

ROBERTO TOGNETTI (*) - MARCO MARCHETTI (*)

INFLUENZA DEI CAMBIAMENTI D'USO DEL SUOLO E DELLE STRATEGIE DI GESTIONE DEL BOSCO SULL'ALLOCAZIONE DEL CARBONIO NEL SUOLO NEGLI ECOSISTEMI FORESTALI ⁽¹⁾

L'allocazione del C verso le strutture ipogee delle piante è uno dei principali flussi di C negli ecosistemi terrestri, sebbene ancora non ben quantificato. RAICH e NADELHOFFER (1989), dopo il riesame della letteratura su numerosi ecosistemi forestali, hanno suggerito che l'allocazione ipogea totale di C può essere stimata dalla differenza fra tassi annuali di respirazione del suolo e caduta di lettiera epigea. DAVIDSON et al. (2002) hanno esteso le analisi dei dati pubblicati confermando le conclusioni di RAICH e NADELHOFFER per foreste mature, sebbene, come osservato da GOWER et al. (1996), l'uso di modelli per la stima del C totale allocato alle radici e per la costruzione di bilanci del C di un soprassuolo non era considerato un metodo valido per la misura dei flussi di C del suolo. Nel presente lavoro di revisione della letteratura abbiamo analizzato nuove misure di respirazione del suolo e di caduta di lettiera, includendo nell'analisi a scala globale sia foreste mature sia formazioni giovani. I risultati ottenuti concordano, in genere, con i lavori precedenti, affermando che la produzione epigea ed ipogea è controllata dagli stessi fattori. Attraverso un gradiente di C da lettiera oscillante fra 52 a 530 g m⁻² anno⁻¹, l'allocazione totale ipogea di C aumenta da circa 90 a 1800 g m⁻² anno⁻¹. Il rapporto fra allocazione totale ipogea di C e caduta di lettiera diminuisce approssimativamente da 12 a 2.5, con incrementi di C da lettiera da 50 a 200 g m⁻² anno⁻¹, ma varia poco quando il C da lettiera aumenta 200 a 500 g m⁻² anno⁻¹. Un'analisi di regressione applicata ai dati derivanti da foreste di tutto il mondo ha prodotto la seguente relazione: respirazione annuale del suolo = 140 + 3.09 × caduta annuale di lettiera. La pendenza della regressione indica che, in media, la respirazione del suolo è grossolanamente il triplo del C di lettiera epigea, implicando che l'allocazione ipogea totale di C rappresenta circa il doppio del C di lettiera epigea caduta annualmente. La regressione per i dati provenienti dalle formazioni giovani è più ripida, rispetto a quanto osservato per le foreste mature, indicando un'eventuale proporzionalmente maggiore allocazione ipogea totale di C, ma l'assunzione dello stato stazionario è più problematica per le foreste giovani. In effetti, queste deduzioni sono basate su ipotesi incerte sulla stabilità della scorta di C nel suolo. Tuttavia, le variazioni del C del suolo dovrebbero essere molto ampie per modificare la conclusione che l'allocazione ipogea totale di C è generalmente molto maggiore della caduta di lettiera. Queste relazioni permettono la realizzazione di semplici bilanci del C che possono essere usati per porre dei limiti sulla stima della produzione di radici fini in ecosistemi forestali. La

(*) Laboratorio di Ecologia e Geomatica Forestale, Dipartimento di Scienze e Tecnologie per l'Ambiente e il Territorio - STAT, Università degli Studi del Molise, Isernia.

¹ Il lavoro scaturisce da un'indagine proposta ed impostata da Marco Marchetti, e sviluppata ed articolata da Roberto Tognetti.

determinazione dei tassi di respirazione radicale (radici vive) in ecosistemi forestali può ulteriormente restringere il raggio di possibili tassi di produzione delle radici, e controllare le ipotesi che l'allocazione totale di C alle radici aumenta con la produzione primaria netta del soprassuolo e che il rapporto fra allocazione totale di C alle radici e produzione primaria netta del soprassuolo diminuisce lungo gradienti globali di disponibilità di risorse. La relazione statistica universale, derivata usando bilanci forestali del C, dovrebbe essere valutata a scala minore, per identificare come variano i modelli d'allocazione del C nelle foreste in funzione dell'età del bosco, della composizione specifica, e delle pratiche di gestione.

Parole chiave: allocazione di carbonio; carbonio nel suolo; ecosistemi forestali; caduta di lettiera; respirazione del suolo.

Key words: carbon allocation; soil carbon; forest ecosystems; litterfall; soil respiration.

INTRODUZIONE

La concentrazione atmosferica di CO₂ è aumentata da 285 ppm, prima della rivoluzione industriale, a circa 370 ppm come conseguenza delle emissioni antropogeniche, risultanti dall'utilizzo di combustibili fossili e dalla produzione di cemento (67%), e per il cambiamento d'uso del suolo (33%) (IPCC, 2001). Gli ecosistemi marini e terrestri, agendo come *sinks* (pozzi), hanno assorbito il 60% di queste emissioni (oltre 400 Gt; 1 Gt = 10⁹ t) mentre il restante 40% ha provocato un aumento della concentrazione atmosferica di CO₂, che contribuisce ai cambiamenti climatici. Le preoccupazioni che questo possa alterare il bilancio energetico del pianeta hanno indotto, nel 1997, alla firma di un accordo internazionale a Kyoto. Il Protocollo di Kyoto riconosce alle foreste un ruolo rilevante quali entità capaci di accumulare il carbonio (C), e le considera un mezzo potenziale per rimuovere la CO₂ in eccesso nell'atmosfera. In questo contesto sono state sviluppate nuove strategie per implementare pratiche di gestione forestale (ed agricola) che aumentino le capacità di sequestro del C nella biomassa e nel suolo (*land use, land-use change and forestry*, LULUCF). L'Unione Europea ha recentemente promosso, tra le altre, l'Azione COST E43 per migliorare ed armonizzare gli Inventari Forestali Nazionali in Europa, e sostenere la realizzazione di nuovi inventari per andare incontro alle necessità a livello nazionale, europeo e globale d'aggiornamento degli stessi. Lo sviluppo di metodi collaudati per inventariare, archiviare ed analizzare dati, e l'individuazione di modelli informativi trasparenti ed ordinati sulle risorse forestali da fornire ai decisori politici sono diventate azioni necessarie in funzione dell'entrata in vigore degli accordi internazionali (CHIRICI *et al.*, 2005). Una delle principali incertezze nell'inventariare il C è rappresentata proprio dalla quantificazione del flusso di C nel e dal suolo, in funzione delle attività umane (cambiamenti d'uso del suolo, gestione del territorio, etc.) e dei cambiamenti ambientali (variabilità climatica, incendi boschivi, etc.). Lo

stock (scorta) di C nel suolo comprende i *pools* (riserve) di sostanza organica con ampio intervallo temporale di *turnover* (ricambio). Dal punto di vista politico, per modificare i flussi netti di CO₂ verso l'atmosfera, i *pools* di C con *turnover* veloce sono i più importanti a livello forestale, poiché possono essere accumulati più rapidamente dei *pools* lenti, e sono anche più a rischio d'ossidazione con liberazione di CO₂ se non gestiti in modo appropriato per la loro conservazione. In ogni caso, sia i *pools* più veloci ed i relativi *input*, attraverso il *turnover* delle radici fini e della lettiera, sia i *pools* più lenti ed i meccanismi di stabilizzazione della sostanza organica del suolo, attraverso la creazione di *pools* a lento *turnover*, devono essere studiati più approfonditamente per comprendere il modello nel suo insieme e fornire informazioni pratiche.

Circa il 75% del C terrestre totale è immagazzinato nel suolo (HENDERSON, 1995). In particolare, i suoli forestali trattengono circa il 40% di tutto il C nel suolo (suolo, lettiera e radici) (DIXON *et al.*, 1994), quindi anche cambiamenti di scarsa entità che influenzano i *pools* di C di questi suoli possono avere un effetto significativo sul ciclo globale del C (Figura 1). Il *pool* di C «non vivente» nel suolo è in flusso costante con l'*input* di lettiera, ramaglia e radici e l'*output* di CO₂ evoluto durante la decomposizione microbica (Figura 2). La velocità di generazione dei residui in bosco dipende dalla produttività delle piante, ed è influenzata dalle attività di gestione quali la pianificazione dei tagli. La velocità di decomposizione dei residui dipende dal tipo di substrato da decomporre ed è promossa dai disturbi arrecati al suolo, quali le opere d'esbosco. Qualità, quantità, durata e distribuzione spaziale degli *input* di C nei suoli forestali sono, perciò, largamente influenzate dalle forme di gestione del bosco. La variazione del C nel suolo come conseguenza di pratiche forestali, sebbene non sia ben documentata, assumerebbe valori positivi a scala decennale in seguito ad afforestazione (GRIGAL e BERGUSON, 1998) e negativi in seguito a deforestazione (NILSSON *et al.*, 1995; MOSIER, 1998). Nel breve periodo (< 5 anni), in ogni caso, è attesa una diminuzione del C nel suolo in seguito a pratiche di riforestazione. Ciò determina incertezza nella gestione dei boschi Mediterranei, particolarmente quelli cedui, in funzione anche delle nuove prospettive d'orientamento per l'armonizzazione degli inventari forestali, correlati alla stima ed alle variazioni del contenuto di C delle foreste. Le informazioni sui sistemi forestali di tipo Mediterraneo sono, infatti, scarse ed appare necessario migliorare le metodologie *in loco* destinate a quantificare gli *input* di C vegetale verso i *pools* nel suolo, valutare i processi che determinano la velocità di *turnover* del C (nella lettiera superficiale, nei residui legnosi, nelle radici fini e nei *pools* di C del suolo), quantificare l'impatto delle pratiche di gestione forestale sul C del suolo

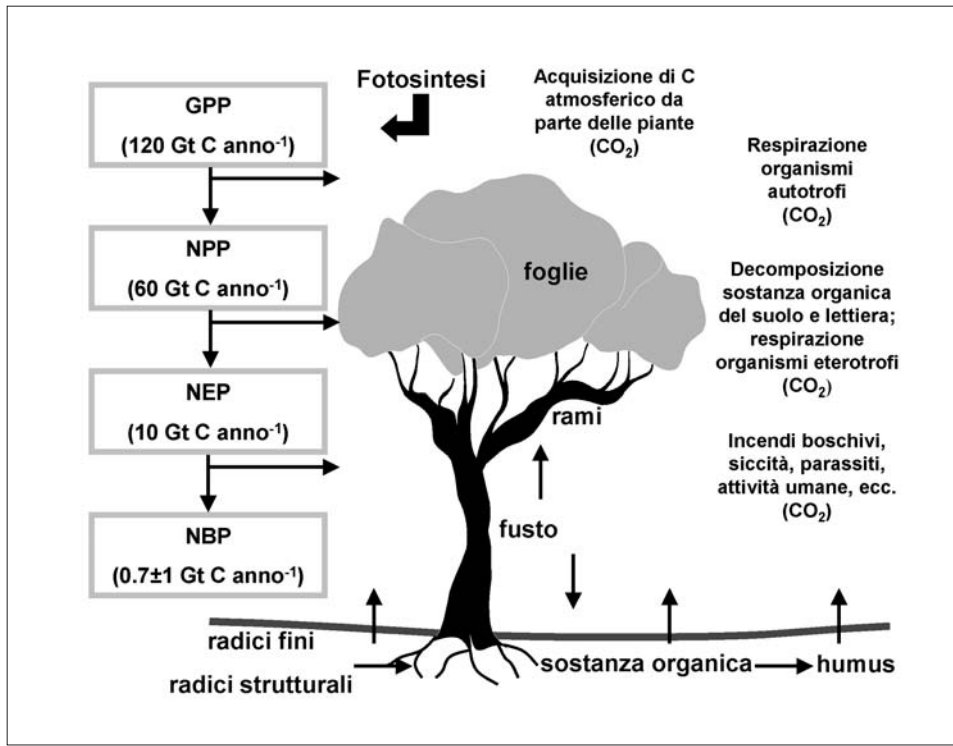


Figura 1 – Diagramma semplificato delle componenti del bilancio del C negli ecosistemi terrestri; produzione primaria lorda (GPP), produzione primaria netta (NPP), produzione netta dell'ecosistema (NEP), produzione netta del bioma (NBP). Il C presente nell'ecosistema è formato da un *pool* epigeo (fusti, rami, foglie, etc.) e da uno ipogeo (C nel suolo); quest'ultimo è molto complesso e comprende una parte non vivente, ed una vivente, radici ed in quantità trascurabili altri organismi (batteri, funghi, attinomiceti, acari, collemboli, miriapodi, insetti, etc.). La frazione non vivente è costituita dalla lettiera propriamente detta (foglie, corteccia, apparati riproduttivi, rami), dagli essudati radicali, dalle radici morte e da composti della decomposizione genericamente indicati come humus. L'humus comprende, senza soluzione di continuità, frammenti vegetali ed animali poco decomposti, con strutture molecolari eguali a quelle degli organismi viventi, e sostanza di sintesi (umiche), dovute soprattutto all'attività dei microrganismi, con composizione molecolare diversa a quella degli esseri viventi. La principale entrata di C nella biosfera è costituita dalla GPP (assimilazione fotosintetica). Parte di questo C è persa in vari processi; attraverso la respirazione delle piante, come risultato della decomposizione della lettiera e della sostanza organica del suolo, e come perdite causate da disturbi (fuoco, siccità, attività umane, etc.). Le frecce indicano i flussi principali.

– Simplified diagram of the C balance of terrestrial ecosystems; gross primary productivity (GPP), net primary productivity (NPP), net ecosystem productivity (NEP), net biome productivity (NBP). The ecosystem comprises an aboveground C pool (stems, branches, leaves, etc.) and a belowground C pool (soil C); the latter is a complex mix of a non-living, and one living portion, roots and traces of other organisms (bacteria, fungi, insects, etc.). The non-living fraction is made of litter (leaves, bark, fruits, flowers, stems), root exudates dead roots and decomposition products generically indicated as humus. Humus comprises plant and animal fragments partially decomposed, with molecular structures equal to those of living organisms, and humic substances, due to microorganism activity, with molecular composition different from those of living organisms. The main entry of C into the biosphere is through the process of photosynthesis or gross primary productivity (GPP), the uptake of C from the atmosphere by plants. Part of this C is lost in several processes: through plant respiration (autotrophic respiration); as a result of litter and soil organic matter decomposition (heterotrophic respiration) and as a consequence of further losses caused by fires, drought, human activities, etc.; arrows indicate main fluxes.

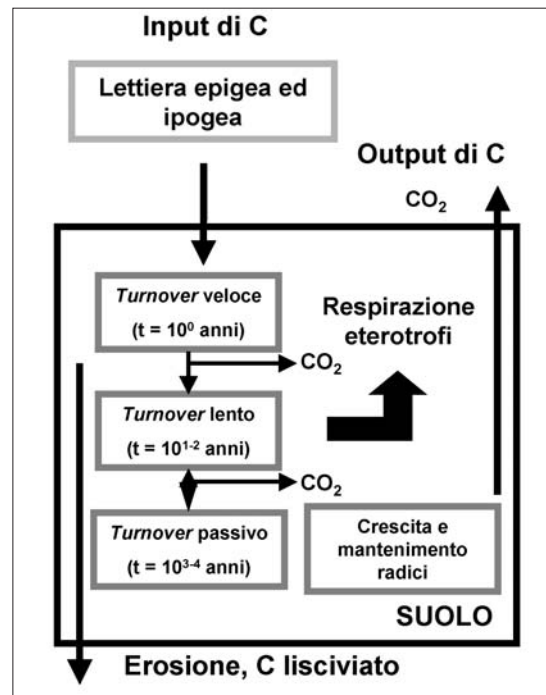


Figura 2 – Schema del bilancio del C nel suolo. Sebbene la sostanza organica sia un miscuglio complesso di materiali con caratteristiche di decomposizione che variano gradualmente in un *continuum*, è possibile semplificare il sistema concependo 3 *pools* principali: veloce (attivo), lento e passivo. Il *pool* attivo riceve *input* dalla rizosfera e dalla lettiera epigea, e ricambia su scala di pochi anni. Il *pool* lento riceve *input* principalmente da quello veloce, con la re-mineralizzazione del C passivo che contribuisce poco, e con tempi di ricambio a scala da decennale a secolare. Il *pool* passivo consiste di complessi organo-minerali fisicamente o chimicamente protetti, con tempi di *turnover* di millenni. Il flusso di CO_2 in uscita deriva dalla decomposizione dei vari *pools* di C, lettiera e radici incluse, e varia con la temperatura del suolo, l'umidità e la fenologia delle piante. L'erosione delle particelle di sostanza organica e la lisciviazione del C organico disciolto sono flussi importanti in molti sistemi. Le frecce ed i riquadri indicano i flussi ed i *pools* principali, rispettivamente.

– *Scheme of soil C balance. Although soil organic matter is a complex mixture of materials spanning a continuum of decomposability, we conceptualize three main pools, active, slow and passive. The active pool receives inputs from the rhizosphere and aboveground litter, and turns over on time scales of up to a few years. The slow pool receives most inputs from the active pool, with remineralization of Passive C contributing small amounts, and turns over on decadal to century time scales. The passive C pool consists of physically or chemically protected organo-mineral complexes, with turnover times of millennia. CO_2 efflux is derived from decomposition of the various C pools, including roots and litter, and varies with soil temperature, moisture, and plant phenology. Erosion of particulate organic matter and leaching of dissolved organic C are important fluxes in many systems. Arrows and boxes indicate main fluxes and pools, respectively.*

(*input*, *stocks* e flussi) e mettere in relazione queste informazioni con i dati di biomassa epigea. Una conoscenza quantitativa dell'allocazione e del *turnover* di C nel suolo è rilevante nel quantificare l'influenza delle pratiche forestali volte ad aumentare l'accumulo od a ridurre l'emissione di C nel suolo, e nel definire le condizioni ambientali – edafiche ed atmosferiche –

nelle quali il C può effettivamente essere sequestrato e le risorse naturali gestite in maniera sostenibile.

