche oltre i 70 anni) e a parità di condizioni il secondo parametro può essere doppio rispetto all'Abete rosso (*Picea abies*) nelle zone più vocate. Per tale motivo questa conifera viene solitamente impiantata in purezza o in gruppi omogenei (Gellini, 1996). In Nord America le foreste di *Pseudotsuga* delle zone costiere hanno quantitativi di biomassa superiori alle formazioni tropicali amazzoniche (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982), a conferma della spiccata vocazione produttiva di questa gimnosperma. Non è raro il raggiungimento di oltre 2000 mc/ha di legname ottenuti da individui di circa 80 m di altezza per 1 m di diametro ubicati in foreste vetuste (*old-growth forests*). In Italia secondo misurazioni effettuate in Appennino (**Tab. 2**) possono risultare valori superiori ai 1000 mc/ha a 60 anni negli impianti situati in aree ottimali, con un incremento medio annuo ad ettaro di circa 20 mc, un'altezza dominante di 40 m e un diametro tipico di 43 cm (a Vallombrosa (FI)), confermando tra gli altri che un allungamento temporale del turno favorisce un miglioramento delle caratteristiche xilologiche (Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982). I rimboschimenti europei, se gestiti allo scopo tramite alta densità e turni brevi, possono dare volumi di biomassa (soprattutto cellulosa) ad ettaro più elevati delle foreste americane, sacrificando però la qualità generale del legname ottenuto.

	Età (anni)	Area basimetrica (mq/ha)	Volume medio (mc/ha)	Altezza media (m)	Incremento medio (mc/ha/anno)
Valori medi	49,68	53,57	674,56	30,33 m	13,61
Valori massimi	67	75,36	1054	41,40 m	21,1
Valori minimi	32	27,50	211	15,60 m	4,7

Tabella 2: Caratteri dendroauxometrici medi della Douglasia in Italia (ricalcolati da Ciancio, Mercurio, Nocentini, 1981/1982).

6.1: Il fallimento nel contesto italiano

E' doveroso riportare che tutti questi ottimi risultati in bosco sono stati però ottenuti nel contesto italiano solamente in pochissimi popolamenti localizzati, in particolar modo in quelli delle Foreste Casentinesi e di Vallombrosa (Toscana), dove ancora oggi vi è una produzione modesta ma insignificante se rapportata all'intero panorama nazionale. Sulle Alpi, dove l'industria forestale è maggiormente sviluppata, non esistono condizioni ecologiche idonee, come già rilevato a suo tempo dalle prime sperimentazioni effettuate da Pavari (1958 abc), e nel nostro paese complessivamente la Douglasia non ha avuto molto successo. Uno dei principali motivi è stato l'averla inizialmente impiegata troppo diffusamente in stazioni non idonee, come il suo inserimento in una fascia altitudinale eccessivamente ampia che variava dai querceti collinari (bassi e caldi) alle peccete alpine (fredde e continentali). Nelle Alpi in particolare la mancanza di precipitazioni ben distribuite durante tutto l'arco dell'anno, la siccità invernale da gelo e la presenza di substrati carbonatici nella parte orientale della catena montuosa ha determinato la non idoneità sostanziale all'impianto di questa specie. La carenza cronica di una filiera forestale appenninica ha poi accentuato ulteriormente le problematiche emerse, unite ad un'alta frammentazione geografica dei rimboschimenti e alla loro localizzazione in aree difficili da raggiungere o dal basso potenziale produttivo. Analizzando le mappe climatiche della penisola italiana (**Fig. 45**) e confrontandole con la tabella delle esigenze edafiche di *Pseudotsuga menziesii var. menziesii* (**Tab. 3**) è possibile notare come la mediterraneità del clima, intesa come stagionalità delle piogge, loro distribuzione e fenomeni di siccità rispetto a Francia e Germania sia ben più marcata. Questo determina il verificarsi di condizionalità oceaniche solo in alcune ristrette fasce montane dei rilievi peninsulari più interni, che unite ai fattori sopra citati hanno determinato di fatto il fallimento dell'impiego selvicolturale della Douglasia in Italia.