Molti dei cambiamenti sul soprassuolo indotti dall'alterazione della composizione atmosferica e dalla trasformazione del paesaggio sono noti, e relativamente ovvi, ma gli studi condotti per comprendere gli effetti sul suolo sono meno visibili e piuttosto scarsi nonostante l'equivalente rilevanza. Scopo del presente lavoro è stato di considerare i meccanismi connessi alla variazione del sequestro del C nel suolo come risposta ai cambiamenti della vegetazione, in ecosistemi forestali. La vegetazione influenza le proprietà del suolo, le caratteristiche dei detriti recati al terreno e la respirazione radicale. I cambiamenti della vegetazione indotti dalle attività umane e dai cambiamenti climatici hanno, quindi, le potenzialità di modificare il flusso di CO₂ dal suolo all'atmosfera. La letteratura evidenzia l'effetto della vegetazione forestale sui tassi di respirazione del suolo attraverso l'influenza sulla produzione di detriti, indicando differenze prevedibili nella respirazione del suolo fra comunità forestali funzionalmente e strutturalmente diverse.

SISTEMI FORESTALI E SINKS DI CARBONIO NEL SUOLO

Gli ecosistemi terrestri hanno un ruolo fondamentale nel ciclo globale del C (SCHIMMEL, 1995). Il flusso netto di C della biosfera, fra terre emerse ed atmosfera, rappresentato dalla differenza fra assorbimento dei *sinks* e rilascio dalle fonti (*sources*), è stato stimato in $-1.4 \text{ Gt C anno}^{-1}$ negli anni 90 (la notazione negativa indica un flusso dall'atmosfera verso la terra) rispetto a $-0.2 \text{ Gt C anno}^{-1}$ negli anni 80 (PRENTICE *et al.*, 2000). Le stime relative ai cambiamenti d'uso del suolo (deforestazione) hanno suggerito emissioni fra $+0.6$ e $+2.5 \text{ Gt C anno}^{-1}$ per gli anni 80, che, se simili per gli anni 90, implicherebbero un residuo *sink* terrestre di circa -2 , $-4 \text{ Gt C anno}^{-1}$, calcolo del resto molto incerto. Il *sink* terrestre, in effetti, mostra una variabilità temporale e spaziale, influenzata dall'andamento dell'uso del suolo, dal tipo di vegetazione, e dalla variazione climatica interannuale (CANADELL *et al.*, 2000). Una parte consistente di questo *sink*, in ogni caso, sarebbe imputabile al contributo che gli ecosistemi terrestri alle medie latitudini dell'emisfero settentrionale hanno nell'accumulare C. L'immagazzinamento del C negli ecosistemi terrestri sta, quindi, circoscrivendo gli effetti dei cambiamenti atmosferici e climatici, ma natura ed entità dell'effetto a lungo termine rimangono incerte. L'evoluzione del *sink* di C terrestre è in gran parte il risultato dei cambiamenti nel tempo dell'uso del suolo (come la prevenzione degli incendi boschivi e la colonizzazio-

ne *ex novo* dei terreni agricoli abbandonati da parte del bosco), oltre che l'effetto delle risposte alle variazioni ambientali (come l'allungamento della stagione vegetativa), ed alla fertilizzazione per l'aumento della concentrazione di CO₂ atmosferica e delle deposizioni azotate. Il *sink* del C terrestre dipende, infatti, dall'equilibrio fra aumento della produttività primaria all'aumentare della concentrazione atmosferica di CO₂ e della respirazione dei *pools* di C (lettiera e sostanza organica del terreno), dilazionata d'alcuni anni o decenni.

L'acqua controlla struttura e funzioni degli ecosistemi terrestri nel breve e nel lungo periodo, ed è il principale fattore limitante la produttività degli ecosistemi forestali Mediterranei. In generale, quando le precipitazioni eccedono la domanda evapotraspirativa delle piante la disponibilità idrica non dovrebbe rappresentare un fattore limitante (RAICH *et al.*, 1997). Il *pool* di C nel suolo può aumentare con le precipitazioni medie annuali, indipendentemente dal regime termico, anche in ambienti relativamente umidi (POST *et al.*, 1982). In effetti, i processi a livello d'ecosistema sono modulati dall'acqua che influenza processi fisici, quali deposizioni atmosferiche, diffusione nel suolo, e lisciviazione di materiali. L'acqua può controllare direttamente distribuzione e fisiologia degli organismi, ma anche influenzare indirettamente i processi biologici, poiché regola fattori come il pH, la disponibilità di nutrienti, la luce, l'ossigeno nel suolo, la mineralogia ed i processi di alterazione delle rocce. Quindi, differenze nella disponibilità idrica possono causare variazioni nella capacità d'immagazzinare il C nel suolo alterando il bilancio fra produttività primaria netta (NPP) e decomposizione della sostanza organica, oppure influenzando il potenziale del suolo minerale d'adsorbire C organico per l'azione sgreto-lante sulle rocce (SCHUUR *et al.*, 2001). L'aumento della disponibilità idrica può aumentare i tassi di NPP e decomposizione se l'apporto d'acqua agisce principalmente come risorsa (Figura 3A); non avere effetto sui tassi del ciclo del C se questa è un fattore neutro per i processi biologici (Figura 3B); oppure, diminuire i tassi del ciclo del C se l'acqua ha un effetto negativo sulla disponibilità d'altre risorse (Figura 3C). Quando l'acqua agisce principalmente come risorsa, l'accumulo di C nel suolo può essere guidato dagli *input* solo se la NPP aumenta più dei tassi di decomposizione. Alternativamente, lo stesso aumento di C stoccato nel suolo può essere governato dall'*output* se i tassi di decomposizione diminuiscono rispetto alla NPP, con l'acqua che modula l'ecosistema e sopprime la disponibilità d'altre risorse. Il C è, eventualmente, accumulato nel suolo quando l'apporto idrico opera sia come risorsa sia come modulatore dei processi biologici coinvolti nel ciclo del C. La disponibilità idrica può anche influenzare l'accumulo di C nel suolo indipendentemente da differenze nel ciclo

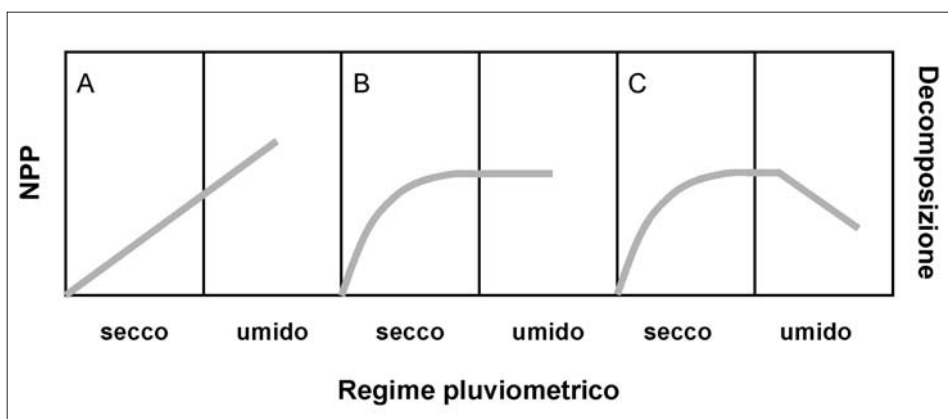


Figura 3 – Curve di tipo generico che descrivono le relazioni fra produzione primaria netta (NPP) o decomposizione e precipitazioni medie annue: A, aumento lineare dei tassi in risposta all'aumento della disponibilità idrica; B, l'acqua inizialmente agisce come una risorsa, ma il rifornimento ulteriore è neutro oltre una certa soglia; C, l'acqua inizialmente agisce come una risorsa, quindi diventa neutra dopodiché un aumento ulteriore nella disponibilità idrica causa un declino dei tassi dei processi.

– Three general curves describing the relationship of net primary productivity (NPP) or decomposition as a function of mean annual precipitation: A, linear increase in rates in response to increasing water availability; B, water initially acts as a resource, but additional supply is neutral after a certain threshold; C, unimodal curve where water initially acts as a resource to increase rates, then becomes neutral as in (B) after which further increases in water availability cause a decline in process rates.

biologico del C, alterando la struttura fisica e chimica dei minerali. Durante lo sviluppo del suolo, la dissoluzione dei minerali primari produce minerali secondari, tipicamente di maggiore superficie specifica e reattività. Le superfici dei minerali adsorbono C organico e possono costituire un *sink* di lunga durata. Tipo e quantità di minerali secondari controllano la superficie disponibile a adsorbire C e la forza dell'interazione fra C e superfici del minerale (TORN *et al.*, 1997). In un dato intervallo di precipitazioni, un aumento del C accumulato nel suolo può essere ottenuto soltanto mediante un incremento di quello legato alle superfici; se la maggior esposizione agli agenti atmosferici del terreno aumenta il potenziale d'assorbimento di C del suolo minerale.

I tassi di respirazione del suolo possono essere utilizzati per stimare il tempo di residenza o *turnover* del *pool* di C nel suolo, ponderando il contributo delle radici vive. Il rimanente flusso di CO₂ dal suolo deriva da decomposizione e mineralizzazione della sostanza organica, che rappresenta l'effettivo *turnover* di questo *pool*. La respirazione delle radici varia nell'ordine del 30-70% della respirazione totale del suolo (SCHLESINGER, 1977). Il *turnover* della sostanza organica nel suolo forestale varia da meno di 20 anni per le boscaglie ad oltre 90 anni per le foreste boreali (RAICH e SCHLESINGER, 1992). Nella maggioranza dei suoli, il *pool* di C

organico consiste in una piccola riserva vicina alla superficie con *turnover* rapido ed in un *pool* di composti umici refrattari dispersi lungo il profilo del terreno. Su scala globale, il rilascio annuale di CO₂ dal suolo degli ecosistemi terrestri è stato stimato in circa 68 Pg di C (RAICH e SCHLESINGER, 1992) (1 Pg = 10¹⁵ g); tale flusso è secondo solo alla produttività primaria lorda (GPP) ed almeno equivalente alla NPP. Ciò pone un valore massimo alla NPP degli ecosistemi terrestri, poiché questa probabilmente non supererà tale valore, addizionato dell'ammontare di soprassuolo consumato per gli incendi (2-5 Pg) ed utilizzato (respirato) dagli erbivori (3 Pg). Se la perdita di C dai suoli forestali è circa 2.5-2.9 volte l'*input* di C al suolo per caduta di lettiera epigea (RAICH e NADELHOFFER, 1989), una respirazione globale di 68 Pg risulterebbe in un valore generale di caduta di lettiera di circa 25 Pg (RAICH e SCHLESINGER, 1992). La quantità di detriti prodotti nel suolo è spesso paragonabile a quella della caduta di lettiera epigea, e quindi la produzione totale di detriti, approssimativamente uguale alla NPP totale, sarebbe di circa 50 Pg l'anno. La stima della NPP degli ecosistemi forestali necessita di un'accurata stima della produzione di radici e del loro *turnover*, oltre che dei tassi di respirazione del suolo. Le radici fini in foresta vivrebbero per circa un anno (*turnover* oscillante in media da 0.4 alle alte latitudini, a poco più di 0.6 per le aree temperate ed a circa 0.8 anni per le zone tropicali) (GILL e JACKSON, 2000), ma analisi recenti fanno oscillare il *turnover* medio fra 1.2 e 9 anni (MATAMALA *et al.*, 2003). Il *turnover* e la produzione di radici, quindi, potrebbero essere stati sovrastimati e le capacità di sequestro del C nei suoli forestali risultare minori del previsto. Se una minore quantità di C è utilizzata per la crescita delle radici strutturali, un ammontare relativamente superiore andrà verso le radici fini, gli essudati radicali, i funghi e la respirazione radicale, per ritornare rapidamente nell'atmosfera. Rimane ancora incerto quale via prenda questo C, considerando l'eventuale suo riciclo attraverso l'attività microbica nel suolo ed i dubbi sul perché alcune radici vivono a lungo mentre altre muoiono rapidamente (TRUMBORE e GAUDINSKI, 2003). Il C che supporta tutte le funzioni radicali deriva dal trasferimento del C della pianta nel suolo, misurabile come respirazione del suolo e caduta di lettiera. Con il recente proliferare degli studi sul bilancio del C a livello d'ecosistemi forestali, è possibile verificare l'approccio per la stima dell'allocazione totale del C nel suolo, assumendo che gli *stocks* di C nel terreno (sostanza organica, radici e lettiera) siano stabili, da misure di caduta di lettiera e respirazione del suolo in assenza di misure dirette, oltre che difficoltose, del più importante fattore singolo della GPP (RAICH e NADELHOFFER, 1989; DAVIDSON *et al.*, 2002).

CONSERVAZIONE DELLA MASSA ED ASSUNZIONI
DEL MODELLO GLOBALE D'ALLOCAZIONE DI CARBONIO NEL SUOLO

L'emissione di CO₂ dal suolo (respirazione del suolo) supera tutti gli altri scambi di C fra terreno ed atmosfera ad eccezione della fotosintesi lorda (RAICH e SCHLESINGER, 1992). Circa il 10% della CO₂ atmosferica passa attraverso il suolo ogni anno (10 volte quella rilasciata per l'uso dei combustibili fossili). L'identificazione dei fattori ambientali, che controllano la respirazione del suolo, e dei loro effetti sui tassi di emissione di CO₂, è un passo importante per valutare gli impatti potenziali dei cambiamenti ambientali, potendo l'aumento di tali emissioni esacerbare l'incremento dei livelli atmosferici di CO₂ e fornire un *feedback* positivo al riscaldamento globale. I tassi di respirazione del suolo sono dipendenti dalla temperatura del suolo e dalle condizioni d'umidità. I cambiamenti del microclima edafico hanno un ruolo importante nel definire le differenze stagionali di respirazione del suolo in siti forestali, e le differenze climatiche danno luogo ad emissioni di CO₂ diverse in suoli di località fra loro distanti. La respirazione del suolo *in situ* è influenzata anche dalla disponibilità di substrati di C per i microrganismi, dalla densità e dall'attività radicale, dall'entità delle popolazioni d'organismi terricoli, dalle proprietà fisiche e chimiche del terreno e dalle condizioni di drenaggio. La respirazione del suolo varia anche con il tipo di vegetazione, e quindi anche fra i biomi principali (SCHLESINGER, 1977). La vegetazione influenza la respirazione del suolo influenzando microclima e struttura del terreno, quantità e qualità dei detriti apportati, e respirazione radicale. Quindi, le variazioni del tipo di vegetazione e del grado di copertura provocate dalle attività umane e dai cambiamenti globali del clima possono modificare i flussi di CO₂ dal suolo. La lettiera sul terreno in bosco agisce come un sistema che regola l'*input-output* di nutrienti, ed i tassi di caduta e decomposizione della lettiera regolano i flussi d'energia, la produttività primaria ed il ciclo dei nutrienti negli ecosistemi forestali.

I cambiamenti nella produzione e nel *turnover* delle radici negli ecosistemi forestali e nei pascoli come risposta all'aumento della concentrazione atmosferica di CO₂, all'incremento delle temperature, all'alterazione delle precipitazioni, ed alle deposizioni azotate rappresentano un legame importante fra risposte della pianta e variazioni nel lungo periodo della sostanza organica nel suolo e bilancio del C. I meccanismi che controllano la proporzione di C assimilata dagli ecosistemi forestali annualmente ed allocata nel suolo sono poco conosciuti. Le piante allocano C nel suolo per produrre radici (fini e strutturali, e *turnover*), per la respirazione radicale, per la produzione d'essudati, e per sostenere le micorrize (RAICH e NADELHOFER, 1989). Nella maggior parte degli ecosistemi la produzione di radici fini

rappresenta gran parte della NPP annuale totale. Negli ecosistemi forestali, l'allocazione del C verso strutture vegetali nel suolo spesso equivale od eccede quello derivante dalla caduta di lettiera epigea e quello respirato dal soprassuolo. Sebbene il 7-76% della NPP totale sembri destinato alla produzione di radici fini (VOGT *et al.*, 1986), i meccanismi che controllano l'allocazione di C nel suolo sono ancora poco conosciuti, nonostante la loro importanza per comprendere la sorte del C nella GPP (JASSENS, 2001). In foreste specifiche o all'interno di regioni geografiche, i rapporti fra NPP nel suolo e soprassuolo possono diminuire con l'aumentare d'umidità e disponibilità di nutrienti (PERSSON, 1983), ma scarsi risultano gli studi in ambiente Mediterraneo. I bassi tassi di produttività del soprassuolo in terreni relativamente poveri sarebbero compensati da una maggiore produzione ipogea (KEYES e GRIER, 1981). La produzione di radici fini potrebbe anche aumentare in maniera direttamente proporzionale agli incrementi di produzione epigea (NADELHOFFER *et al.*, 1985).

L'allocazione totale di C nel suolo rappresenta più del 30% della GPP (GOWER *et al.*, 1996), superando la NPP epigea e costituendo, quindi, una fonte importante di C detritico indirizzato verso il suolo minerale. La produzione netta di radici fini è stata studiata prelevando in modo sequenziale carote di suolo, tramite *ingrowth cores* o schermi trasparenti, con minirizzotoni (crescita e morte delle radici) in combinazione con estrazione di carote (biomassa delle radici fini), benché i vari metodi spesso non diano risultati confrontabili (VOGT *et al.*, 1998). Inoltre, tali metodi richiedono molto lavoro e la dimensione del campione tende ad essere piccola (poche repliche), risultando in medie con grande varianza. Le altre componenti del ciclo del C nel suolo (respirazione radicale, emissione d'essudati, respirazione delle micorrize e *turnover*) sono state spesso ignorate, sebbene la respirazione radicale da sola possa superare di ben quattro volte la produzione di radici fini (RYAN *et al.*, 1997), ed essere maggiore del 50% della respirazione superficiale (HÖGBERG *et al.*, 2001). A causa dell'incertezza nella stima della produzione di radici fini e per la carenza d'informazioni sulle altre componenti dell'allocazione di C nel suolo, relazioni generalizzanti fra produzione epigea ed ipogea in ecosistemi forestali possono essere vantaggiosamente identificate con l'approccio del bilancio di massa, che si basa sul concetto di conservazione di massa - Prima Legge della Termodinamica: tutto il C che entra nel suolo deve o lasciare il suolo oppure aumentare lo *stock* di C del suolo stesso (NADELHOFFER *et al.*, 1998). In tal senso, un'assunzione importante secondo RAICH e NADELHOFFER (1989) è che le variazioni annuali del C totale immagazzinato nel suolo siano piccole confronto ai flussi annuali dentro e fuori il suolo (boschi stabilizzati). Ciò implica, per l'applicazione del metodo, che gli *stocks* di C nei suoli forestali

siano allo stato stazionario (*steady-state*) nel breve periodo (1 anno), e quindi l'ammontare di C che entra nel suolo annualmente equivalga approssimativamente alle perdite annuali di C, al netto di ogni cambiamento a carico del C accumulato. In quest'analisi il suolo include la sostanza organica e la lettiera fine sulla superficie del terreno, ed esclude i detriti legnosi grossolani (> 1 cm di diametro) epigei ed ipogei.

La sostanza organica del suolo deriva dai detriti epigei e dalle radici fini. Questi *input* sono bilanciati dalla decomposizione della sostanza organica con produzione di CO₂, che rappresenta la via principale attraverso cui è perso il C nella maggior parte dei suoli forestali. Altri flussi di C (precipitazioni, ruscellamento, erosione, dilavamento, deposizioni, efflussi di metano) dentro e fuori il sistema suolo sono d'entità minore, e quasi trascurabili per la loro scarsa influenza sul bilancio totale del C del suolo (SCHLESINGER, 1977). Quindi, il rilascio di C dalle radici, dal suolo minerale, e dallo strato di lettiera attraverso i processi di decomposizione e respirazione (flusso superficiale di CO₂ dal suolo o respirazione del suolo, R_s) o per esportazione (erosione, dilavamento, efflusso di metano, P_e) deve bilanciare l'*input* di C epigeo (lettiera di foglie, frutti, fiori e germogli, P_a) addizionato di quello ipogeo (respirazione radicale, carboidrati usati dalle micorrize o per gli essudati, produzione di radici fini, P_b), al netto d'ogni variazione nel contenuto di C immagazzinato nelle radici (fini e strutturali, C_r), nella lettiera (C_l), o nel suolo (C_s), nell'unità di tempo (Δt):

$$R_s + P_e = P_a + P_b - \Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t \quad (1)$$

in altre parole, ogni *input* deve essere respirato, perso per dilavamento od erosione, oppure andare a modificare l'accumulo. Attraverso il principio della conservazione di massa, P_b può essere stimato per differenza misurando i flussi in uscita ed in entrata del sistema suolo-lettiera, e le variazioni a carico del C accumulato:

$$P_b = R_s + P_e - P_a + \Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t \quad (2)$$

Il concetto può essere raffigurato come una misura del flusso d'acqua in un pozzo, dal rubinetto posto sotto il pelo dell'acqua (Figura 4). In un certo intervallo temporale, il flusso dal rubinetto immerso (analogo a P_b) equivale all'acqua totale che esce dallo scarico (assimilabile a $R_s + P_e$) meno l'*input* totale dal rubinetto posto sopra il pelo dell'acqua (analogo a P_a), più ogni variazione del volume dell'acqua nel pozzo (assimilabile a $\Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t$). Il principio di conservazione di massa suggerisce che l'acqua in entrata attraverso il rubinetto inferiore può essere misurata, anche se l'acqua nel pozzo e quella in uscita dallo scarico è una miscela dei flussi dai due rubinetti. I problemi principali di quest'approccio consistono nel misurare con precisione ragionevole gli *input* e gli *output*, e le variazioni annuali del C

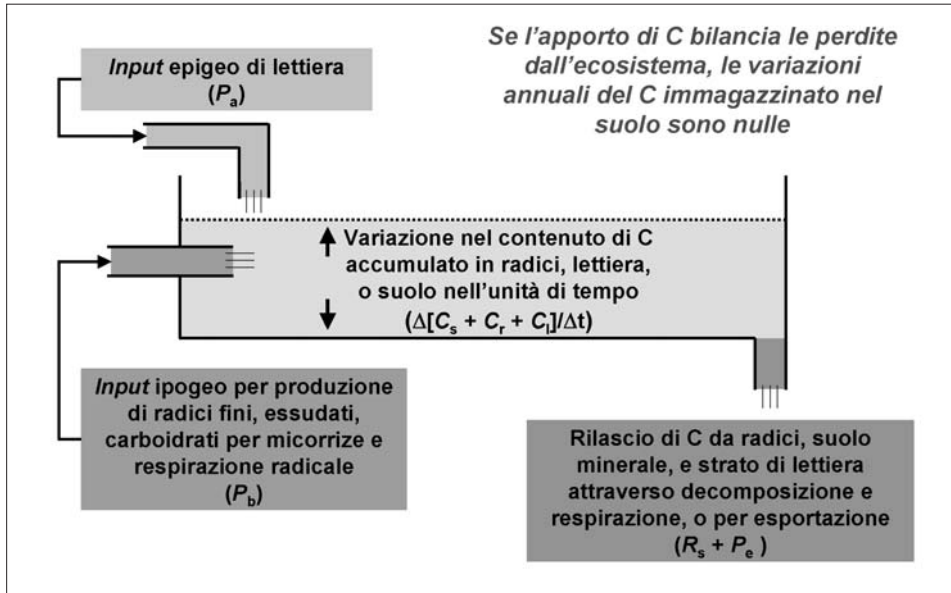


Figura 4 – Analogia del bilancio di massa del C nel suolo con il flusso d'acqua in un serbatoio, per stimare l'allocatione totale del C nel suolo (P_b). Il flusso d'acqua nel serbatoio dal rubinetto immerso (P_b) può essere calcolato misurando il flusso in uscita ($R_s + P_e$), il flusso in entrata dal rubinetto sopra il pelo dell'acqua (P_a), ed ogni variazione dell'acqua immagazzinata nel serbatoio per quel dato periodo ($\Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t$). Per il principio di conservazione della massa, il flusso d'acqua dal rubinetto sommerso equivale alle perdite al netto degli *input* più la variazione del livello dell'acqua immagazzinata. Analogamente, $P_b = R_s + P_e - P_a + \Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t$.

– *Analogy for mass balance approach to estimate the total belowground C allocation (P_b). The flux of water into the tub from the underwater faucet (P_b) can be calculated for any period of time by measuring the flux of water out of the tub ($R_s + P_e$), the flux into the tub from the faucet above water (P_a), and any change in water stored in the tub over the period ($\Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t$). Through conservation of mass, the flux of water from the underwater faucet equals outputs minus inputs plus storage change. Similarly, $P_b = R_s + P_e - P_a + \Delta[C_s + C_r + C_l]/\Delta t$.*

immagazzinato, e l'accumulo d'errori che si commette nei calcoli di P_b come somma dei vari componenti (ognuno col suo errore di calcolo).

In un suolo in cui gli *stocks* di C sono pressoché allo stato stazionario, rispetto al totale del C organico depositato, l'*input* annuale di detriti (*pools* di C da NPP epigea ed ipogea) è approssimativamente equivalente alla respirazione annuale degli organismi decompositori nel terreno, e la relazione fra respirazione eterotrofa ed apporto di detriti può essere semplificata:

$$R_h \approx P_a + P_b \quad (3)$$

in cui R_h è la respirazione eterotrofa (decomposizione di sostanza organica), P_a produzione di detriti epigei, P_b produzione di detriti ipogei (fattori espressi in unità di C, $\text{g m}^{-2} \text{anno}^{-1}$). La misura di R_h per suoli forestali è

difatti difficoltosa, perché la CO₂ prodotta dagli organismi del suolo che decompongono la sostanza organica è intimamente mescolata con quella prodotta dalle radici vitali. La somma dei processi respiratori eterotrofi ed autotrofi nel suolo può essere riportata come respirazione del suolo:

$$R_s \approx R_h + R_r \quad (4)$$

in cui R_s è la respirazione del suolo come flusso di CO₂, R_r è la respirazione radicale. In uno studio condotto su 54 siti forestali, BOND-LAMBERTY *et al.* (2004) hanno osservato che la respirazione autotrofa e quella eterotrofa risultavano ambedue molto correlate a R_s , considerando un ampio ventaglio di ecosistemi forestali. A livello globale, è possibile ipotizzare che R_h e R_r siano collegate reciprocamente, poiché entrambe dipendenti dal bilancio del C in foresta e dal rifornimento di assimilati. Combinando le equazioni 3 e 4 si ottiene una relazione riassuntiva:

$$R_s - P_a \approx P_b + R_r \quad (5)$$

Usando quest'ultima relazione, l'allocazione totale annua di C destinata alle radici ($P_b + R_r$) può essere stimata da misure di tassi annuali di respirazione del suolo (R_s) e di produzione di detriti epigei (P_a). La caduta di lettiera può essere usata come succedaneo della produzione di detriti epigei, scartando per semplicità l'*input* di C verso il suolo di detriti legnosi grossolani (un'analisi più accurata potrebbe includere questi, così come la lettiera dello strato erbaceo); in termini di C, la decomposizione della lettiera epigea equivale all'ammontare annuale di lettiera caduta, in condizioni di stato stazionario. La produzione di detriti ipogei include tutto il C trasferito dalle radici e dalle micorrize verso il suolo (produzione di radici fini); allo stato stazionario, l'*input* di C nel suolo attraverso essudati radicali, desquamazione delle radici, morte di radici e micorrize equivale ai tassi annuali di decomposizione delle radici morte e sostanza organica d'origine radicale nel terreno.

COMPILAZIONE DEL DATABASE DI RESPIRAZIONE DEL SUOLO E CADUTA DI LETTIERA IN ECOSISTEMI FORESTALI

La respirazione del suolo e la caduta di lettiera sono state misurate in una varietà d'ecosistemi forestali, in diverse regioni del pianeta. Stime annuali di respirazione del suolo e caduta di lettiera fine per ecosistemi forestali reperibili in letteratura per tutti i continenti permettono la compilazione di raccolte con il proposito di trovare correlazioni generalizzanti (RAICH e NADELHOFFER, 1989; GOWER *et al.*, 1996; RAICH e TUFEKCIOGLU, 2000; DAVIDSON *et al.*, 2002). In questo studio, entrambi i parametri sono

stati considerati variare stagionalmente, e sono stati utilizzati solo i siti di cui sono disponibili stime annuali. La lettiera è riferita come quella fine raccolta mediante apposite trappole ed include foglie, semi, frutti, fiori e rametti inferiori ad 1 cm di diametro; assumendo che la lettiera è al 48% composta di C. I due parametri non sono stati sempre misurati contemporaneamente nella medesima parcella o durante gli stessi anni, ma nell'analisi sono stati inclusi solo i siti di cui erano disponibili misure di caduta di lettiera accurate. Poiché solo alcuni siti sono vicini all'assunzione della condizione di stabilità (NADELHOFFER *et al.*, 1998), i dati sono stati suddivisi in due gruppi: foreste mature che non hanno subito disturbi importanti negli ultimi 45 anni (età > 45 anni) e formazioni giovani che sono in recupero da disturbi recenti (età < 45 anni). Sebbene alcuni siti maturi continuano ad accumulare C (GOULDEN *et al.*, 1996; HOLLINGER *et al.*, 1999; LAW *et al.*, 2000), la maggior parte del C è probabilmente accumulata nel soprassuolo (biomassa viva e morta) e non nel suolo (GAUDINSKI *et al.*, 2000). Il tempo medio di residenza del C attivamente circolante nel suolo è nell'ordine d'alcuni decenni (TRUMBORE, 2000), e lo *stock* di C in boschi che non hanno subito disturbi importanti per alcune decadi è probabile sia vicino allo stato stazionario. I cambiamenti del clima, le deposizioni azotate, l'effetto dell'innalzamento del livello di CO₂ atmosferica e lo stato successionale possono contribuire alla violazione delle assunzioni di stabilità, ma i cambiamenti degli *stocks* di C nel suolo, dovuti a questi processi, dovrebbero essere grandi relativamente ai tassi annuali di caduta di lettiera e respirazione del suolo per influenzare il calcolo dell'allocazione totale di C nel suolo. In questo studio, abbiamo ipotizzato che le relazioni di RAICH e NADELHOFFER (1989) e DAVIDSON *et al.* (2002) fossero applicabili solo alle foreste catalogate come mature.

RAICH e NADELHOFFER (1989) utilizzando dati derivanti da foreste boreali, temperate, e tropicali, conifere e latifoglie (27-170 anni d'età), hanno osservato che la respirazione del suolo come evoluzione di C da CO₂ aumenta sistematicamente con l'apporto di lettiera secondo una relazione lineare:

$$R_s = (2.92P_a) + 130 \quad (6)$$

$(r^2 = 0.71, P < 0.00001, n = 30)$

Utilizzando il modello del bilancio del C (C totale allocato alle radici ≈ respirazione del suolo a carico di radici vive ed eterotrofi – apporto lettiera epigea + *export* per erosione e dilavamento + ΔC_r delle radici fini e strutturali – ΔC_s del suolo superficiale e minerale) è possibile comporre un bilancio semplificato del C nel suolo di queste foreste. RAICH e NADELHOFFER (1989) hanno descritto una relazione lineare e positiva a scala globale fra C allocato alle radici in bosco (per la produzione di tessuti più la respirazione) ed appor-

to di lettiera, assumendo l'effetto del fattore ($export + \Delta C_r - \Delta C_s$) marginale rispetto ai flussi di C nella lettiera e nella respirazione del suolo:

$$P_b = (1.92P_a) + 130 \quad (7)$$

$$(r^2 = 0.52, P < 0.001, n = 30)$$

La CO_2 è prodotta nel suolo dalla decomposizione della sostanza organica derivante da lettiera e radici ($P_a + P_b$), ed attraverso la respirazione radicale (R_r). Queste osservazioni sono state confermate da NADELHOFFER *et al.* (1998), che a loro volta hanno contraddetto le questioni sollevate da GOWER *et al.* (1996) sulla validità delle relazioni a scala globale fra caduta di lettiera ed allocazione del C nel suolo.

Tali relazioni sono state suffragate dall'analisi di DAVIDSON *et al.* (2002) che hanno trovato coefficienti delle relazioni globali fra respirazione annuale del suolo e caduta annuale di lettiera, e fra allocazione totale di C nel suolo e caduta annuale di lettiera statisticamente simili a quelli ottenuti da RAICH e NADELHOFFER (1989), sebbene con pendenza tendenzialmente maggiore:

$$R_s = (3.63P_a) + 178 \quad (8a)$$

$$(r^2 = 0.74, P < 0.0001, n = 34)$$

$$P_b = (2.63P_a) + 178 \quad (8b)$$

$$(r^2 = 0.60, P < 0.0001, n = 34)$$

Le differenze fra i due studi sono state attribuite principalmente alla sottostima della respirazione del suolo nel caso della maggioranza degli studi citati da RAICH e NADELHOFFER (1989). Basse stime di flusso di CO_2 dal suolo vengono ottenute con l'uso di assorbenti chimici della CO_2 (calce sodata) in sistemi di misura statici, oppure per l'inserimento di camere collegate ad analizzatori di gas all'infrarosso (IRGA) troppo approfonditamente nel terreno. RAICH e NADELHOFFER (1989), in ogni caso, hanno escluso dall'analisi i dati ottenuti tramite sistemi di misura ritenuti poco attendibili, e DAVIDSON *et al.* (2002) hanno utilizzato valori di respirazione del suolo ottenuti tramite IRGA.

Nello studio presente, attraverso la compilazione aggiornata di dati di respirazione del suolo come C da CO_2 e di C apportato con la lettiera epigea derivanti da studi su foreste giovani e mature (Appendice 1), è stato possibile ricavare una relazione generale di tipo lineare che estende e conferma gli studi in precedenza citati (Figura 5):

$$R_s = (3.09P_a) + 140 \quad (9)$$

$$(r^2 = 0.58, P < 0.0001, n = 132)$$

Le conclusioni di RAICH e NADELHOFFER (1989) e DAVIDSON *et al.* (2002), che, in media, l'evoluzione di CO_2 per respirazione annuale del suolo costituisce circa il triplo del C apportato con la lettiera, sono state

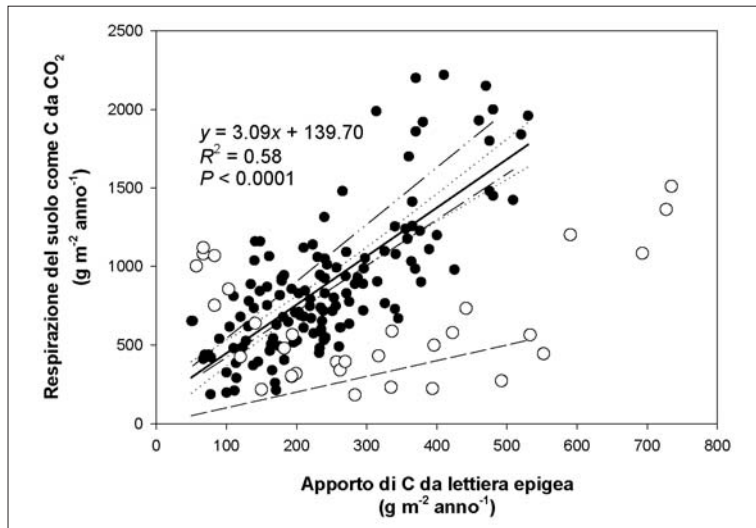


Figura 5 – Relazione fra respirazione del suolo (misurata come C da CO_2) e caduta di lettiera (come C) in vari ecosistemi forestali del globo (vedi Appendice 1). I punti relativi a tassi di respirazione del suolo ottenuti con metodi considerati poco attendibili (*sensu* RAICH e NADELHOFFER 1989) sono illustrati come cerchi bianchi (○); tutti gli altri valori sono rappresentati come cerchi neri (●). La linea continua (—) mostra la regressione lineare fra respirazione del suolo e caduta di lettiera (equazione riportata nel riquadro); le linee punteggiate (····) rappresentano i limiti di confidenza della relazione al 95%. La linea tratteggiata (- - -) raffigura l'equivalenza fra respirazione del suolo e caduta di lettiera. Le linee (- - -) e (- - - -) raffigurano le regressioni generali dedotte da RAICH e NADELHOFFER (1989) e DAVIDSON *et al.* (2002), rispettivamente.