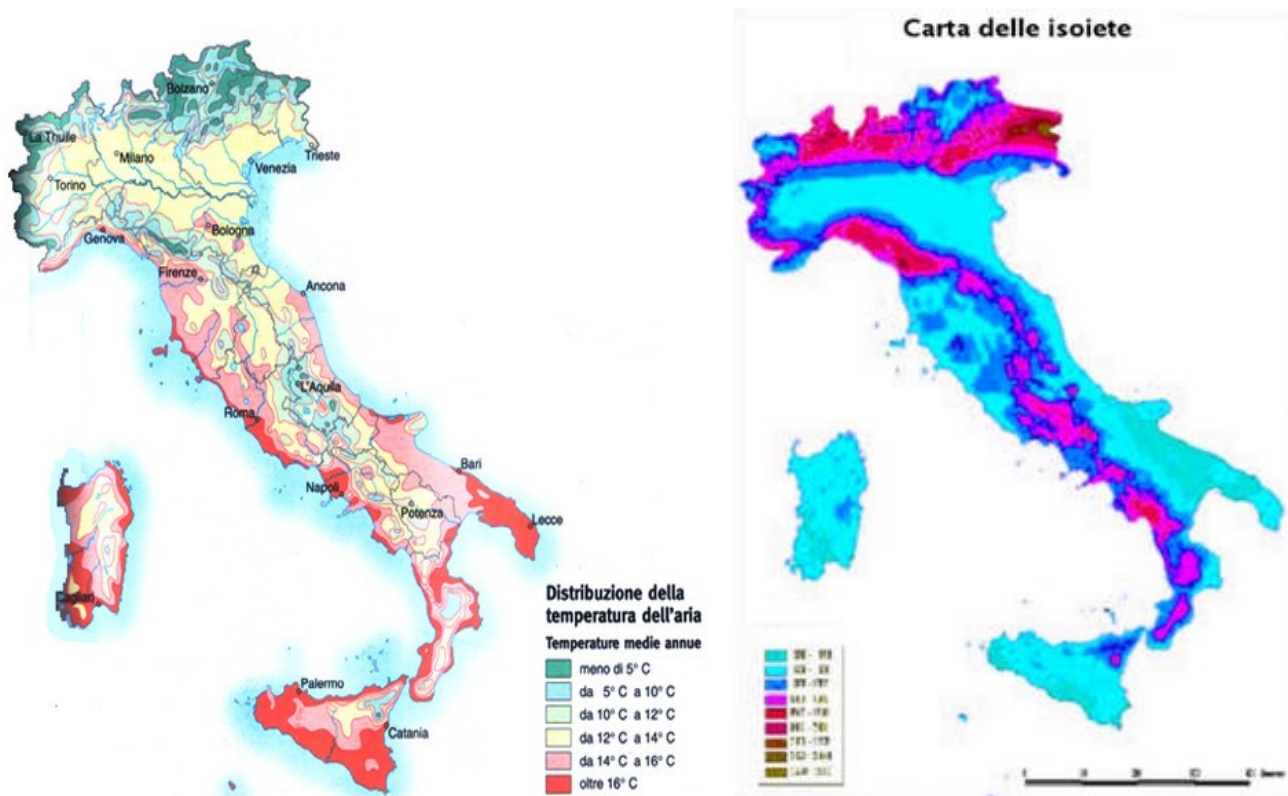


Figura 45: Mappa delle temperature e delle precipitazioni medie annuali in Italia. Credit delle immagini: ARPAE Emilia-Romagna.

Fattori edafo-climatici ottimali	Fonte	Douglasia
T °C media annua	Gellini, 1996	8-13°C
T °C media 4 mesi + freddi	Gellini, 1996	> -2 °C
Precipitazioni annuali (mm)	Gellini, 1996	> 1200 mm
Precipitazioni 4 mesi + caldi (mm)	Gellini, 1996	> 200 mm
Altitudine (m slm)	Gellini, 1996	600-1300 m
pH del suolo	Gellini, 1996	5-6

Tabella 3: Variabili edafo-climatiche e relativi valori di optimum ecologico per *Pseudotsuga menziesii*. Tali condizioni sono riscontrabili in Italia solamente in una ristretta fascia altitudinale degli Appennini.

Il clima appenninico italiano risulta infatti di stampo “oceanico”, mentre quello della controparte centro-europea e americana “iper-oceanico”, ossia senza l’influenza, seppur ridotta, del Mar Mediterraneo, che fa sentire i suoi effetti più marcati specialmente in estate con possibili eventi siccitosi prolungati e ondate di calore anomale. Infine, il recente cambio di mentalità nella comunità

scientifico, la scoperta del valore della biodiversità e dell'utilizzo, per quanto possibile, di specie indigene unito alle nuove politiche di finanziamento europee a favore della tutela e del ripristino ambientale hanno decretato definitivamente il tramonto dell'Abete di Douglas nel nostro paese, ponendosi in essere una lenta ma inesorabile scomparsa futura di queste formazioni esotiche nel corso di un lungo lasso di tempo.

7. Curiosità

Pseudotsuga menziesii var. *menziesii* è attualmente il secondo albero più alto al mondo dopo *Sequoia sempervirens*: l'esemplare da primato (denominato "Doerner fir") raggiunge i 100,5 m e si trova nella zona dell'East Fork Brummit Creek, in Oregon (USA); il più largo è invece il "Queets fir" (4,85 m di diametro), situato nella Queets River valley (Olympic National Park, Washington) (Gymnosperm Database, 2013). Secondo alcuni documenti dei primi del '900, però, ben due Douglasie record più alte di qualsiasi altro vegetale odierno sarebbero state rinvenute: la prima, di 127 m, venne abbattuta nella Lynn Valley a nord di Vancouver nel 1902, mentre la seconda, di dimensioni ancora maggiori (142 m), a Whatcom, Washington. L'età massima riportata per questa specie è di circa 1400 anni (Vancouver Island Big Trees, 2020) e numerose foreste primigenie sono oggi protette in diversi parchi nazionali americani.