– *The relationship between soil respiration (measured as CO_2 C) and litterfall (as C) in forest ecosystems of the world (see Appendix 1). Soil respiration rates that were obtained with unreliable techniques (*sensu* RAICH and NADELHOFFER 1989) are shown as open circles (○); all other values are shown as solid circles (●). The solid line (—) shows the linear regression between soil respiration and litterfall; dotted lines (····) represent 95% confidence interval of the relationship. The dashed line (- - -) shows where soil respiration equals litterfall. Lines (- - -) and (- - - -) represent general regressions from RAICH and NADELHOFFER (1989) and DAVIDSON *et al.* (2002), respectively.*

confermate, pure considerando le foreste giovani. Opportunamente ripuliti dei dati riferiti a metodi di misura poco attendibili, queste relazioni generali indicano che, negli ecosistemi forestali, l'allocazione di C nel suolo equivale a circa il doppio o più del C derivante dalla caduta di lettiera (Figura 6A):

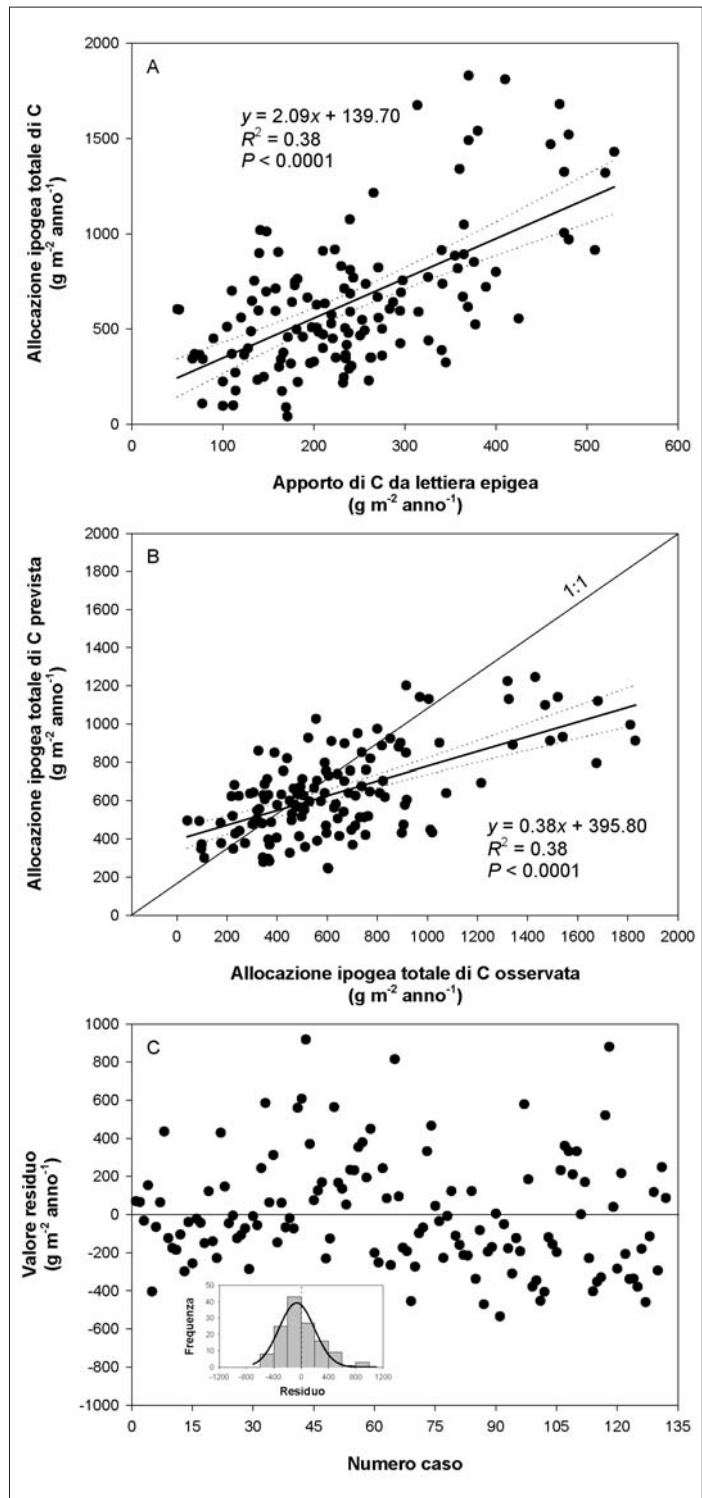
$$P_b = (2.09P_a) + 140 \quad (10)$$

$$(r^2 = 0.38, P < 0.0001, n = 132)$$

L'analisi grafica non ha mostrato nessun andamento dei residui del modello di regressione lineare stimato rispetto ai valori della variabile esplicativa; la distribuzione delle varianze è stata piuttosto omogenea, e non ha evidenziato effetti rilevanti d'altre componenti (Figura 6B). In definitiva, nei casi considerati il modello lineare è stato adeguato mostrando residui pressoché normalmente distribuiti, sebbene con una piccola sottostima (Figura 6C).

Figura 6 – (A) Relazione fra allocazione totale di C nel suolo ed apporto di lettiera epigea (come C) in vari ecosistemi forestali del globo (vedi Appendice 1). L'allocazione di C nel suolo è calcolata come differenza fra respirazione del suolo e caduta di lettiera per ogni foresta. La linea continua (—) mostra la regressione lineare fra allocazione di C nel suolo e caduta di lettiera (equazione riportata nel riquadro); le linee punteggiate (·····) rappresentano i limiti di confidenza della relazione al 95%. (B) Relazione fra valori previsti ed osservati d'allocazione totale di C nel suolo. La linea continua (—) mostra la regressione lineare fra valori previsti ed osservati (equazione riportata nel riquadro, la relazione 1:1 è pure riportata); le linee punteggiate (·····) rappresentano i limiti di confidenza della relazione al 95%. (C) Analisi grafica dei valori residui.

– (A) *The relationship between total belowground C allocation and aboveground litterfall (as C) in forest ecosystems of the world (see Appendix 1). Soil C allocation is calculated as the difference between soil respiration and litterfall for individual forests. The solid line (—) shows the linear regression between belowground C allocation and litterfall; dotted lines (·····) represent 95% confidence interval of the relationship. (B) The relationship between predicted and observed rates of total belowground C allocation. The solid line (—) shows the linear regression between predicted and observed values (the 1:1 relationship is also reported); dotted lines (·····) represent 95% confidence interval of the relationship. (C) Residual analysis.*



ROBUSTEZZA DEL MODELLO GLOBALE D'ALLOCAZIONE
DEL CARBONIO NEL SUOLO

La pendenza e l'intercetta delle rette di regressione fra respirazione del suolo e caduta di lettiera sono state confrontate con quelle degli studi di RAICH e NADELHOFFER (1989) e DAVIDSON *et al.* (2002) mediante l'analisi dell'omogeneità dell'errore, ed i coefficienti sono stati confrontati per la significatività, *t*-test di Student. Considerando sia foreste mature sia giovani, la pendenza della relazione riportata nella presente raccolta è risultata non significativamente diversa da quella descritta in RAICH e NADELHOFFER (1989), ma significativamente meno ripida ($P < 0.01$) rispetto a quella riportata da DAVIDSON *et al.* (2002); l'intercetta, invece, è stata intermedia e consistentemente ($P < 0.01$) diversa nello studio presente rispetto ai due sopra citati (per le diverse popolazioni di dati utilizzate). Scorporando le regressioni in base all'età raggiunta dai popolamenti al momento delle misure, in generale, le foreste mature (Figura 7A) mostrano minore pendenza ($P < 0.05$) e maggiore intercetta ($P < 0.01$) rispetto alle formazioni giovani (Figura 7B), come osservato da DAVIDSON *et al.* (2002), indicando per le seconde un probabile superiore tasso di respirazione radicale o di decomposizione della lettiera ipogea, che contribuirebbe alla maggiore respirazione del suolo rispetto ai tassi di decomposizione della lettiera epigea. In ogni caso, confrontando gli studi separatamente, le pendenze delle regressioni per le foreste giovani e mature sono risultate diverse ($P < 0.05$ e 0.01 , rispettivamente) da quelle riportate da DAVIDSON *et al.* (2002), ma simili a quelle di RAICH e NADELHOFFER (1989); l'intercetta è risultata sempre significativamente diversa rispetto alle altre due ricerche ($P < 0.01$). DAVIDSON *et al.* (2002) hanno suggerito di interpretare i loro risultati con cautela, per la scarsa rappresentazione di siti con caduta di lettiera superiore a 250 g C m^{-2} per anno e per l'assenza nella loro compilazione di diversi biomi importanti, come le foreste boreali. Il confronto può anche essere stato influenzato dalle diverse definizioni di lettiera fine adottate nei singoli lavori citati, o per i differenti sistemi di raccolta della lettiera e protocolli di stima della respirazione del suolo. Incertezze legate agli schemi di campionamento ed ai tipi di strumentazione sono pure ipotizzabili. In sintesi, lo scarto fra numero di foreste mature considerate rispetto a quelle giovani è stato relativamente basso (71 *vs.* 61), e non sono state rilevate differenze con lo studio di RAICH e NADELHOFFER e scarse in valore assoluto rispetto a quello di DAVIDSON *et al.* (2002), seppure significative in quest'ultimo caso.

Dall'analisi del modello a scala globale è possibile concludere che l'allocazione totale del C verso le radici aumenta con la NPP epigea e che il rapporto fra allocazione totale del C verso le radici e NPP epigea effettiva-

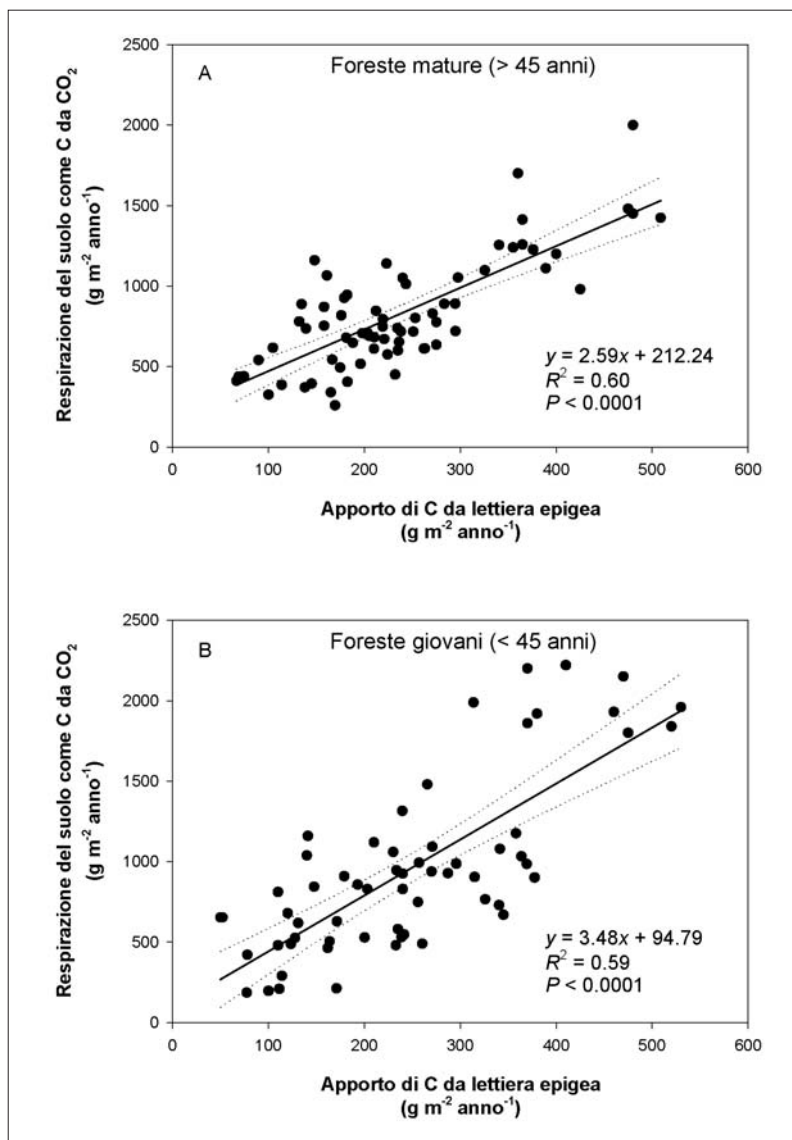


Figura 7 – Relazione fra valori previsti di respirazione del suolo ed apporto di lettiera epigea in foreste mature (> 45 anni; A) e giovani (< 45 anni; B). La linea continua (—) mostra la regressione lineare fra respirazione del suolo e caduta di lettiera (equazione riportata nel riquadro); le linee punteggiate (· · · · ·) rappresentano i limiti di confidenza della relazione al 95%. Le linee (- - -) e (- · · · -) raffigurano le regressioni concernenti foreste mature e giovani ricavate da RAICH e NADELHOFFER (1989) e DAVIDSON *et al.* (2002), rispettivamente.

– The relationship between predicted of soil respiration and aboveground litterfall in mature forests (> 45 years of age; A) and young forests (< 45 years of age; B). The solid line (—) shows the linear regression between soil respiration and litterfall; dotted lines (· · · · ·) represent 95% confidence interval of the relationship. Lines (- - -) and (- · · · -) represent regressions for mature and young forests from RAICH and NADELHOFFER (1989) and DAVIDSON *et al.* (2002), respectively.

mente diminuisce lungo gradienti generali di disponibilità delle risorse (NADELHOFFER *et al.*, 1998). Nelle foreste mature l'allocazione del C nel suolo è almeno il doppio del C fornito dalla lettiera epigea, e l'intercetta di questa relazione diversa da zero indica che l'allocazione totale del C nel suolo può essere più del doppio del C fornito dalla lettiera epigea laddove il tasso di produzione di lettiera è relativamente basso. La variabilità spaziale e quella annuale all'interno dello stesso sito indica che la stima del C totale allocato nel suolo attraverso misure di caduta di lettiera e respirazione del suolo potrebbe probabilmente migliorare mediando i dati su più anni. La relazione globale è comunque abbastanza robusta e dimostra che l'allocazione totale di C nel suolo è il singolo maggiore flusso di questo elemento in ecosistemi forestali, a parte l'assimilazione della *canopy*. BOND-LAMBERTY *et al.* (2004) hanno trovato una relazione significativa e positiva fra l'*input* totale di detriti (assunto equivalente alla NPP delle radici fini più la caduta di lettiera epigea) e la respirazione eterotrofa degli organismi del suolo, mentre quella autotrofa delle radici non era correlata alla NPP:

$$\text{Respirazione eterotrofa} = (0.61 \text{ Totale detriti}) + 253 \quad (11)$$

$$(r^2 = 0.56, P < 0.0001, n = 37)$$

Gravi disturbi alla foresta rendono l'assunzione dello stato stazionario dei *pools* di C difficilmente applicabile; in tal caso, termini aggiuntivi del modello, considerati prescindibili, diventano necessari nell'approccio del bilancio di massa. Quando il suolo forestale è in fase di accumulo (*aggrading ecosystems*), la caduta di lettiera potrebbe non rappresentare una stima effettiva della produzione di CO₂ per decomposizione della lettiera stessa. Analogamente, se la lettiera epigea od ipogea è incorporata nella sostanza organica del terreno in modo instabile, o se è presente significativa erosione del suolo, la variazione dello *stock* di C nel suolo può divenire importante. Ciò rende importante lo sforzo per raccogliere informazioni per quei sistemi forestali poco o per nulla rappresentati in queste raccolte di dati, come i boschi cedui dell'ambiente Mediterraneo, di difficile catalogazione in questo tipo d'analisi. In un ceduo di cerro sulle colline del Lazio recentemente utilizzato, l'apporto di C annuo per caduta di lettiera è stato stimato in 36 g m⁻² anno⁻¹, valutata in quasi 1/4 di quella precedente la ceduzione (che quindi ammonterebbe a circa 145 g m⁻² anno⁻¹), mentre la respirazione annuale media del suolo era di 2.9 μmol m⁻² s⁻¹, equivalente grossomodo a 1097 g C m⁻² anno⁻¹ (REY *et al.*, 2002). I valori concernenti questo bosco, estrapolati a prima della ceduzione, rientrerebbero nell'intervallo di previsione (95%) della relazione globale fra respirazione del suolo e caduta di lettiera riportata nel presente studio. In una «cerreta a farnetto» del Molise, Monte Vairano, governata a ceduo (polloni con età prevalente di circa 7-8 anni e presenza di grosse matricine), l'apporto di C annuo per caduta di let-

tiera epigea è stato stimato in circa $175 \text{ g m}^{-2} \text{ anno}^{-1}$ (TOGNETTI e MARCHETTI, dati non pubblicati). In ambiente Mediterraneo l'umidità del terreno è un fattore critico di controllo per la respirazione del suolo e quindi le previste variazioni nel regime pluviometrico potrebbero avere un effetto anche superiore a quello dell'aumento delle temperature sul bilancio del C dei boschi cedui della regione.

Le stime del contributo delle radici alla respirazione del suolo possono risultare elevate, poiché applicando questo metodo l'*input* di detriti nel suolo dalle piante erbacee o legnose ($> 1 \text{ cm}$ di diametro) è stato ignorato. Inoltre, anche il flusso di C lisciviato può essere consistente in soprassuoli radi e/o degradati. La lettiera dello strato erbaceo contribuisce in media per il 5% della lettiera fine nelle foreste temperate (RAICH e NADELHOFFER, 1989), e ciò corrisponderebbe ad una possibile sovrastima dell'allocazione totale del C nel suolo di circa il 3%. La produzione di detriti legnosi grossolani nelle foreste temperate oscilla fra il 20% ed il 90% della lettiera fine, ma solo una parte del C della lettiera legnosa è addizionata ed incorporata al suolo, e gran parte è rilasciata direttamente come CO_2 (RAICH e NADELHOFFER, 1989). Le misure di lettiera fine e respirazione del suolo soffrono delle stesse distorsioni; infatti, le prime non includono gli *input* di detriti legnosi grossolani e le seconde non comprendono la CO_2 rilasciata per decomposizione dei detriti legnosi sulla superficie del terreno. In ogni caso, i detriti legnosi grossolani costituiscono un'importante componente della produzione totale di detriti epigei, stimata intorno al 15-25%, ma in aumento con l'età della foresta (HARMON *et al.*, 1986), ed una parte del C che viene incorporato nel suolo porta ad una sottostima degli *input* di detriti epigei, e conseguentemente ad una sovrastima dell'allocazione totale del C nel suolo. Anche in questo caso sono necessari studi che chiariscano meglio l'effettivo ammontare del C di detriti legnosi rilasciato direttamente nell'atmosfera senza passare per il suolo. Sebbene non sia possibile distinguere la CO_2 prodotta per respirazione delle radici vive da quella derivante dai processi di decomposizione dei detriti d'origine radicale, è possibile stimare la somma di questi due processi e porre un limite superiore all'allocazione totale del C verso le radici negli ecosistemi forestali. Le relazioni derivanti dall'applicazione del metodo del bilancio di massa sono, in ogni modo, consistenti con l'osservazione che respirazione del suolo e caduta di lettiera aumentano proporzionalmente lungo un gradiente latitudinale (SCHLESINGER, 1977).

I tassi di respirazione del suolo sono positivamente correlati con le temperature e le precipitazioni annuali medie (RAICH e SCHLESINGER, 1992). Negli ecosistemi forestali, la produzione di lettiera epigea e l'allocazione di C nel suolo sembrano notevolmente interrelate e controllate dagli

stessi fattori. Tuttavia, la produzione annuale di radici fini (un componente fondamentale dell'allocazione di C nel suolo, e variabile da 25 a 820 g C m⁻² anno⁻¹) in siti forestali e la NPP o la produzione di lettiera epigea non sembrano variare all'unisono su scala globale, sebbene metodi di stima diversi abbiano fornito risultati contrastanti (NADELHOFFER e RAICH, 1992). Nonostante la produzione di lettiera e l'allocazione totale di C nel suolo aumentino all'unisono, c'è grande incertezza sull'eventuale variazione del rapporto fra allocazione epigea ed ipogea del C lungo un gradiente di caduta di lettiera. Secondo le stime compilate nel presente lavoro l'allocazione relativa del C alle radici diminuisce approssimativamente da 12 a 2.5 con incrementi del C di lettiera da 50 a circa 200 g m⁻² anno⁻¹, ma cambia poco con l'aumentare del C di lettiera da 200 ad oltre 500 g m⁻² anno⁻¹ (Figura 8). L'analisi a scala globale può, in effetti, mascherare importanti variabilità interregionali. Analisi indipendenti del bilancio del C e dell'N in ecosistemi forestali indicano che la produzione ipogea aumenta con quella epigea, e suggeriscono che queste due componenti della NPP sono correlate e limitate dagli stessi fattori (NADELHOFFER e RAICH, 1992).

Le stime d'allocazione totale di C nel suolo fatte tramite il modello del bilancio di massa possono essere accettabili per analisi a scala globale e per

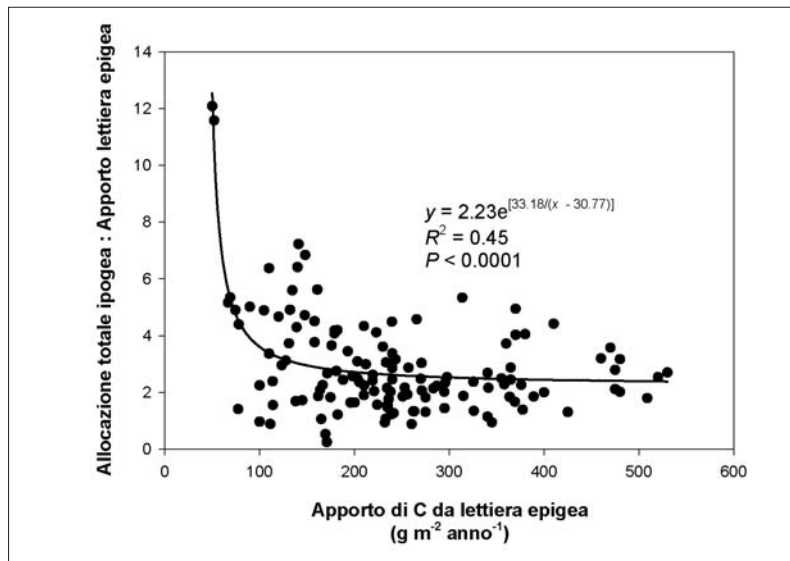


Figura 8 – Rapporto previsto fra allocazione totale di C nel suolo ed apporto di lettiera epigea (C) in funzione del gradiente di tassi crescenti della produzione di lettiera epigea (—); l'equazione esponenziale che meglio rappresenta la relazione è mostrata nel riquadro.

– Predicted ratio between total belowground C allocation and aboveground litterfall (C) along a gradient of increasing rates of aboveground litter production in forest ecosystems (—).

ottenere previsioni grossolane, ma se utilizzate per singoli siti sperimentali possono non essere altrettanto attendibili (GOWER *et al.*, 1996). Come osservato da DAVIDSON *et al.* (2002), anche in questo studio, gli intervalli dei tassi di respirazione del suolo e di caduta della lettiera per foreste di latifoglie temperate sono relativamente piccoli, e la regressione non è significativa. A prescindere dal bioma, le differenze nell'allocazione epigea ed ipogea di C possono variare in funzione del clima, dell'uso del suolo in passato, delle vicende vitali della specie dominante, e del tipo di terreno. L'importanza di tale generalizzazione, sebbene non universale neppure nelle foreste prossime allo stato stazionario, risiede nel fornire un punto di riferimento (rapporto 1:2 fra lettiera epigea e allocazione di C nel suolo) da cui verificare la divergenza proprio in quei sistemi poco rappresentati come i boschi Mediterranei, ed in particolare quelli sottoposti attualmente a ceduzione od in via di conversione all'alto fusto. L'approccio del bilancio del C, benché non consideri la ripartizione dell'allocazione del C nel suolo in biomassa e respirazione autotrofa, pone, in ogni caso, un limite superiore per le varie componenti dell'allocazione, quali la respirazione delle micorrizze, la respirazione radicale, la produzione di biomassa. In effetti, mentre i detriti radicali entrano nel ciclo del C del suolo la CO₂ dalla respirazione viene rilasciata direttamente nell'atmosfera.

Appare necessario sviluppare anche negli ambienti meno studiati una rete di monitoraggio a lungo termine per cogliere variazioni degli *stocks* di C nelle radici e nel suolo, o cambiamenti dell'allocazione totale di C nel suolo durante il corso di più anni. Misure eseguite su singoli anni non consentono, infatti, di determinare se il sito ha un'allocazione totale del C nel suolo sopra o sotto la media, o se stanno cambiando gli *stocks* di C nel suolo e nelle radici, oppure se l'anno in questione riflette semplicemente condizioni anomale di respirazione del suolo o caduta di lettiera. In effetti, questo approccio presuppone che i controlli sulla respirazione del suolo e sulla produzione di lettiera epigea operino contemporaneamente, ma variazioni interannuali possono essere oscurate se le misure sono fatte per solo un anno. Nonostante la prossimità del bosco allo stato stazionario, in termini di cambiamenti decadali degli *stocks* di C del suolo, importanti variazioni possono sempre verificarsi a carico di questi *pools* a scala annuale per effetti climatici sulla produzione di foglie, variazioni della caduta di lettiera, della decomposizione, dell'allocazione a semi e frutti, degli erbivori (PREGITZER e BURTON, 1991). A scala annuale, i confronti della respirazione del suolo con la caduta di lettiera possono rivelare variazioni interannuali dell'allocazione epigea ed ipogea di C, ma sarebbe difficile distinguere fra variazioni temporali nell'allocazione di C così dedotta e guadagni o perdite nel breve periodo (variabile) degli *stocks* di C nel terreno forestale. Inoltre, la disponibilità

delle risorse, in particolare acqua e nutrienti, potrebbe influire significativamente sull'allocazione di C negli alberi, influenzando il rapporto fra lettiera epigea e allocazione ipogea (GOWER *et al.*, 1996). Inoltre, rimangono poco studiati i processi che contribuiscono, insieme alla produzione di radici fini, all'allocazione totale di C nel suolo, quali la respirazione di radici e micorrizze insieme che può essere nell'ordine del 30-62% del flusso totale di CO₂ dal suolo per le foreste temperate (BOWDEN *et al.*, 1993).

Le relazioni proposte suggeriscono che la respirazione del suolo è maggiore nelle foreste caratterizzate da un tasso di produzione di detriti più rilevante. Ciò sembra plausibile se i detriti vegetali forniscono effettivamente l'energia che guida la respirazione del suolo. A scala di bioma, RAICH e SCHLESINGER (1992) hanno riportato che la respirazione del suolo e la NPP sono correlate linearmente. Quindi, l'evidenza che i tassi di produzione vegetale e la respirazione del suolo siano processi collegati appare consistente. Le piante possono controllare l'attività degli eterotrofi attraverso la regolazione del rifornimento di C, ma l'attività microbica è altrettanto in grado di limitare la produzione vegetale attraverso gli effetti sulla disponibilità dei nutrienti. Date le grandi differenze strutturali, fisiologiche e filogenetiche fra le tipologie forestali considerate in quest'analisi, la relativamente scarsa variabilità in respirazione del suolo osservata per queste foreste suggerisce che i tassi di respirazione del suolo sono controllati principalmente da fattori climatici e pedologici, e secondariamente dalla vegetazione (RAICH e TUFEKCIOGLU, 2000). Il confronto diretto di siti in cui solo il tipo di vegetazione è la principale variabile distintiva, ha mostrato che i tassi di respirazione del suolo in foreste di conifere sono minori di quelli in contigue foreste di latifoglie (stesse condizioni pedo-climatiche) di circa il 10% (RAICH e TUFEKCIOGLU, 2000), sebbene altri studi riportano differenze irrilevanti quando i valori di respirazione sono normalizzati in funzione delle temperature medie mensili (RAICH e POTTER, 1995). Le interazioni fra condizioni del clima e del terreno generano limitazioni fondamentali sui tassi potenziali di respirazione del suolo, nello stesso modo in cui determinano i tassi di produttività degli alberi. Questi fattori, indipendenti dal tipo di vegetazione, possono effettivamente regolare le correlazioni a scala globale fra respirazione del suolo e tipologia e produttività delle foreste. Le piante producono sostanza organica che nutre gli organismi terricoli, e questi operano trasformazioni che rendono i nutrienti disponibili alla vegetazione. La produzione ed il consumo di sostanza organica sono processi inestricabilmente collegati e sono entrambi controllati da temperatura, umidità e condizioni del substrato, indipendentemente dalla vegetazione presente.

GESTIONE COMBINATA DELLE FORESTE E DEL CARBONIO TERRESTRE

Le foreste europee sono gestite a scala regionale o comprensoriale, e perché azioni importanti siano intraprese per aumentare le capacità potenziali di sequestrare C gli aspetti forestali del Protocollo di Kyoto devono essere trasferiti a scala di progetto. A partire dagli anni 50, la crescita degli alberi in Europa ha iniziato ad eccedere le perdite causate dai tagli e per eventi naturali (KUUSELA, 1994), risultando in una crescita dello *stock* d'alberi nelle foreste dell'intera regione. Questo aumento è stato significativo in termini di C, ed è stato stimato che gli alberi delle foreste dell'Unione Europea hanno accumulato 63 Tg di C all'anno negli anni 90 (LISKI *et al.*, 2000). L'espansione della biomassa arborea può anche aumentare lo *stock* di C nel terreno, differenza fra *input* di lettiera e decomposizione del C del suolo nel tempo. Il suolo accumula C perché l'aumento della biomassa arborea induce una maggiore produzione di lettiera. Ciò implica che il *sink* di C nel suolo possa essere gestito attraverso pratiche selvicolturali che abbiano particolare effetto sulla produzione di lettiera, come il regime dei tagli, il tipo di governo e la scelta della specie. A causa della lenta dinamica del C nel suolo, occorre tempo perché cambiamenti nella gestione forestale abbiano un pieno effetto sul C del suolo stesso (LISKI *et al.*, 2002). In questo modo, il suolo potrebbe regolare le fluttuazioni del bilancio del C delle foreste causate dalle variazioni annuali del grado d'utilizzazione. Le stime attuali dei tassi d'accumulo del C nei suoli forestali sono comparabili a quelle osservate dopo la conversione di terreni agricoli a soprassuoli forestali, circa 20-60 g m⁻² l'anno in base ad unità di superficie. Considerando che in studi sull'effetto delle pratiche di riforestazione il tasso d'accumulo del C nel suolo è risultato dell'ordine di 34 g m⁻² l'anno (POST e KNOWN, 2000) e che l'area sottoposta ad afforestazione in Europa negli ultimi decenni è stata solo pochi punti percentuali rispetto alla copertura forestale attuale, sembra probabile che il *sink* futuro del C di suoli forestali Europei dipenderà poco da nuovi impianti ma piuttosto sarà determinato principalmente dalla gestione delle foreste presenti.

La crescita di un bosco in seguito ad un taglio a raso segue una curva di crescita di tipo logistico – inizialmente lenta mentre la foresta occupa l'area, poi rapida con l'avvento della copertura delle chiome, quindi in declino quando la foresta matura ed i tassi di respirazione avvicinano quelli di fotosintesi. La gestione forestale, da sempre, ha focalizzato gli sforzi sulla possibilità di misurare e prevedere il volume legnoso del fusto, ed in molti casi l'impegno è stato quello di misurare la biomassa epigea. La contabilità del C, *sensu* Protocollo di Kyoto, richiede tuttavia la misura completa e la previsione futura di tutto il C in foresta, inclusi fusti, chiome, sistema radi-

cale e suolo. Le foreste possono essere gestite a fini produttivi e di conservazione. Nel caso in cui la conservazione sia l'obiettivo principale e s'intenda mantenere le foreste senza operare tagli, il periodo iniziale di crescita fino alla maturità rappresenterà la fase di sequestro del C. Nelle foreste che sono gestite attraverso tagli ciclici, la contabilità del C include necessariamente periodi di sequestro e periodi d'emissione in funzione delle utilizzazioni. Da un punto di vista commerciale, un mercato dei crediti di C potrebbe stimolare l'impianto di nuove foreste, almeno nei paesi con caratteristiche territoriali idonee. Le foreste di conservazione potrebbero consentire ricavi economici dal sistema dei crediti di C, se i meccanismi del Protocollo di Kyoto saranno effettivamente finalizzati ed applicati. Le foreste di produzione, quindi, beneficerebbero di un flusso monetario durante i primi stadi di sviluppo, laddove lunghi intervalli temporali senza reddito agiscono come impedimento all'investimento nello sviluppo forestale. Un approccio integrato deve prevedere che il sequestro di C avvenga nel lungo periodo, altrimenti ogni credito guadagnato sarà perso e occorrerà riacquistarlo se la foresta è tagliata, o convertita a pascolo ed altri usi non forestali. Sebbene le dinamiche di sequestro del C differiscano fra specie, per livelli massimi raggiunti ed andamento temporale durante il ciclo colturale (Figura 9A), esse condividono un periodo iniziale di crescenti tassi seguiti da un successivo declino. Quindi, in termini d'accumulo di C sequestrato, anche le curve delle rese di C mostrano un andamento di tipo logistico-sigmoide (Figura 9B). Utilizzazioni parziali del bosco possono fornire gli stessi prodotti forestali dei sistemi tradizionali di gestione più intensiva, senza pregiudicare l'immagazzinamento del C (HARMON e MARKS, 2002). Quindi, l'estrazione dal bosco d'adeguati assortimenti legnosi non è incompatibile con sistemi che prevedono l'aumento del C immagazzinato.

La realizzazione della capacità di sequestrare C a scala territoriale implica un cambiamento d'uso del suolo, che può causare deriva nelle condizioni sociali, economiche ed ambientali. Il valore del sequestro di C in un regime internazionale di commercio di crediti può stimolare la riforestazione in aree degradate, ma anche competere con sistemi agricoli e pastorali tradizionali. Dove le pratiche agricole sono in declino, tuttavia, i crediti per sequestro di C possono stimolare una crescita economica, incoraggiando la riforestazione e le associate pratiche forestali. In molte aree dell'Italia, ma anche diffusamente nel Bacino del Mediterraneo, la riforestazione è auspicabile e necessaria fra l'altro per riabilitare aree degradate, migliorare la qualità dell'acqua, prevenire l'erosione del suolo e gli smottamenti, gestire le falde acquifere. Nell'area Mediterranea, la deforestazione per dare spazio all'agricoltura, alle industrie, all'urbanizzazione ed al turismo ha provocato lo sfruttamento eccessivo delle riserve idriche e l'infiltrazione d'acqua

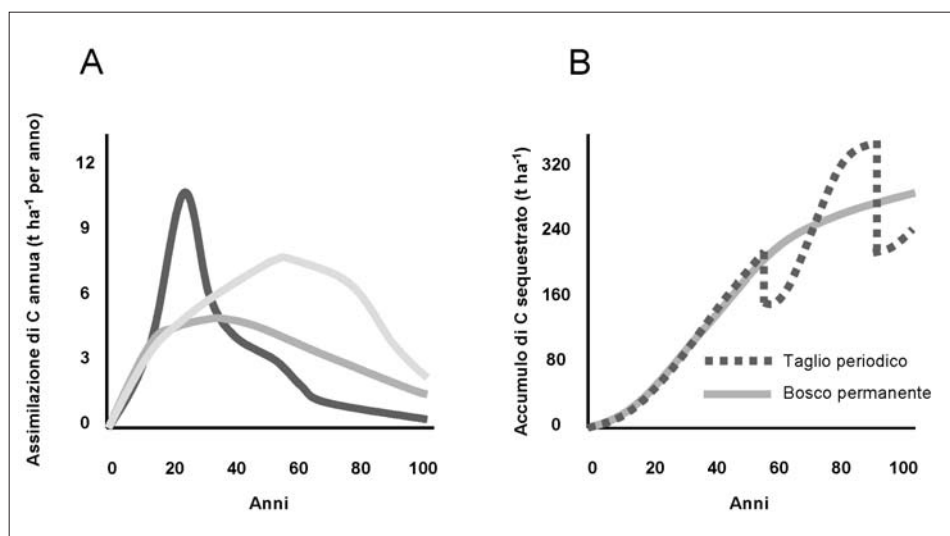


Figura 9 – (A) Andamento delle traiettorie di sequestro del C in tre ipotetiche specie arboree rappresentative di climi temperati. (B) Curve delle rese in termini di C sequestrato in una specie sottoposta a due diversi trattamenti selvicolturali.

– (A) *The pattern of C sequestration trajectories in three hypothetical tree species of temperate ecosystems.* (B) *C yield curves for a species subjected to different kinds of forest management.*

salata nelle falde, risultando in un peggioramento del sistema delle acque dolci utilizzate a scopi agricoli ed urbani, ed in una minaccia per gli ecosistemi «umidi». Programmi di riforestazione in questa regione potrebbero contribuire ad invertire il processo di declino ambientale e sociale. Molte zone della regione Mediterranea hanno livelli di precipitazioni annuali intorno od inferiori a 700 mm, che rappresentano tradizionalmente la soglia per una «selvicoltura commerciale». Il sistema del commercio di crediti di C, utilizzato a livello globale e regolato dal Protocollo di Kyoto, nell'area specifica potrebbe essere abbinato ad un sistema di crediti volti ad arginare il problema della desertificazione (erosione e salificazione). Le nuove foreste impiantate per sequestrare C e portare altri benefici, o la gestione dei boschi esistenti in maniera sostenibile (avviamento dei cedui a fustaia), potrebbero anche contribuire all'espansione dei sistemi d'utilizzo di fonti energetiche rinnovabili (biomassa da selvicoltura a breve rotazione), e d'impianti per la stabilizzazione o depurazione di terreni inquinati (fitodepurazione). Il sistema dei crediti di C potrebbe colmare le attuali differenze di costi fra fonti rinnovabili e petrolio per produrre energia, che rendono l'utilizzo delle biomasse non conveniente rispetto all'uso dei combustibili fossili.