Una Douglasia risulta essere anche l'albero più alto d'Italia: si trova nella particella n° 90 della Riserva di Vallombrosa, nel comune di Reggello (FI) dove è stata impiantata nel 1912. E' alta 62,45 metri, con una circonferenza del tronco di 3,31 metri. Venne scalata e misurata dal team SuperAlberi nel 2016. Altre curiosità riguardano l'olio essenziale estratto dagli aghi di questa conifera, considerato tra i più profumati e pregiati ottenibili da una gimnosperma, che ha proprietà balsamiche e trova utilizzo in erboristeria, mentre giovani piante di 4-7 anni e cimali di individui adulti provenienti dalle utilizzazioni sono largamente usati come alberi di Natale in Nord America. Infine *Pseudotsuga menziesii* è l'albero di stato dell'Oregon (USA).

8. Conclusioni

Questa tesi ha voluto ripercorrere la storia, la biologia, l'ecologia e la selvicoltura (in Nord America ed Europa) di una delle specie forestali più importanti al mondo e del suo genere di appartenenza, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, con un particolare focus alla situazione italiana odierna e passata. Dopo aver impostato una cronologia soddisfacente delle informazioni reperibili in letteratura e aver fatto luce sugli aspetti più complicati della sistematica, dell'evoluzione e dei ritrovamenti fossili che hanno permesso di capire l'origine e l'importanza svolta dai diversi taxa di Douglasia nelle foreste temperate del mondo, si è proceduto a contestualizzare e ad inquadrare analiticamente la

specie principe e le sue varietà, descrivendone caratteristiche, pregi e difetti da un punto di vista moderno e obiettivo che ha tenuto conto dell'ecologia intrinseca dell'albero e del fabbisogno umano di materia prima. Grazie ad una produzione relativamente rapida di legno dalle ottime qualità, questa conifera si è fatta largo tra gli innumerevoli alberi forestali e nell'arco di circa un secolo è divenuta l'esotica più importante d'Europa, tutt'ora primeggiante nelle nazioni centrali e occidentali del continente. Oggetto di ampie sperimentazioni e approfondimenti da parte di uno dei più illustri forestali italiani, il Professor Aldo Pavari, la Douglasia è diventata componente della moderna rinascita ambientale che a partire dal primo e secondo dopoguerra ha reso possibile l'incremento del tasso di copertura boschiva della nostra penisola dal 10% di fine 1800 al 40% di oggi. Mentre però i paesi dell'Europa atlantica, avvantaggiati anche da un territorio relativamente pianeggiante e di facile accesso, sviluppavano una filiera produttiva dal seme al tronco da sega sempre più avanzata ed efficiente, l'Italia non è riuscita a valorizzare al meglio le sue disponibilità e complice una situazione climatica non particolarmente favorevole che ha relegato i rimboschimenti di *Pseudotsuga* a determinate fasce altitudinali e pedologiche degli Appennini, si è manifestato il fallimento complessivo dell'impiego selvicolturale di questa specie che tanto aveva destato interesse, un secolo fa, a Pavari e al mondo accademico nazionale.

9. Bibliografia

- 1: Abrams, L. A. 1923. An illustrated flora of the Pacific states. Stanford University Press 1:64 pp.
- 2: Adams, R., Vargas-Hernandez, J.J., Elizondo, M.G., Hunter, G., Fairhill, T.A., Thornburg, D., & Callahan, F. (2012). Geographic variation in the leaf essential oils of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii*).
- 3: Allen, George S. and John N. Owens. 1972. The Life History of Douglas Fir. Ottawa, Canada. Canadian Forest Service.
- 4: Alvarez, AD. 1994. *Analisis historico-ecologico de los bosques de Pseudotsuga en Mexico*. Folieto Tecnico No. 24. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecurias, Centro de Investigacion Regional del Golfo Centro Campo Experimental el Palmar, Ver. Mexico.
- 5: Anabaufhigkeit und forstlicher Werth fur Europa im Allgemeinen und
Ascherson, P., and P. Graebner. 1913. Synopsis der mitteleuropischen Flora. Ed. 2, vol. 1. Wilhelm Engelmann, Leipzig. 629 + index; 98 pp..

- 6: Axeirod, D. I. 1966a. The Eocene Copper Basin flora of northeastern Nevada. University of California Publications in Geological Science 59: i-vi, 1-83 + 20 pls.
- 7: Axelrod, D. I. 1966b. The Pleistocene Soboba flora of southern California. University of California Publications in Geological Science 60:1-79 + 14 pls.
- 8: Axelrod, D. I. 1937. A Pliocene flora from the Mount Eden beds, southern California. Contributions Paleontology 111:125-183 + 6 pls. Carnegie Institution of Washington Publication 476, 1938.
- 9: Axelrod, D.I. 1950. Further studies of the Mount Eden flora, southern California. Contributions Paleontology III: 75-117. Carnegie Institution of Washington Publications.
- 10: Axelrod, D.I., and W.S. Ting. 1961. Early Pleistocene floras from the Chagoopa surface, Southern Sierra Nevada. University of California Publications 39(2):119- 194.
- 11: Baker, R. G. 1976. Late Quaternary vegetation history of the Yellowstone Lake Basin, Wyoming. U.S. Geological Survey Professional Paper 729-E. 48 pp.
- 12: Barbour, M. G. 1988. Californian upland forests and woodlands. P. 131-164 in Barbour, M.G. and W.D. Billings. *North American Terrestrial Vegetation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- 13: Bartlein, P.J., K.H. Anderson and P.M. Anderson. 1998. "Paleoclimate simulations for North America over the past 21,000 years." *Quaternary-Science-Reviews* 17(6-7): 549-585.
- 14: Beck, G. F. 1945. Ancient forest trees of the sagebrush area in central Washington. *Journal of Forestry* 43(5):334-338.
- 15: Becker, H. F. 1961. Oligocene plants from the upper Ruby River basin, southwestern Montana. *Geological Society of America Memoirs* 82:1-127.
- 16: Beissner, L. 1893. Neues auf dem Gebiet der Nadelholzkunde. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 2:18-29. [Ed. 2, 1909].
- 17: Booth, J. 1903. Die Einfuhrung a Uslandischer Holzarten in die preussischen Staatsforsten unter Bismarck und Anderes. Julius Springer, Berlin. 111 pp.
- 18: Burns, R.M. and B.H. Honkala. 1990. *Silvics of North America, Vol. 1, Conifers*. Washington DC: U.S.D.A. Forest Service Agriculture Handbook 654. [https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654_voll.pdf], last accessed 2020.01.20.
- 19: Carrière, E.A. 1867. *Traité Général des Conifères*, Ed. 2, Publ. by author. Paris.