CONCLUSIONI

La conversione di terreni agricoli e prati-pascoli in sistemi forestali porterebbe ad un aumento del C immagazzinato nell'ecosistema. In ogni caso, sono state evidenziate relazioni negative fra precipitazioni e cambiamenti nel contenuto di C organico e N del suolo quando agroecosistemi a prevalenza di piante erbacee sono invasi da vegetazione arborea (JACKSON *et al.*, 2002). Le perdite di C organico del suolo nei siti più umidi sembrerebbero compensare gli aumenti di C nella biomassa vegetale. Del resto la perdita di C organico del suolo per conversione della vegetazione naturale a sistemi coltivati è circostanza nota (POST e KWON, 2000). Tale perdita è stata attribuita alla riduzione dell'*input* di sostanza organica, all'aumento della decomposizione dei residui colturali, ed agli effetti delle lavorazioni che diminuiscono il grado di protezione fisica ai processi di decomposizione. Negli ecosistemi terrestri la quantità di C nel suolo è generalmente superiore a quella nella vegetazione vivente, e quindi diventa importante modulare gli interventi che prevedono un impatto su dinamiche, bilancio e ciclo del C nel suolo. Nei sistemi forestali diversi fattori e processi che determinano la direzione ed il tasso di cambiamento del C organico nel suolo possono intervenire, quando la vegetazione e le pratiche di gestione sono modificate. Fra quei fattori che portano ad un aumento del C organico nel suolo ricordiamo: i) l'aumento dell'*input* di sostanza organica (incremento della lettiera mediante forme alternative di gestione del soprassuolo e rilascio dei residui del taglio), ii) la diminuzione della rottura degli aggregati del suolo per evitare di esporre le superfici organo-minerali agli organismi decompositori (fermo delle lavorazioni del terreno e limitazione dei danni da esbosco), iii) l'incremento dell'*input* nel suolo anche mediante l'attività rimescolante degli organismi terricoli (tutela della biodiversità e scelta delle specie arboree con apparato radicale profondo). In ogni caso, processi di sequestro del C, basati su conversione delle aree agricole tradizionali in sistemi agricoli sostenibili (assenza di lavorazioni), pur avendo un ruolo importante, richiedono vaste superfici per essere incisivi (JACKSON e SCHLESINGER, 2004). Tassi massimi d'immagazzinamento di C in suoli agricoli, infatti, sono mantenuti tipicamente per circa 10-20 anni. Benefici aggiuntivi possono derivare dalla riduzione dell'erosione dei suoli e dalla diminuzione dell'inquinamento per lisciviazione (P ed N), e dal miglioramento dell'habitat naturale.

Gli effetti diretti ed indiretti del tipo di vegetazione nel determinare il destino del C nel suolo sembrano, quindi, di fondamentale importanza (Figura 10). In effetti, sebbene i tassi d'accumulo di sostanza organica nel suolo siano potenzialmente significativi, sembrerebbero solo una piccola frazione

del tasso di sequestro del C stimato per le foreste eurasiatiche e nordamericane, quindi la maggioranza di questo C sarebbe rappresentata dall'aumento di biomassa e lettiera superficiale (POST e KWON, 2000). Crescita e mantenimento di radici e micorrize consumano la stessa quantità di C del soprassuolo. Ma il suolo rimane un forte *sink* di C durante tutto lo sviluppo della foresta mentre i tessuti epigei possono rapidamente diventare *source* netti di C, subito dopo l'iniziale fase di sviluppo fogliare. In questo senso, importante sarà approfondire gli studi sulla zona d'influenza di ciascuna pianta, vale a dire l'area da cui l'individuo trae le risorse, e dove produce essudati, getta la propria ombra e rilascia lettiera, in particolare per prevedere i processi di competizione nell'ambiente ipogeo (CASPER *et al.*, 2003).

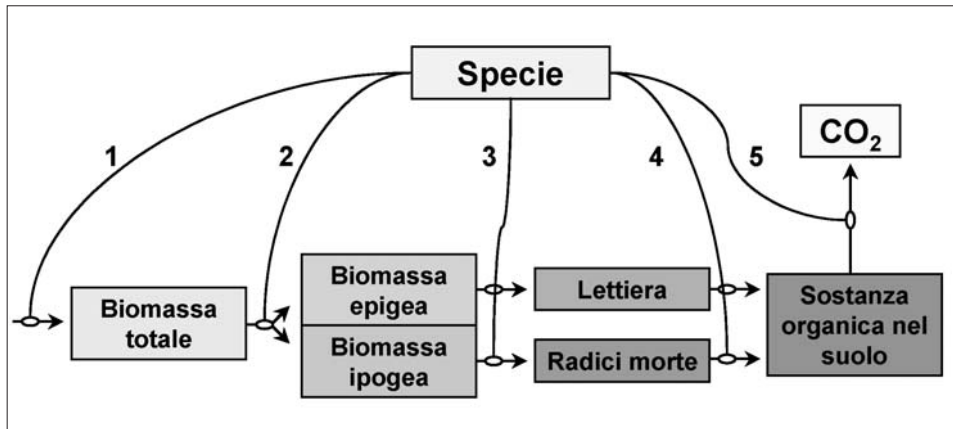


Figura 10 – Modello concettuale della regolazione del C nel suolo da parte delle piante. Le caratteristiche specifiche hanno il potenziale di influenzare la NPP (1), l'allocazione (2), i flussi dei detriti (3), la decomposizione (4), e la respirazione del suolo che include la CO₂ derivata da radici morte e vive, lettiera epigea e sostanza organica del suolo (5).

– *The conceptual model of plant regulation of soil C. Species-specific characteristics have the potential to affect NPP (1), allocation (2), detritus fluxes (3), decomposition (4), and soil respiration including CO₂ from living and dead roots, aboveground litter and soil organic matter (5).*

I cambiamenti del C nel suolo dipendono dal bilancio fra apporto di C (in particolare influenzato da fattori quali l'andamento temporale della NPP, l'allocazione di C alle radici fini, l'*input* di lettiera epigea ed ipogea) e quantità di C persa per decomposizione e mineralizzazione (processi regolati da specie presenti e qualità dei residui, differenze nei tassi di decomposizione dei residui epigei ed ipogei, condizioni iniziali del terreno, condizioni pedo-climatiche e pratiche d'utilizzazione del soprassuolo). Le potenzialità per l'immagazzinamento di C nel suolo nel lungo periodo dipendono anche dal *turnover* del *pool* di C nel suolo. In particolare, il *turnover* radica-

le - rapporto fra produzione annua ipogea e massima biomassa radicale - è un fattore critico per la dinamica dei nutrienti all'interno dell'ecosistema e per il sequestro del C, essendo anche un *sink* importante per la produttività primaria delle piante (GILL e JACKSON, 2000). L'allocazione di C in *pools* a *turnover* rapido limita la quantità d'immagazzinamento di C a lungo termine, poiché questo viene rilasciato rapidamente nell'atmosfera. La durata e la regolazione della crescita delle radici sono controllate dalla temperatura del suolo, dallo stato idrico, dalla disponibilità dei nutrienti, ma anche il grado di copertura del terreno può influenzare l'andamento dell'allocazione nel suolo ed i cicli del C e dei nutrienti. L'analisi delle differenze fra gruppi funzionali ed attraverso ampi gradienti climatici può spiegare come cambiamenti nei tipi vegetali e climatici influenzino la produzione ipogea, l'idrologia ed il ciclo dei nutrienti. Tuttavia, la variabilità dei dati disponibili indica che per predire le conseguenze dei cambiamenti climatici e d'uso del suolo sul *turnover* radicale in foreste di tipo Mediterraneo è necessario applicare metodi di stima *in loco* e comprendere le caratteristiche specifiche dei siti monitorati.

RINGRAZIAMENTI

Gli autori ringraziano i revisori ed il Prof. P. Corona (Università degli Studi della Tuscia, Viterbo) per aver fornito utili commenti su una versione preliminare di questo manoscritto, contribuendo a migliorare la qualità generale del lavoro.

SUMMARY

Influence of land use changes and silvicultural management strategies on soil carbon allocation in forest ecosystems

Allocation of C to belowground plant structures is one of the most important, yet least well quantified fluxes of C in terrestrial ecosystems. RAICH and NADELHOFFER (1989), after revising published data on worldwide forest ecosystems, suggested that total belowground C allocation could be estimated from the difference between annual rates of soil respiration and aboveground litterfall. DAVIDSON *et al.* (2002) extended the analysis of published data validating RAICH and NADELHOFFER'S conclusion for mature forests, though, along with GOWER *et al.* (1996), using the model to estimate total root C allocation and to construct C budgets for a stand was not considered an acceptable substitute for measuring soil C fluxes. In this literature review we analyze new measurements of soil respiration and litterfall, including young and mature forests on a global scale. Our results generally agree with previous works, confirming that aboveground and belowground production is controlled by the same factors. Over a gradient of litterfall-C ranging from 52 to 530 g m⁻² year⁻¹, total belowground C

allocation increases from about 90 to 1800 g m⁻² year⁻¹. The ratio of belowground C allocation to litterfall decreases approximately from 12 to 2.5 as litterfall-C increases from 50 to 200 g m⁻² year⁻¹, but changes little as litterfall-C increases from 200 to over 500 g m⁻² year⁻¹. A regression analysis of data from worldwide forests produced the following relationship: annual soil respiration = 140 + 3.09 × annual litterfall. This regression slope indicates that, on average, soil respiration is roughly three times aboveground litterfall-C, which further implies that total belowground C allocation is roughly twice annual aboveground litterfall-C. The regression slope for data from young forests is steeper than in the case of mature forests, possibly indicating proportionally greater total belowground C allocation, but the steady-state assumption is more problematic for young forests. Indeed, these inferences are based on the uncertain hypothesis of soil C stocks being at steady state. Nevertheless, changes in soil C would have to be very large to modify the conclusion that total belowground C allocation is generally much larger than litterfall. These relationships allow the construction of simple C budgets that can be used to place upper limits on estimates of fine root production in forest ecosystems. Determining live-root respiration rates in forest ecosystems may further constrain the range of possible root production rates, and test the hypotheses that total root C allocation increases with aboveground net primary production and that the ratio between total root C allocation and aboveground net primary production decreases along global resource-availability gradients. The global scale statistical relationship derived using forest C budgets should be evaluated at smaller scales to identify how C-allocation patterns in forests vary in relation to stand age, species composition, and management practices.

BIBLIOGRAFIA

- ABER J.D., MELILLO J.M., NADELHOFFER K.J., MCCLAUGHERTY C.A., PASTOR J., 1985 – *Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods*. *Oecologia*, 66: 317-321.
- ALLEN R.B., CLINTON P.W., DAVIS M.R., 1997 – *Cation storage and availability along a Nothofagus forest development sequence in New Zealand*. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 323-330.
- ANDERSON J.M., 1973a – *Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils*. *Journal of Applied Ecology*, 10: 361-378.
- ANDERSON J.M., 1973b – *Stand structure and litter fall of a coppiced beech *Fagus sylvatica* and sweet chestnut *Castanea sativa* woodland*. *Oikos*, 24: 128-135.
- ANDERSON J.M., PROCTOR J., VALLACK H.W., 1983 – *Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter*. *Journal of Ecology*, 71: 503-527.
- ANDREWS J.A., SCHLESINGER W.H., 2001 – *Soil CO₂ dynamics, acidification, and chemical weathering in a temperate forest with experimental CO₂ enrichment*. *Global Biogeochemistry Cycles*, 15: 149-162.
- BILLÈS G., CORTEZ J., LOSSAINT P., 1971 – *L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 8: 375-395.

- BOLSTAD P.V., DAVIS K.J., MARTIN J., COOK B.D., WANG W., 2004 – *Component and whole-system respiration fluxes in northern deciduous forests*. *Tree Physiology*, 24: 493-504.
- BOND-LAMBERTY B., WANG C., GOWER S.T., 2004 – *A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration?* *Global Change Biology*, 10: 1756-1766.
- BOWDEN R.D., NADELHOFFER K.J., BOONE R.D., MELILLO J.M., GARRISON J.B., 1993 – *Contribution of aboveground litter, belowground litter, and root respiration total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest*. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1402-1407.
- BUCHMANN N., 2000 – *Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in Picea abies stand*. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 1625-1635.
- CALFAPIETRA C., GIELEN B., GALEMA A.N.J., LUKAC M., DE ANGELIS P., MOSCATELLI M.C., CEULEMANS R., SCARASCIA-MUGNOZZA G., 2003 – *Free-air CO₂ enrichment (FACE) enhances biomass production in a short-rotation poplar plantation*. *Tree Physiology*, 23: 805-814.
- CANADELL J.G., MOONEY H.A., BALDOCCHI D.D., BERRY J.A., EHLERINGER J.R., FIELD C.B., GOWER S.T., HOLLINGER D.Y., HUNT J.E., JACKSON R.B., RUNNING S.W., SHAVER G.R., STEFFEN W., TRUMBORE S.E., VALENTINI R., BOND B.Y., 2000 – *Carbon metabolism of the terrestrial biosphere: a multi-technique approach for improved understanding*. *Ecosystems*, 3: 115-130.
- CAMPER B.B., SCHENK H.J., JACKSON R.B., 2003 – *Defining a plant's belowground zone of influence*. *Ecology*, 84: 2313-2321.
- CHAMBERS J.Q., TRIBUZY E.S., TOLEDO L.C., CRISPIM B.F., HIGUCHI N., DOS SANTOS J., ARAÚJO A.C., KRUIJT B., NOBRE A.D., TRUMBORE S.E., 2004 – *Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency*. *Ecological Applications*, 14: S72-S88.
- CHIBA K., 1975 – *A study of soil respiration*. In: «Primary productivity of Japanese forests: productivity of terrestrial communities», a cura di T. Shidei, T. Kira. Japan International Biological Program Synthesis Vol. 16. University of Tokyo Press, Tokyo, Japan: 123-132.
- CHIRICI G., CORONA P., CULLOTTA S., MARCHETTI M., SCOTTI R., TEDESCO A., TOGNETTI R., GASPARINI P., TOSI V., 2005 – *Armonizzazione degli inventari forestali nazionali in Europa: l'azione COST E43*. *Linea Ecologica*, XXXVII: 3-5.
- COBLE D.W., MILNER K.S., MARSHALL J.D., 2001 – *Above- and below-ground production of trees and other vegetation on contrasting aspects in western Montana: a case study*. *Forest Ecology and Management*, 142: 231-241.
- CUEVAS E., MEDINA E., 1986 – *Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter fall and deficiency of nutrient utilization*. *Oecologia*, 68: 466-472.
- CURTIS P.S., HANSON P.J., BOLSTAD P., BARFORD C., RANDOLPH J.C., SCHMID H.P., WILSON K.B., 2002 - *Biometric and eddy-covariance based estimates of ecosystem carbon storage in five eastern North American deciduous forests*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113: 3-19.

- DAVIDSON E.A., VERCHOT L.V., CATTÂNIO J.H., ACKERMAN I.L., CARVALHO J.E.M., 2000 – *Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia*. Biogeochemistry, 48: 53-69.
- DAVIDSON E.A., SAVANE K., BOLSTAD P., CLARK D.A., CURTIS P.S., ELLSWORTH D.S., HANSON P.J., LAW B.E., LUO Y., PREGITZER K.S., RANDOLPH J.C., ZAK D., 2002 – *Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements*. Agricultural and Forest Meteorology, 113: 39-51.
- DIXON R.K., BROWN S., HOUGHTON R.A., SOLOMON A.M., TREXLER M.C., WISNIEWSKI J., 1994 – *Carbon pools and flux of global forest ecosystems*. Science, 263: 185-190.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DE SMET S., 1970 – *Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests*. In: «Analysis of temperate forest ecosystems» a cura di D.E. Reichle. Springer-Verlag, New York, New York, USA: 199-225.
- EDWARDS N.T., HARRIS W.F., 1977 – *Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor*. Ecology, 58: 431-437.
- EDWARDS N.T., JOHNSON D.W., McLAUGHLIN S.B., HARRIS W.F., 1989 – *Carbon dynamics and productivity*. In: «Analysis of biogeochemical cycling processes in Walker Branch Watershed», a cura di D.W. JOHNSON, R.I. VAN HOOK. Springer-Verlag, New York, USA: 197-232.
- EDWARDS N.T., ROSS-TODD B.M., 1983 – *Soil carbon dynamics in a mixed deciduous forest following clear-cutting with and without residual removal*. Soil Science Society of America Journal, 47: 1014-1021.
- EHMAN J.L., SCHMID H.P., GRIMMOND C.S.B., RANDOLPH J.C., HANSON P.J., WAYSON C.A., CROPLEY F.D., 2002 – *An initial intercomparison of micrometeorological and ecological inventory estimates of carbon sequestration in a mid-latitude deciduous forest*. Global Change Biology, 8: 575-589.
- EWEL K.C., CROPPER W.P. JR., GHOLZ H.L., 1987 – *Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. II. Importance of root respiration*. Canadian Journal of Forest Research, 17: 330-333.
- FINZI A.C., ALLEN A.S., DELUCIA E.H., ELLSWORTH D.S., SCHLESINGER W.H., 2001 – *Forest litter production, chemistry, and decomposition following two-years of free-air CO₂ enrichment*. Ecology, 82: 470-484.
- FROMENT A., 1972 – *Soil respiration in a mixed oak forest*. Oikos, 23: 273-277.
- GARRET H., COX G., 1973 – *Carbon dioxide evolution from the floor of an oak-hickory forest*. Soil Science Society of America Proceedings, 37: 641-644.
- GAUDINSKI J.B., TRUMBORE S.E., DAVIDSON E.A., ZHENG S., 2000 – *Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times sequestration rates and partitioning of fluxes*. Biogeochemistry, 51: 33-69.
- GHOLZ H.L., PERRY C.S., CROPPER W.P. JR., HENDRY L.C., 1985 – *Litterfall, decomposition, and nitrogen and phosphorous dynamics in a chronosequence of slash pine (Pinus elliotii) plantations*. Forest Science, 31: 463-478.

- GIARDINA C.P., RYAN M.G., 2002 – *Total belowground carbon allocation in a fast growing Eucalyptus plantation estimated using carbon budget approach*. Ecosystems, 5: 487-499.
- GIARDINA C., RYAN M., BINKLEY D., FOWNES J., 2003 – *Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in an experimental tropical forest*. Global Change Biology, 9: 1438-1450.
- GIARDINA C.P., BINKLEY D., RYAN M.G., FOWNES J.H., SENOCK R.S., 2004 – *Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization*. Oecologia, 139: 545-550.
- GILL R.A., JACKSON R.B., 2000 - *Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems*. New Phytologist, 147: 13-31.
- GORDON A.M., SCHLENTNER R.E., VAN CLEVE K., 1987 – *Seasonal patterns of soil respiration and CO₂ evolution following harvesting in the white spruce forests of interior Alaska*. Canadian Journal of Forest Research, 17: 304-310.
- GOREAU T.J., 1981 – *Biochemistry of nitrous oxide*. Dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.
- GOSZ J.R., LIKENS G.E., BORMANN F.H., 1972 – *Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire*. Ecology, 53: 769-784.
- GOULDEN M.L., MUNGER J.W., FAN S.-M., DAUBE B.C., WOFSY S.C., 1996 – *Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability*. Science, 271: 1576-1578.
- GOWER S.T., PONGRACIC S., LANDSBERG J.J., 1996 – *A global trend in belowground carbon allocation: can we use the relationship at smaller scales?* Ecology, 77: 1750-1755.
- GRANIER A., CESCHIA E., DAMINSEN C., DUFRÈNE E., EPRON D., GROSS P., LÉBAUBE S., LE DANTEC V., LE GOFF N., LEMOINE D., LUCOT E., OTTORINI J.M., PONTAILLER J.Y., SAUGIER B., 2000 – *The carbon balance of a young Beech forest*. Functional Ecology, 14: 312-325.
- GRIER C.C., VOGT K.A., KEYES M.R., EDMONDS R.L., 1981 – *Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature Abies amabilis zone ecosystems of the Washington Cascades*. Canadian Journal of Forest Research, 11: 155-167.
- GRIGAL D.F., BERGUSON W.E., 1998 – *Soil carbon changes associated with short-rotation systems*. Biomass and Bioenergy, 14: 371-377.
- GUNADI B., 1994 – *Litterfall, litter turnover and soil respiration in two pine forest plantations in central Java, Indonesia*. Journal of Tropical Forest Science, 6: 310-322.
- HAMILTON J.G., DELUCIA E.H., GEORGE K., NAIDU S.L., FINZI A.C., SCHLESINGER W.H., 2002 – *Forest carbon balance under elevated CO₂*. Oecologia, 131: 250-260.
- HANSON P.J., WULLSCHLEGER S.D., BOHLMAN S.A., TODD D.E., 1993 – *Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest*. Tree Physiology, 13: 1-15.

- HARMON M.E., MARKS B., 2002 – *Effects of silvicultural practices on carbon stores in Douglas-fir – western hemlock forests in the Pacific Northwest, U.S.A.: results from a simulation model*. Canadian Journal of Forest Research, 32: 863-877.
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK K. JR., CUMMINS K.W., 1986 – *Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems*. Advances in Ecological Research, 15: 133-302.
- HAYNES B.E., GOWER S.T., 1995 – *Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin*. Tree Physiology, 15: 317-325.
- HENDERSON G.S., 1995 – *Soil organic matter: A link between forest management and productivity*. In: «Carbon forms and functions in forest soils», a cura di J.M. Bigham, J.M. Bartels. Soils Science Society of America Inc., Madison, Wisconsin, USA: 419-435.
- HILGER F., 1963 – *Activité respiratoire de sols équatoriaux: application de la méthode respirométrique in situ*. Bulletin de l'Institute Agronomique et la Station Recherche Gembloux, 31: 154-182.
- HOLLINGER D.Y., GOLTZ S.M., DAVIDSON E.A., LEE J.T., TU K., VALENTINE H.T., 1999 – *Seasonal patterns and environmental control of carbon dioxide and water vapor exchange in an ecotonal boreal forest*. Global Change Biology, 5: 891-902.
- HÖGBERG P., NORDGREN A., BUCHMANN N., TAYLOR A.F.S., EKBLAD A., HÖGBERG M., NYBERG G., OTTOSSON-LÖFVENIUS M., READ D.J., 2001 – *Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration*. Nature, 411: 789-92.
- IPCC, 2001 – *Climate Change 2001: Impacts and Adaptation*. A cura di O. Canziani, J. McCarthy, N. Leary, D. Dokken, K. White. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- JACKSON R.B., BANNER J.L., JOBBÁGY E.G., POCKMAN W.T., WALL D.H., 2002 – *Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands*. Nature, 418: 623-626.
- JACKSON R.B., SCHLESINGER W.H., 2004 – *Curbing the U.S. carbon deficit*. Proceedings of the National Academy of Science USA, 101: 15827-15829.
- JANSSENS I.A., 2001 – *Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests*. Global Change Biology, 7: 269-278.
- JOHNSON D.W., WEST D.C., TODD D.E., MANN L.K., 1982 – *Effects of sawlog vs. whole tree-harvesting removal on the nitrogen, phosphorous, potassium, and calcium budgets of an upland mixed oak forest*. Soil Science Society of America Proceedings, 46: 1304-1309.
- JONARD M., ANDRÉ F., PONETTE Q., 2004 – *Soil carbon dioxide efflux in a mixed stand of oak and beech : abiotic factors and species effects*. In: «Forest soils under global and local changes: from research to practice». International symposium. Bordeaux, Francia.

- JURIK T.W., BRIGGS G.M., GATES D.M., 1991 – *Soil respiration of five aspen stands in northern Lower Michigan*. American Midland Naturalist, 126: 68-75.
- KEYES M.R., GRIER C.C., 1981 – *Below- and above-ground biomass and net production in two contrasting Douglas-fir stands*. Canadian Journal of Forest Research, 11: 599-605.
- KING J.S., HANSON P.J., BERNHARDT E., DE ANGELIS P., 2004 – *A multiyear synthesis of soil respiration responses to elevated atmospheric CO₂ from four forest FACE experiments*. Global Change Biology, 10: 1027-1042.
- KIRITA H., 1971 – *Studies of soil respiration in warm-temperate evergreen broadleaf forests of southwestern Japan*. Japanese Journal of Ecology 21: 230-244.
- KURSAR T.A., 1989 – *Evaluation of soil respiration and soil CO₂ concentration in a lowland moist forest in Panama*. Plant and Soil, 113: 21-29.
- KUUSELA K., 1994 – *Forest resources in Europe 1950-1990*. European Forest Institute, Research Report 1. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LAUDELLOT H., MEYER J., 1954 – *Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale Congolaise*. In: «Transactions of the fifth international congress of soil science», Vol. 2. Leopoldville, Congo: 267-272.
- LAW B.E., WARING R.H., ANTHONI P.M., ABER J.D., 2000 – *Measurements of gross and net ecosystem productivity and water vapour exchange of a Pinus ponderosa ecosystem*. Global Change Biology, 6: 155-168.
- LAW B.E., THORNTON P., IRVINE J., VAN TUYL S., ANTHONI P., 2001 – *Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages*. Global Change Biology, 7: 755-777.
- LI Y., XU M., ZOU X., SHI P., ZHANG Y., 2005 – *Comparing soil organic carbon dynamics in plantation and secondary forest in wet tropics in Puerto Rico*. Global Change Biology, 11: 239-248.
- LINDER S., AXELSSON B., 1982 – *Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilization in a young Pinus sylvestris stand*. In: «Carbon uptake and allocation: key to management of subalpine forest ecosystems», a cura di R.H. Waring. IUFRO workshop, Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA: 38-44.
- LISKI J., KARJALAINEN T., PUSSINEN A., NABUURS G.-J., KAUPPI P., 2000 – *Trees as carbon sinks and sources in the European Union*. Environmental Science Policy, 3: 91-97.
- LISKI J., PERRECHOU D., KARJALAINEN T., 2002 - *Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe*. Forest Ecology and Management, 169: 159-175.
- LONGDOZ B., YERNAUX M., AUBINET M., 2000 – *Soil CO₂ efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution*. Global Change Biology, 6: 907-917.
- LOSSAINT P., 1973 – *Soil-vegetation relationships in the Mediterranean ecosystems of southern France*. In: «Mediterranean type ecosystems: origin, and structure», a cura di F. di Castri, H.A. Mooney. Springer-Verlag, New York, New York, USA: 199-210.
- MAIER C.A., ALBAUGH T.J., ALLEN H.L., DOUGHERTY P.M., 2004 – *Respiratory*

- carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (Pinus taeda L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance.* Global Change Biology, 10: 1335-1350.
- MALDAGUE M.E., HILGER F., 1963 – *Observations faunistiques et microbiologiques dans quelques biotopes forestiers equatoriaux.* In: «Soil Organisms», a cura di J. Doeksen, J. van der Drift. North-Holland, Amsterdam, Olanda: 368-374.
- MATAMALA R., GONZALEZ-MELER M.A., JASTROW J.D., NORBY R.J., SCHLISINGER W.H., 2003 – *Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential.* Science, 302: 1385-1387.
- MCCULLEY R.L., ARCHER S.R., BOUTTON T.W., HONS F.M., ZUBERER D.A., 2004 – *Soil respiration and nutrient cycling in wooded communities developing in grassland.* Ecology, 85: 2804-2817.
- MEDINA E., KLINGE H., JORDAN C., HERRERA R., 1980 – *Soil respiration in Amazonian rain forests in the Rio Negro basin.* Flora, 170: 240-250.
- MEDINA E., ZELWER M., 1972 – *Soil respiration in tropical plant communities.* In: «Tropical ecology with an emphasis on organic production», a cura di P.M. Golley, F.B. Golley. University of Georgia, Athens, Georgia, USA: 245-267.
- MOSIER A.R., 1998 – *Soil processes and global change.* Biology and Fertility of Soils, 27: 221-229.
- NADELHOFFER K.J., RAICH J.W., 1992 – *Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems.* Ecology, 73: 1139-1147.
- NADELHOFFER K.J., RAICH J.W., ABER J.D., 1998 – *A global trend in belowground carbon allocation: comment.* Ecology, 79: 1822-1825.
- NAKANE K., 1975 – *Dynamics of soil organic matter in different parts on a slope under evergreen oak forest.* Japanese Journal of Ecology, 25: 204-216.
- NAKANE K., 1980 – *A simulation model of the seasonal variation of cycling of soil organic carbon in forest ecosystems.* Japanese Journal of Ecology, 30: 19-29.
- NAKANE K., TSUBOTA H., YAMAMOTO M., 1984 – *Cycling of soil carbon in a Japanese red pine forest. I. Before a clear-felling.* Botanical Magazine Tokyo, 97: 39-60.
- NILSSON S., SCHOPFHAUSER W., HOEN H.F., SOLBERG B., 1995 – *The carbon-sequestration potential of a global afforestation program.* Climatic Change, 30: 267-293.
- NORBY R.J., HANSON P.J., O'NEILL E.G., TSCHAPLINSKI T.J., WELTZIN J.F., HANSEN R.T., CHENG W., WULLSCHLEGER S.D., GUNDERSON C.A., EDWARDS N.T., JOHNSON D.W., 2002 – *Net primary productivity of a CO₂-enriched deciduous forest and the implications for carbon storage.* Ecological Applications, 12: 1261-1266.
- O'CONNELL A.M., 198 – *Litter decomposition, soil respiration and soil chemical and biochemical properties at three contrasting sites in karri (Eucalyptus diversicolor F. Muell.) forests of south-western Australia.* Australian Journal of Ecology, 12: 31-40.
- PERSSON H., 1983 – *The distribution and productivity of fine roots in boreal forests.* Plant and Soil, 71: 87-101.
- PILEGAARD K., HUMMELSHØJ P., JENSEN N.O., CHEN Z., 2001 – *Two years of*

- continuous CO₂ eddy-flux measurements over a Danish beech forest.* Agricultural and Forest Meteorology, 107: 29-41.
- PIÑOL J., ALCAÑIZ J.M., RODÀ F., 1995 – *Carbon dioxide efflux and pCO₂ in soils of three Quercus ilex montane forests.* Biogeochemistry, 30: 191-215.
- POST W.M., KWON K.C., 2000 - *Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and potential.* Global Change Biology, 6: 317-328.
- POST W.M., EMANUEL W.R., ZINKE P.J., STANGENBERGER A.G., 1982 – *Soil carbon pools and world life zones.* Nature, 298: 156-159.
- PREGITZER K.S., BURTON A.J., 1991 – *Sugar maple seed production and nitrogen in litterfall.* Canadian Journal of Forest Research, 21: 1148-1153.
- PRENTICE I.C., HEIMANN M., SITCH S., 2000 – *The carbon balance of the terrestrial biosphere: Ecosystem models and atmospheric observations.* Ecological Applications, 10: 1553-1573.
- RAICH J.W., 1983 – *Effects of forest conversion on the carbon budget of a tropical soil.* Biotropica, 15: 177-184.
- RAICH J.W., 1998 – *Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rain forests.* Forest Ecology and Management, 107: 309-318.
- RAICH J.W., NADELHOFFER K.J., 1989 – *Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends.* Ecology, 70: 1346-1354.
- RAICH J.W., POTTER C.S., 1995 – *Global patterns of carbon dioxide emissions from soils.* Global Biogeochemistry Cycles, 9: 23-36.
- RAICH J.W., TUFEKCIOGLU A., 2000 – *Vegetation and soil respiration: Correlations and controls.* Biogeochemistry, 48: 71-90.
- RAICH J.W., SCHLESINGER W.H., 1992 – *The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate.* Tellus, 44B: 81-99.
- RAICH J.W., RUSSELL A.E., VITOUSEK P.M., 1997 – *Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i.* Ecology, 78: 707-721.
- RAJVANSHI R., GUPTA S.R., 1986 – *Soil respiration and carbon balance in a tropical Dalsbergia sissou forest ecosystem.* Flora, 178: 251-260.
- REINERS W.A., 1968 – *Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forests.* Ecology, 49: 471-483.
- REINERS W.A., REINERS N.M., 1970 – *Energy and nutrient dynamics of forest floors in three Minnesota forests.* Journal of Ecology, 58: 497-519.
- REY A., PEGORARO E., TEDESCHI V., DE PARRI I., JARVIS P.G., VALENTINI R., 2002 – *Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy.* Global Change Biology, 8: 851-866.
- RICHARDS B.N., 1981 – *Forest floor dynamics.* In: «Productivity in perpetuity», Proceedings of the forest nutrition workshop. CSIRO, Canberra, Australia: 145-157.
- RUESS R.W., VAN CLEVE K., YARIE J., VIREECK L.A., 1996 – *Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior.* Canadian Journal of Forest Research, 26: 1326-1336.
- RYAN M.G., LAVIGNE M.G., GOWER S.T., 1997 – *Annual carbon cost of autotrophic*

- respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate*. Journal of Geophysical Research, 102(D24): 28871-28883.
- SAVAGE K.E., DAVIDSON E.A., 2001 – *Interannual variation of soil respiration in two New England forests*. Global Biogeochemistry Cycles, 15: 337-350.
- SCHIMEL D.S., 1995 – *Terrestrial ecosystems and the carbon cycle*. Global Change Biology, 1: 77-91.
- SCHLENTNER R.E., VAN CLEVE K., 1985 – *Relationships between CO₂ evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska*. Canadian Journal of Forest Research, 15: 97-106.
- SCHLESINGER W.H., 1977 – *Carbon balance in terrestrial detritus*. Annual Review of Ecology and Systematics, 8: 51-81.
- SHUTOU K., NAKANE K., 2004 – *Change in soil carbon cycling for stand development of Japanese cedar (Cryptomeria japonica) plantations following clear-cutting*. Ecological Research, 19: 233-244.
- SCHUUR E.A.G., CHADWICK O.A., MATSON P.A., 2001 – *Carbon cycling and soil carbon storage in mesic to wet Hawaiian montane forests*. Ecology, 82: 3182-3196.
- SILVER W.L., THOMPSON A.W., MCGRODDY M.E., VARNER R.K., DIAS J.D., SILVA H., CRILL P.M., KELLER M., 2005 – *Fine root dynamics and trace gas fluxes in two lowland tropical forest soils*. Global Change Biology, 11: 290-306.
- TORN M., TRUMBORE S.E., CHADWICK O.A., VITOUSEK P.M., HENDRICKS D.M., 1997 – *Mineral control of soil organic carbon storage and turnover*. Nature, 389: 170-173.
- TRUMBORE S., 2000 – *Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics*. Ecological Applications, 10: 399-411.
- TRUMBORE S.E., GAUDINSKI J.B., 2003 – *The secret lives of roots*. Science, 302: 1344-1345.
- TULAPHITAK T., PAIRINTRA C., KYUMA K., 1983 – *Soil fertility and tith*. In: «Shifting cultivation: an experiment at Nam Phrom, Northeast Thailand, and its implications for upland farming in the monsoon tropics» a cura di K. Kyuma, C. Pairintra. Faculty of Agriculture, Kyoto University, Japan: 62-83.
- TURNER J., LONG J.N., 1975 – *Accumulation of organic matter in a series of Douglas-fir stands*. Canadian Journal of Forest Research, 5: 681-690.
- VAN CLEVE K., OLIVER L., SCHLENTNER R., VIERECK L.A., DYRNESS C.T., 1983 – *Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems*. Canadian Journal of Forest Research, 13: 747-766.
- VOGT K.A., EDMONDS R.L., ANTOS G.C., VOGT D.J., 1980 – *Relationships between CO₂ evolution, ATP concentrations and decomposition in four forest ecosystems in western Washington*. Oikos, 35: 72-79.
- VOGT K.A., GRIER C.C., VOGT D.J., 1986 – *Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests*. Advances in Ecological Research, 15: 303-377.
- VOGT K.A., VOGT D.J., BLOOMFIELD J., 1998 – *Analysis of some direct and indirect*

methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. Plant and Soil, 200: 71-89.

WEBER M.G., 1985 – *Forest soil respiration in eastern Ontario jack pine ecosystems.* Canadian Journal of Forest Research, 15: 1069-1073.

WEBER M.G., 1987 – *Decomposition, litter fall, and forest floor nutrient dynamics in relation to fire in eastern Ontario jack pine ecosystems.* Canadian Journal of Forest Research, 17: 1496-1506.