- 20: Ching, Kim K. 1959. Hybridization between Douglas-fir and bigcone Douglas-fir. *Forest Science*. 5(3): 246-254.
- 21: Ciancio O., Mercurio R.; Nocentini S., 1981-1982. Le specie forestali esotiche nella selvicoltura italiana, *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura*, Voll. XII-XIII, Arezzo. Pagine 326-491.
- 22: Critchfield, W. B., and G. L. Allenbaugh. 1969. The distribution of Pinaceae in and near northern Nevada. *Madroño* 20(1):12-26.
- 23: Dallimore, William, Albert Bruce Jackson, and S.G. Harrison. 1967. *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*, 4th ed. New York: St. Martin's Press. Xix, 729 pp.
- 24: Ducci, Fulvio & Proietti, Roberta & De Rogatis, Anna & Monteverdi, Maria Cristina & Germani, Andrea & Bresciani, Alfredo & Teani, Angela & Lauteri, Marco & De Dato, Giovanbattista & Cutino, Ilaria. (2016). Gestione delle risorse genetiche della Douglasia in Italia in relazione agli scenari dei cambiamenti globali. *Quaderni - «I Georgofili. Atti della Accademia dei Georgofili»*. Vol. 12 (191° dall'inizio). 137 -157.
- 25: El-Kassaby, Y. A., A. M. Colangeli, and O. Sziklai, 1983. A numerical analysis of karyotypes in the genus *Pseudotsuga*. *Can. J. Bot.* 61: 536-544.
- 26: Flirstenberg, M. v. 1923. Die EinfUhrung einer winterharten Form der Douglastanne in Deutschland. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 33:79-90.
- 27: Flora of China – ‘eFloras (2008). Published on the Internet [<http://www.efloras.org>] (accessed 22 February 2008) Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO & Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.
- 28: Florin, R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani* 20(4):121–312.
- 29: Flous, F. 1934a Deux especes nouvelles de *Pseudotsuga* amricains. *Bulletin de Socit d'Histoire Naturelle de Toulouse* 66:211-224. [Also in: *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*, Tome I, vol. 2, art. 2, 14 p., 1934.]
- 30: Flous, F. 1934b. Diagnoses d'espèces et varits nouvelles de *Pseudotsuga* arnéricairts. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*, Tome I, vol. 2, art. 6, 18 pp.
- 31: Flous, F. 1937. Révision du genre *Pseudotsuga*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 71: 33-164.
- 32: Fowells, H. A. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook No. 271. 762 pp.

- 33: Franco, João do Amaral: “On the nomenclature of the Douglas fir”; (Sociedade Astória), ed. 1953.
- 34: Franklin, J.F., Berg, D.R., Thornburgh, D.A. & Tappeiner, J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: Variable retention harvest systems. In textbook: Creating a Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management. (eds K.A. Kohn & J.F. Franklin), pp. 111. Island Press, Washington, D.C.
- 35: Franklin, Jerry & Hemstrom, Miles. (1981). Aspects of Succession in the Coniferous Forests of the Pacific Northwest. 10.1007/978-1-4612-5950-3_14.
- 36: Frothingham, E. H. 1909. Douglas-fir (*Pseudotsuga taxifolia* (Lam.) Britton): A study of the Rocky Mountain and Pacific Coast forms. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Circular 150, 38 p. [Translated into German and published as: Die Douglasfichte, ihre Kustenform und Gebirgsform. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 18:69-95 (1909)].
- 37: Furstenberg, M. v. 1904. Dendrologische Studien im westlichen Kanada (British-Columbia). Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 13: 25-4 1.
- 38: Galoux, A. 1956. Le sapin de Douglas et la phytogéographie. Travaux du Station de Recherches de Groenendaal (serie B) No. 20. 131 pp. Duchaufour, P. 1941. Notes sur la forêt canadienne. Annales de L'Ecole Nationale des Eaux et Forêts, Nancy, 8(1):1-78.
- 39: Gavin, Daniel & Dobrowski, Solomon & Hampe, Arndt & Hu, FS & Rodriguez-Sanchez, F. (2012). Climate Refugia: Joint Inference from Fossils, Genetics and Models. PAGES news. 20. 105-105. 10.22498/pages.20.2.105.
- 40: Gellini R., Grossoni P., 1996. - Botanica Forestale, I Gimnosperme, CEDAM, Padova. pp 93-105.
- 41: Gernandt, D. S. and A. Liston. 1999. Internal transcribed spacer region evolution in *Larix* and *Pseudotsuga* (Pinaceae). Amer. J. Bot. 86:711-723.
- 42: Gothan, W., and H. Weyland. 1954. Lehrbuch der Palaeobotanik. Akademie-Verlag, Berlin. 535 pp.
- 43: Govaerts R. (2020). “*World Checklist of Selected Plant Families*”. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; [<http://wmsp.science.kew.org/>] Retrieved 4 May 2020.
- 44: Gugger PF, Sugita S, Cavender-Bares J. Phylogeography of Douglas-fir based on mitochondrial and chloroplast DNA sequences: testing hypotheses from the fossil record. Mol Ecol. 2010