WHITTAKER R.H., WOODWELL G.M., 1969 – *Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York.* Journal of Ecology, 57: 155-174.

WOODWELL G.M., BOTKIN D.B., 1970 – *Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: the Brookhaven approach.* In: «Analysis of temperate forest ecosystems», a cura di D.E. Reichle. Springer-Verlag, Berlin, Germany: 73-85.

Appendice 1 – Dati annuali di caduta di lettiera e respirazione del suolo negli ecosistemi forestali usati per l'analisi. La lettera M indica foreste > 45 anni, la lettera G quelle < 45 anni. I valori indicati con apex^a sono riferiti a misure di respirazione del suolo considerate poco attendibili e quelli indicati con apex^b sono relativi a dati di caduta di lettiera anormali, entrambi esclusi dai calcoli (vedi Fig. 5).

– Annual rates of litterfall and soil respiration in the forest ecosystems used for the analysis. The letter M indicates forests > 45 years of age, the letter G those < 45 years of age. Values marked with apex^a are referred to soil respiration rates that were obtained with unreliable techniques and those marked with apex^b are referred to anomalous litterfall data, both excluded from calculations (see Fig. 5).

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ⁻² per anno	Respirazione suolo g C m ⁻² per anno	Riferimento bibliografico
Alaska, USA	Conifere	M	74	439	GORDON <i>et al.</i> (1987), VAN CLEVE <i>et al.</i> (1983)
Alaska, USA	<i>Picea glauca</i>	M	67	411	SCHLEINER E VAN CLEVE (1985), VAN CLEVE in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Washington, USA	<i>Pseudotsuga</i>	G	123	488	VOGT <i>et al.</i> (1980), TURNER e LONG (1975)
Washington, USA	<i>Abies amabilis</i>	M	105	616	WEBER (1985, 1987)
Quebec, Canada	<i>Pinus banksiana</i>	M	169	259	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Chamaecyparis</i>	G	150	217 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Pinus densiflora</i>	G	257	393 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Pinus densiflora</i>	G	199	319 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Pinus densiflora</i>	G	296	987	NAKANE <i>et al.</i> (1984)
Giappone	<i>Pinus densiflora</i>	M	340	1255	NAKANE <i>et al.</i> (1984)
Giappone	<i>Abies firma</i>	M	317	431 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Tsuga</i>	M	262	341 ^a	CHIBA (1977)
Florida, USA	<i>Pinus elliotii</i>	G	240	1315	EWEL <i>et al.</i> (1987), GHOLZ <i>et al.</i> (1985)
Bavaria, Germania	<i>Picea abies</i>	M	203	710	BUCHMANN (2000)
Oregon, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	M	132	780	LAW <i>et al.</i> (2000, 2001)
Oregon, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	G	52	654	LAW <i>et al.</i> (2000, 2001)
Belgio	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	M	69	438	LONGDOZ <i>et al.</i> (2000)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	287	928	HAMILTON <i>et al.</i> (2002)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	358	1176	HAMILTON <i>et al.</i> (2002)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	110	811	MAIER <i>et al.</i> (2004)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	140	1038	MAIER <i>et al.</i> (2004)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	240	926	MAIER <i>et al.</i> (2004)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	270	938	MAIER <i>et al.</i> (2004)
Wisconsin, USA	<i>Pinus resinosa</i>	G	193	858	HAYNES e GOWER (1995)
Wisconsin, USA	<i>Pinus resinosa</i>	G	241	547	HAYNES e GOWER (1995)
Giappone	<i>Cryptomeria japonica</i>	G	233	480	SHUTOU e NAKANE (2004)

(Segue)

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ² per anno	Respirazione suolo g C m ² per anno	Riferimento bibliografico
Giappone	<i>Cryptomeria japonica</i>	G	239	531	SHUTOU e NAKANE (2004)
Giappone	<i>Cryptomeria japonica</i>	G	260	490	SHUTOU e NAKANE (2004)
Giappone	<i>Cryptomeria japonica</i>	M	232	450	SHUTOU e NAKANE (2004)
Oregon, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	M	132	780	LAW <i>et al.</i> (2001)
Oregon, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	G	50	654	LAW <i>et al.</i> (2001)
Montana, USA	<i>Larix-Pinus</i>	G	230	1060	COBLE <i>et al.</i> (2001)
Montana, USA	<i>Larix-Pinus</i>	G	210	1120	COBLE <i>et al.</i> (2001)
Montana, USA	<i>Pinus-Pseudotsuga</i>	G	110	480	COBLE <i>et al.</i> (2001)
Montana, USA	<i>Pinus-Pseudotsuga</i>	G	120	680	COBLE <i>et al.</i> (2001)
Montana, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	266	1480	FINZI <i>et al.</i> (2001), KING <i>et al.</i> (2004)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	314	1989	FINZI <i>et al.</i> (2001), KING <i>et al.</i> (2004)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i>	G	78	421	LINDER e AXELSON (1981)
Svezia	<i>Pinus sylvestris</i>	G	235	581	LINDER e AXELSON (1981)
Svezia	<i>Pinus sylvestris</i>	G	179	909	GOWER <i>et al.</i> (1996)
Florida, USA	<i>Pinus elliotii</i>	G	315	905	GOWER <i>et al.</i> (1996)
Florida, USA	<i>Pinus elliotii</i>	G	263	613	GOWER <i>et al.</i> (1996)
Montana, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	M	262	612	GOWER <i>et al.</i> (1996)
Montana, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	M	100	325	GOWER <i>et al.</i> (1996)
Alaska, USA	<i>Picea glauca</i>	M	100	325	RUESS <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	83	753 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	67	1080 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	57	1004 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	103	856 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	83	1069 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	120	425 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	141	638 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)
ACT, Australia	<i>Pinus radiata</i>	G	67	1120 ^a	PONGRACIC in GOWER <i>et al.</i> (1996)

Conifere e latifoglie temperate

Minnesota, USA	<i>Thuja-Betula</i>	M	234	739	REINERS (1968), REINERS e REINERS (1970)
New York, USA	<i>Quercus-Pinus</i>	G	162	464	WOODWELL e BOTKIN (1970), WHITTAKER e WOODWELL (1969)

(Segue)

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ⁻² per anno	Respirazione suolo g C m ⁻² per anno	Riferimento bibliografico
Giappone	<i>Fagus-Abies</i>	M	175	494	NAKANE (1980)
North Carolina, USA	<i>Pinus taeda</i> -mix decidue	G	257	994	ANDREWS e SCLESINGER (2001), FINZI <i>et al.</i> (2001)
Maine, USA	<i>Picea-Pinus</i> -mix decidue	M	158	753	SAVAGE e DAVIDSON (2001)
Alaska, USA	Latifoglie temperate <i>Populus tremuloides</i>	M	114	386	SCHLENTNER e VAN CLEVE (1985), VAN CLEVE in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Alaska, USA	<i>Betula papyrifera</i>	M	182	405	SCHLENTNER e VAN CLEVE (1985), VAN CLEVE in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Gran Bretagna	<i>Castanea sativa</i>	G	171	629	ANDERSON (1973a, b)
Gran Bretagna	<i>Fagus sylvatica</i>	M	224	575	ANDERSON (1973a, b)
Belgio	<i>Quercus</i> -mix decidue	M	283	182	FROMENT (1972), DUVIGNEAUD e DENAEYER-DE SMET (1970)
Minnesota, USA	<i>Quercus</i> -mix decidue	M	219	794	REINERS (1968), REINERS e REINERS (1970)
Minnesota, USA	<i>Fraxinus</i> -mix decidue	M	198	707	REINERS (1968), REINERS e REINERS (1970)
New Hampshire, USA	Mix decidue	M	221	671	GOREAU (1981), GOSZ <i>et al.</i> (1972)
Francia	<i>Quercus ilex</i>	M	182	479 ^a	BILLÈS <i>et al.</i> (1971)
Francia	<i>Quercus ilex</i>	M	336	588 ^a	LOSSAINT (1973)
Missouri, USA	<i>Quercus-Carya</i>	M	243	1013	GARRETT e COX (1973)
Tennessee, USA	<i>Liriodendron tulipifera</i>	G	164	505	EDWARDS e ROSS-TODD (1979)
Tennessee, USA	<i>Quercus-Carya</i>	G	200	529	EDWARDS e ROSS-TODD (1983), JOHNSON <i>et al.</i> (1982)
Tennessee, USA	<i>Liriodendron tulipifera</i>	M	161	1065	EDWARDS e HARRIS (1977)
Nara, Giappone	<i>Quercus</i> -mix decidue	M	365	1413	KIRITA (1971)
Nara, Giappone	<i>Quercus</i> -mix decidue	M	325	1098	NAKANE (1975)
Giappone	<i>Carpinus</i>	M	193	300 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Fagus crenata</i>	M	193	303 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Castanopsis</i>	M	194	566 ^a	CHIBA (1977)
Giappone	<i>Machilus</i>	M	533	565 ^a	CHIBA (1977)
Minimata, Giappone	<i>Quercus</i> -mix decidue	M	298	1053	KIRITA (1971)
Wisconsin, USA	Mix decidue	M	182	945	BOLSTAD in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)

(Segue)

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ⁻² per anno	Respirazione suolo g C m ⁻² per anno	Riferimento bibliografico
Nuova Zelanda	<i>Nothofagus</i>	G	141	1160	SCOTT in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Nuova Zelanda	<i>Nothofagus</i>	G	203	830	ALLEN <i>et al.</i> (1997)
Nuova Zelanda	<i>Nothofagus</i>	M	223	1140	ALLEN <i>et al.</i> (1997)
Nuova Zelanda	<i>Nothofagus</i>	M	271	830	ALLEN <i>et al.</i> (1997)
Massachusetts, USA	Mix decidue	M	219	748	SAVAGE e DAVIDSON (2001)
Massachusetts, USA	Mix decidue	M	181	679	SAVAGE e DAVIDSON (2001)
Massachusetts, USA	Mix decidue	M	188	647	SAVAGE e DAVIDSON (2001)
Francia	<i>Fagus sylvatica</i>	G	131	619	GRANIER <i>et al.</i> (2000)
Indiana, USA	Mix decidue	M	240	1050	EHMAN <i>et al.</i> (2002)
Michigan, USA	Mix decidue	M	148	1160	CURTIS <i>et al.</i> (2002)
Tennessee, USA	Mix decidue	M	139	736	HANSON <i>et al.</i> (1993)
Tennessee, USA	Mix decidue	M	176	818	HANSON <i>et al.</i> (1993)
Tennessee, USA	Mix decidue	M	212	846	HANSON <i>et al.</i> (1993)
Tennessee, USA	Mix decidue	M	179	927	HANSON <i>et al.</i> (1993)
Spagna	<i>Quercus</i> spp.	G	114	291	PIÑOL <i>et al.</i> (1995)
Spagna	<i>Quercus</i> spp.	G	100	197	PIÑOL <i>et al.</i> (1995)
Belgio	<i>Fagus sylvatica</i>	M	158	870	LONGDOZ <i>et al.</i> (2000)
Danimarca	<i>Fagus sylvatica</i>	M	235	600	PILEGAARD <i>et al.</i> (2001)
Michigan, USA	<i>Populus-Acer-Quercus</i>	M	196	517	JURIK <i>et al.</i> (1991)
Michigan, USA	<i>Populus-Acer-Quercus</i>	G	128	526	JURIK <i>et al.</i> (1991)
Michigan, USA	<i>Populus-Acer-Quercus</i>	M	90	540	JURIK <i>et al.</i> (1991)
Michigan, USA	<i>Populus-Acer-Quercus</i>	M	167	543	JURIK <i>et al.</i> (1991)
Maine, USA	<i>Quercus-Acer-Betula</i>	M	138	371	ABER <i>et al.</i> (1985)
Tennessee, USA	<i>Quercus prinus</i>	M	210	610	EDWARDS <i>et al.</i> (1989)
Alaska, USA	<i>Populus</i>	M	165	339	RUESS <i>et al.</i> (1996)
Alaska, USA	<i>Betula-Populus</i>	M	145	394	RUESS <i>et al.</i> (1996)
Francia	<i>Quercus</i> spp.	M	253	801	JONARD <i>et al.</i> (2004)
Francia	<i>Quercus-Fagus</i>	M	238	718	JONARD <i>et al.</i> (2004)
Francia	<i>Fagus sylvatica</i>	M	251	717	JONARD <i>et al.</i> (2004)
Wisconsin, USA	<i>Acer-Tilia-Fagus</i>	M	135	887	BOLSTAD <i>et al.</i> (2004)
Massachusetts, USA	Mix decidue	M	275	635	BOWDEN <i>et al.</i> (1993)
Massachusetts, USA	Mix decidue	M	295	720	BOWDEN <i>et al.</i> (1993)

(Segue)

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ⁻² per anno	Respirazione suolo g C m ⁻² per anno	Riferimento bibliografico
Tennessee, USA	<i>Liquidambar</i>	G	326	766	NORBY <i>et al.</i> (2002), KING <i>et al.</i> (2004)
Tennessee, USA	<i>Liquidambar</i>	G	256	749	NORBY <i>et al.</i> (2002), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus euramericana</i>	G	340	730	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus euramericana</i>	G	341	1079	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus alba</i>	G	271	1093	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus alba</i>	G	369	986	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus nigra</i>	G	148	844	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Italia	<i>Populus nigra</i>	G	233	947	CALFAPIETRA <i>et al.</i> (2003), KING <i>et al.</i> (2004)
Tropicale e sub-tropicale					
NSW, Australia	Mix pluviale	M	283	889	RICHARDS (1981)
India	Monsonica	M	210	682	RAJVANSHI e GUPTA (1986)
Costa Rica	Umida pluviale	M	376	1227	RAICH (1983)
Venezuela	Cloud	M	394	224 ^a	MEDINA e ZELWER (1972)
Venezuela	Stagionale secca	M	396	499 ^a	MEDINA e ZELWER (1972)
Venezuela	Cloud	M	335	232 ^a	MEDINA e ZELWER (1972), FASSBENDER e GRIMM (1981)
Sarawak, Malesia	Alluviale	M	552	445 ^a	ANDERSON <i>et al.</i> (1983), PROCTOR <i>et al.</i> (1983)
Sarawak, Malesia	<i>Dipterocarpaceae</i>	M	422	578 ^a	ANDERSON <i>et al.</i> (1983), PROCTOR <i>et al.</i> (1983)
Sarawak, Malesia	Heath	M	442	734 ^a	ANDERSON <i>et al.</i> (1983), PROCTOR <i>et al.</i> (1983)
Malesia	<i>Dipterocarpaceae</i>	M	509	1424	OGAWA (1978)
Brasile	Terra firme	M	365	1257	KELLER <i>et al.</i> (1986), WOSFY <i>et al.</i> (1988), FRENKE <i>et al.</i> (1979), KLINGE e RODRIGUES (1968)
Venezuela	Caatinga	M	269	395 ^a	MEDINA <i>et al.</i> (1980), CUEVAS e MEDINA (1986)
Venezuela	Terra firme	M	492	273 ^a	MEDINA <i>et al.</i> (1980), CUEVAS e MEDINA (1986)
Congo	<i>Brachystegia</i>	M	590	1203 ^a	HILGER (1963), MALDAGUE e HILGER (1963), LAUDELLOT e MEYER (1954)
Congo	<i>Gilbertiodendron</i>	M	734	1511 ^a	HILGER (1963), MALDAGUE e HILGER (1963), LAUDELLOT e MEYER (1954)

(Segue)

Località	Tipologia forestale	Età	Caduta lettiera g C m ⁻² per anno	Respirazione suolo g C m ⁻² per anno	Riferimento bibliografico
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	470	2150	GIARDINA e RYAN (2002)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	380	1920	GIARDINA e RYAN (2002)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	370	2200	GIARDINA e RYAN (2002)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	460	1930	GIARDINA e RYAN (2002)
Costa Rica	Sempreverde tropicale	M	389	1110	CLARK <i>et al.</i> in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Costa Rica	Sempreverde tropicale	M	475	1480	CLARK <i>et al.</i> in DAVIDSON <i>et al.</i> (2002)
Brasile	Sempreverde tropicale	M	480	2000	DAVIDSON <i>et al.</i> (2000)
Brasile	Sempreverde tropicale	G	475	1800	DAVIDSON <i>et al.</i> (2000)
Brasile	Sempreverde tropicale	M	360	1700	DAVIDSON <i>et al.</i> (2000)
Brasile	Sempreverde tropicale	M	693	1084 ^b	SILVER <i>et al.</i> (2005)
Brasile	Sempreverde tropicale	M	727	1363 ^b	SILVER <i>et al.</i> (2005)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	410	2220	GIARDINA <i>et al.</i> (2004)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	520	1840	GIARDINA <i>et al.</i> (2004)
Brasile	Sempreverde tropicale	M	400	1200	CHAMBERS <i>et al.</i> (2004)
Java, Indonesia	<i>Pinus</i>	M	205	690	GUNADI (1994)
Java, Indonesia	<i>Pinus</i>	M	425	980	GUNADI (1994)
Hawaii, USA	Mix pluviale	M	295	890	RAICH (1998)
Hawaii, USA	Mix pluviale	M	275	776	RAICH (1998)
Hawaii, USA	Mix pluviale	M	236	653	RAICH (1998)
Panama	Decidua stagionale	M	480	1450	KURSAR (1989)
Tailandia	Semidecidua stagionale	M	355	1240	TULAPHTAK <i>et al.</i> (1983)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	370	1860	GIARDINA <i>et al.</i> (2003)
Hawaii, USA	<i>Eucalyptus saligna</i>	G	530	1960	GIARDINA <i>et al.</i> (2003)
Puerto Rico, USA	Secondaria tropicale	G	364	1033	Li <i>et al.</i> (2005)
Puerto Rico, USA	<i>Pinus caribaea</i>	G	377	902	Li <i>et al.</i> (2005)
Texas, USA	<i>Prosopis glandulosa</i> -mix arbusti	M	77	186	MCCULLEY <i>et al.</i> (2004)
Texas, USA	<i>Prosopis glandulosa</i> -mix arbusti	M	171	213	MCCULLEY <i>et al.</i> (2004)
Texas, USA	<i>Prosopis glandulosa</i> -mix arbusti	M	111	210	MCCULLEY <i>et al.</i> (2004)
WA, Australia	<i>Eucalyptus diversicolor</i>	G	345	670	O'CONNELL (1987)
WA, Australia	<i>Eucalyptus diversicolor</i>	G	240	830	O'CONNELL (1987)