- May;19(9):1877-97. doi:[10.1111/j.1365-294X.2010.04622.x.]; Epub 2010 Mar 30. PMID: 20374486.
- 45: Hermann, R.K. 1985. The genus *Pseudotsuga*: Ancestral history and past distribution. Forest Research Laboratory. Oregon State University, Corvallis. 32 pp.
- 46: Hermann, RK. 1982. *The genus Pseudotsuga: Historical Records and Nomenclature*. Special publication 2a. Forestry Research Laboratory, School of Forestry, Oregon State University, Corvallis.
- 47: Hermann, Richard K. and Denis P. Lavender. (1999). - *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. [Online]. Available: [www.willow.ncfes.umn.edu/silvics_manual/Volume_1/pseudotsuga/menziesii.htm] (October 12, 2000).
- 48: Hopkins, D. M., and D. C. Benninghoff. 1953. Evidence of a very warm Pleistocene interglacial interval on Seward Peninsula, Alaska. *Geological Society of America Bulletin* 64(12, part 2):1435-1436.
- 49: Howard, Janet L. (1992). "[Pseudotsuga macrocarpa](#)". Fire Effects Information System (FEIS). US Department of Agriculture (USDA), Forest Service (USFS), Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory – via [<https://www.feis-crs.org/feis/>].
- 50: Isaac, L. A., and Dimock, E. J. 1958. Silvical characteristics of Douglas-fir var. *menziesii*. U.S. Forest Serv. Pacific NW. Forest & Range Exp. Sta. Silvical Ser. 9, 18 pp.
- 51: Ives, J. C. 1861. Report on the Colorado river of the West. Explored in 1857-1858. Corps Topogr. Eng., 36th Congr., 1st Sess. Pt. 4, pp. 28.
- 52: Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford, D.E., and Ohba H. (eds.). 1995. *Flora of Japan, Volume 1. Pteridophyta and Gymnospermae*. Tokyo, Japan: Kodansha. pp. xv and 263-288.
- 53: Jager, H., and H. Beissner. 1884. *Die Ziergehdhlze der Grten und Parkanlagen*. B. F. Voigt, Weimar. 629 pp.
- 54: Jahn, Giesla. 1955. Comparison of German and American Douglas-fir provenance trials. (In German.) *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 126(4) :68 -76.
- 55: Jepson, W. L. 1910. *The silva of California*. *Memoirs of the University of California*. Univ. Calif. Press 2:117-118.
- 56: Karel Snajberk, Eugene Zavarin, Mono and sesqui-terpenoid differentiation of *Pseudotsuga* of the United States and Canada, *Biochemical Systematics and Ecology*, Volume 4, Issue 3, 1976, Pages 159-163, ISSN 0305-1978 [[https://doi.org/10.1016/0305-1978\(76\)90030-2](https://doi.org/10.1016/0305-1978(76)90030-2)].

- 57: Kauffmann, M., J. Ratchford, J. Evens, K. Lindke, J. Barnes. 2017. Angeles National Forest: Bigcone Douglas-fir Mapping and Monitoring Report. Unpublished report. California Native Plant Society Vegetation Program, Sacramento, CA.
- 58: Kent, A. H. 1900. Veitch's Manual of the Coniferae, containing a general review of the order, a synopsis of the species cultivated in Great Britain, their botanical history, economic properties, place and use in arboriculture etc. New eni. ed. Veitch & Sons, Chelsea. 562 pp.
- 59: Kräusel, R. 1926. Fossile Coniferenholzer. Pages 406-407 in Engler-Prantl, Die natuerlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, Vol. 13. Wilhelm Engelmann, Leipzig. Iv + 447 pp.
- 60: Kunzmann, L. On the fossil history of *Pseudotsuga* Carr. (Pinaceae) in Europe. *Palaeobio Palaeoenv* 94, 393-409 (2014). [<https://doi.org/10.1007/s12549-014-0156-x>]
- 61: La Marca O., Pozzi D., 2017. - Dalla selvicoltura d’impianto a quella naturale (conv. 2016), Atti del Convegno “Realtà e prospettive sulla coltivazione della douglasia in Italia”, Accademia dei Georgofili ed. Polistampa.
- 62: Lakhanpal, R. E. 1958. The Rujada flora of west central Oregon. University of California. Publications in Geological Science 35(1):1-66 ± 11 pls.
- 63: Lambert, A. B. 1832. A description of the genus *Pinus* with directions relative to the cultivation and remarks on the uses of the several species. Ed. 3, vol. 2. Messrs. Wedell, London. [irreg. pag.]
- 64: Lanner, R.M. 1982. Adaptations of Whitebark Pine for seed dispersal by Clark’s Nutcracker. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 391–402. [<https://doi.org/10.1139/x82-056>].
- 65: Lavender, Denis P., and Richard K. Hermann. (2014). Douglas-fir: The Genus *Pseudotsuga*. Oregon Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis.
- 66: Lemmon, J. G. 1875. The cone bearers, or evergreen trees of California. The Pacific Rural Press 17(5):75.
- 67: Leopold, E. B. 1969. Late Cenozoic palynology. Pages 377-438 in R. H. Tschudy and R. A. Scott (eds.). *Aspects of palynology*. Wiley-Interscience, New York, 510 pp.
- 68: Leopold, E. B., and H. D. MacGinitie. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. Pages 147-200 in A. Graham (ed.). *Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America*. Proceedings of Symposia for the Systematic Section, XI International Botanical Congress, Seattle, Washington, 1969 and the Japan- United States Cooperative Science Program, Corvallis, Oregon, 1969. Elsevier Publishing Co., Amsterdam. Xii + 278 pp.

- 69: Li, Peng; W. T. Adams (1989). "Rangewide patterns of allozyme variation in Douglas-fir". *Can. J. For. Res.* 19 (2): 149–161. [[doi:10.1139/x89-022](https://doi.org/10.1139/x89-022)].
- 70: Lipscomb, Barney (1993). "[Pseudotsuga macrocarpa](#)". In Flora of North America Editorial Committee (ed.). [Flora of North America North of Mexico \(FNA\)](#). 2. New York and Oxford – via [eFloras.org](#), [Missouri Botanical Garden](#), St. Louis, MO & [Harvard University Herbaria](#), Cambridge, MA.
- 71: Little, E. L., Jr. 1953. Check list of native and naturalized trees of the United States (including Alaska). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook No. 41. 472 p.
- 72: Malyavkina, VS. 1958. (Spores and pollen of the Lower Cretaceous of the eastern-Gobi depression). Trudy VNIGRI No. 119. Leningrad. Partial reproduction and translation in *Catalog of Fossil Spores and Pollen, Vol. 28. Mezoic Megaspores, Microspores and Pollen*. A Travers, HT Ames, and GOW Kremp (eds.) 1968. Palynology Laboratory, Pennsylvania State University, State College Pennsylvania.
- 73: Martin, P., and P. J. Mehringer, Jr. 1965. Pleistocene pollen analysis and biogeography of the Southwest. Pages 433-450 in *The Quaternary of the United States*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 922 pp.
- 74: Martínez, M. 1963. *Las Pináceas Mexicanas*. 3rd edition. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- 75: Mason, H. L. 1947. Evolution of certain floristic associations in western North America. *Ecological Monographs* 17(2): 203-210.
- 76: Mayr, H. 1890. *Die Waldungen von Nordamerika, ihre Holzarten, deren Anbaufähigkeit und forstlicher Werth für Europa im Allgemeinen und Deutschland insbesondere*. M. Rieger' sche Universitätsbuchhandlung, München. Xii + 448 pp.
- 77: Mayr, H. 1906. *Fremdländische Wald und Parkbäume für Europa*. Paul Parey, Berlin. Viii + 622 pp.
- 78: McDonald, Philip M. 1990. *Pseudotsuga macrocarpa* (Vasey) Mayr bigcone Douglas-fir. In: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., technical coordinators. *Silvics of North America*. Volume 1. Conifers. Agric. Handb. 654. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 520-526.
- 79: Miki, S. 1957. Pinaceae of Japan, with special reference to its remains. Osaka City University Institute Polytechnic, Journal Series C (Biology) 8:22 1-272.

- 80: Mirbel, C. F. B. de. 1825. Essai sur la distribution géographique des conifères. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Mmoires 13:28-76.
- 81: Munz, P. A. 1959. A California flora. 1,681 pp., illus. Berkeley and Los Angeles: Univ. Calif. Press.
- 82: Neale DB, McGuire PE, Wheeler NC, et al. The Douglas-Fir Genome Sequence Reveals Specialization of the Photosynthetic Apparatus in Pinaceae. *G3 (Bethesda)*. 2017;7(9):3157-3167. Published 2017 Sep 7. [doi:10.1534/g3.117.300078].
- 83: Ohashi, H. (2016), 836. PSEUDOTSUGA JAPONICA. Curtis's Botanical Magazine, 33: 192-200. [doi:[10.1111/curt.12148](https://doi.org/10.1111/curt.12148)].
- 84: Pavari A., 1916 - Studio preliminare sulle colture di specie forestali esotiche in Italia. Annali del R. Istituto Superiore Forestale Nazionale, vol. 1: 159-379.
- 85: Pavari A., 1958a - Il genere Pseudotsuga in America, Monti e Boschi n. 7-8, Touring Club Italiano ed.; Italia. Padoan editore.
- 86: Pavari A., 1958b - La Douglasia verde in Italia, Monti e Boschi n. 7-8, Touring Club Italiano ed., Italia. Padoan editore.
- 87: Pavari A., 1958c - La Douglasia verde nella sua patria, Monti e Boschi n. 7-8, Touring Club Italiano ed., Italia. Padoan editore.
- 88: Pavari A., De Philippis A., 1941 - La sperimentazione di specie forestali esotiche in Italia. Risultati del primo ventennio. Annali della sperimentazione agraria, vol. XXXVIII, Tip. Failli, Roma.
- 89: Peng Li and W. T. Adams. Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir (*Pseudotsugamenziesii*). *Canadian-Journal-of-Forest-Research*. 19(2):149-161. [<https://doi.org/10.1139/x89-022>]
- 90: Pourtet, J. 1949. Itinraire forestier en Amérique du Nord. Annales de l'Ecole des Eaux et Forts et de la Station de Recherches, Nancy, 11(2): 341-495. Publications in Geological Science 35(1):1-66 ± 11 pls.
- 91: Rohmeder, Von E. 1956. Prof. Münch's provenance trial with Douglas-firs of different origin and other coniferous species in the Kaiserslautern-Ost forest district covering the years 1912-1954. (In German.) *Silvae Genet.* 5(5/6) :142-156. Rook, D. A. and G. B. Sweet.
- 92: Roy R. Silen "Genetics of Douglas-fir". Department of Agriculture, Forest Service, 1978 - 34 pp.

- 93: Rudolphi, F. (2018-01-05). "[Pinaceae](#)". In Stephens, P. F. (ed.). Angiosperm Phylogeny Website, Version 14. Missouri Botanical Garden. Retrieved 2018-01-05.
- 94: Sargent, C. S. 1884. Forests of North America. Dep. Int. Census Office. 47th Congr., 2nd Sess. Misc. Doc. 42, Pt. 9.
- 95: Sargent, C. S. 1898. The silva of North America. Vol. 12. Houghton Mifflin, Boston, Mass. 144 pp..
- 96: Schober, R. 1963. Experiences with the Douglas -fir in Europe. World Consult. For. Genet. and Tree Improv., Stockholm, FAO 18 pp..
- 97: Schwerin, F. v. 1907. *Pseudotsuga Douglasii caesia*. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 16:257.
- 98: Schwerin, F. v. 1922. Die Douglasfichte, Benennung, Formenreichtum, Winterhrte. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 32:53-67. Service, Agriculture Handbook No. 41. 472 pp.
- 99: Shirasawa, H. 1895. Eine neue Coniferenart in Japan. Tokyo Botanical Magazine (9:84-86 + 1 p1).
- 100: Society of American Foresters. 1954. Resolution (Regarding change of *Pseudotsuga taxifolia* to *P. menziesii*). Journal of Forestry 52(10):803-804.
- 101: Society of American Foresters. 1955a. Resolution (Regarding change of *Pseudotsuga taxifolia* to *P. menziesii*). Journal of Forestry 53(1) :55.
- 102: Society of American Foresters. 1955b. Resolution (Regarding change of *Pseudotsuga taxifolia* to *P. menziesii*). Taxon 4(1) :20.
- 103: Society of American Foresters. 1956. Resolution (Regarding change of *Pseudotsuga taxifolia* to *P. merlziesii*). Journal of Forestry 54(1) :62.
- 104: Stahle, David W., Matthew D. Therrell, Jose Villanueva Diaz, and Eladio Cornejo Olviedo. 2003. The Ancient Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) Forest near Cuauhtemoc la Fragua, Puebla, Mexico.
- 105: Stephen B. Vander Wall, Mark I. Borchert, Jennifer R. Gworek. Secondary dispersal of bigcone Douglas-fir (*Pseudotsuga macrocarpa*) seeds. Acta Oecologica, Volume 30, Issue 1, 2006, Pages 100-106, ISSN 1146-609X. [<https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.02.004>].

- 106: Strauss, SH, AH Doerksen, and JR Byrne. 1990. Evolutionary relationships of Douglas-fir and its relatives (genus *Pseudotsuga*) from the DNA restriction fragment analysis. *Canadian Journal of Botany* 68:1502–1510.
- 107: Sudworth, G. B. 1908. Forest trees of the Pacific slope. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C. 441 p.
- 108: Sziklai, O, YA El-Kassaby, and RK Scagel. 1987. *Relationship of Pseudotsuga menziesii with Other Pseudotsuga Species Inferred From Karyotype Reconstruction*, pp. 127–142 in FBVA–Berichte No. 21, Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, Vienna, Austria.
- 109: Tsukada, M. 1982. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco: Its pollen dispersal and late Quaternary history in the Pacific Northwest. *Japanese Journal of Ecology* 32:159--187.
- 110: Van Pelt, R. 2007. Identifying Mature and Old Forests in Western Washington. Washington State Department of Natural Resources, Olympia, WA. 104 p.
- 111: Vander Wall, S.B. and Balda, R.P. (1977), Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Pinon Pine for Efficient Seed Harvest and Dispersal. *Ecological Monographs*, 47: 89-111. [doi:[10.2307/1942225](https://doi.org/10.2307/1942225)].
- 112: Veen, B. 1951. Herkomstenonderzoek van de douglas in Nederland. Doctoral Dissertation, Agricultural University, Wageningen, the Netherlands. 130 pp. vol. 2. Messrs. Wedell, London.
- 113: Walter, H. 1970. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. In Einführung in die Phytologie. Neubearbeitet von H. Straka, Vol. 111/2, Second edition. Eugen Ulmer, Stuttgart. 478 pp..
- 114: Wang XQ, Tank DC, Sang T.: Phylogeny and divergence times in Pinaceae: evidence from three genomes. *Mol Biol Evol* 17: 773-781.
- 115: Watson, Sereno. 1880. Botany. vol. II, p. 120. Cambridge, Mass.: John Wilson & Son.
- 116: Weber, W. A. 1965. Plant geography in the southern Rocky Mountains (Section on Late Cenozoic fossil plant records by E. B. Leopold). Pages 453-468 in *The Quaternary of the United States*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 922 pp..
- 117: Wilcox, M. D. 1974. Douglas fir provenance variation and selection in New Zealand. N.Z. For. Serv., For. Res. Inst., Genet. and Tree Improv. Rep. No. 69, 8 pp..
- 118: Williams A. J.: Biogeography of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), 2000; San Francisco State University-Department-of-Geography [http://online.sfsu.edu/bholzman/courses/Fall00Projects/Douglas-fir.html].

119: Wolfe, J. A. 1962. A Miocene pollen sequence from the Cascade Range of northern Oregon. U.S. Geological Survey Professional Paper 450-C: C81-C84.

120: Wolfe, J. A., and E. B. Leopold. 1967. Neogene and early Quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia. Pages 193-206 in D. M. Hopkins (ed.). *The Bearing Land Bridge*. Stanford University Press, Stanford, California.

121: Wolfe, JA. 1969. Neogene floristic and vegetational history of the Pacific Northwest. *Madroño* 20(3):83–110.

122: Yabe, Atsushi. (2011). *Pseudotsuga tanaii* Huzioka from the earliest Miocene Shichiku Flora of northeast Japan: Systematics and ecological conditions. *Paleontological Research*. 15. 1-11. 10.2517/1342-8144-15.1.001.

123: Zalewska, Z. 1961. Coniferae: Taxaceae, Podocarpaceae, Pinaceae, Taxodiaceae. Cupressaceae. Flora kopalna Turowa kolo Bogatyni 11(2). [Flora excavated in Turowa near Bogatyni.] *Prace Museum Ziemi No. 4. Prace Paleobotaniczne*, pp. 19-49 + xxiv pls. English summary, pp. 92-102.

9.1 Libri

124: European Atlas of Forest Tree Species. Edit for EU by San-Miguel-Ayanz, J. & de Rigo, Daniele & Caudullo, Giovanni & Durrant, Tracy & Mauri, Achille & Tinner, Willy & Ballian, Dalibor & Beck, Pieter & Birks, Harry & Eaton, Edward & Enescu, Cristian & Pasta, Salvatore & Popescu, Ioana & Ravazzi, Cesare & Welk, Erik & Abad Viñas, Raul & Azevedo, João & Barbati, Anna & Barredo, José & Zecchin, Barbara. (2016).

125: Farjon, A. 1990. Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz Scientific Books, Königstein.

126: Farjon, A. 2010. *A Handbook of the World's Conifers*. Koninklijke Brill, Leiden ed.

127: Richard Spellenberg, Christopher J. Earle, and Gil Nelson: *Trees of Western North America*. Princeton Field Guides. 2014. p. 106. [ISBN 978-0-691-14580-8](https://doi.org/10.7554/9780691145808).

9.2 Convegni

128: Atti del convegno "Realtà e prospettive nella coltivazione della Douglasia in Italia" (I Georgofili, Quaderni) Ed. POLISTAMPA (2017). ISBN-13:9788859617099 ISBN-10:885961709X. 158 pp..

9.3 Sitografia

- 129: Earle, C.J. (2018): "The Gymnosperm Database: *Pseudotsuga lindleyana*" [https://web.archive.org/web/20120118104354/http://www.conifers.org/pi/Pseudotsuga_lindleyana.php]. Retrieved 9 January 2018.
- 130: Farjon, A. 2013. *Pseudotsuga macrocarpa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T34025A2840746. [<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T34025A2840746.en>]. Downloaded on 15 March 2020.
- 131: Forestry and Forest Products Research Institute, Giappone: "Togasawara". Disponibile all'indirizzo web [www.ffpri.affrc.go.jp/snap/2007/11-togasawara.html]; 2020.
- 132: Index Fungorum. Available through [www.indexfungorum.org]. Accessed on 2020-02-01.
- 133: Katsuki, T., Luscombe, D & Farjon, A. 2013. *Pseudotsuga japonica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T31291A2803646. [<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T31291A2803646.en>]. Downloaded on 14 November 2020.
- 134: The Gymnosperm Database: "*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*". Retrieved March 17, 2013. [www.conifers.org].
- 135: Vancouver Island Big Trees: "Douglas-fir: Tallest Tree In The World?" Disponibile all'indirizzo web: [www.vancouverislandbigtrees.blogspot.com/2011/07/douglas-fir-tallest-tree-in-world.html]; 2020.
- 136: Yang, Y. & Christian, T. 2013. *Pseudotsuga sinensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013:e.T42430A2979571. [<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42430A2979571.en>]. Downloaded on 09 March 2020.