

Genetica ed ecologia per la gestione sostenibile degli ecosistemi forestali: sviluppi recenti

1. INTRODUZIONE

Con i suoi fenomeni intensi e gli episodi di disturbo connessi (Ali *et al.*, 2022; Russo *et al.*, 2019; Rita *et al.*, 2020; Seidl e Seidl, 2021) il cambiamento climatico mette a rischio la stabilità e la funzionalità delle foreste e produce nel contempo effetti a cascata sui servizi ecosistemici (Peñuelas *et al.*, 2021; Appiagyeyi *et al.*, 2022), il cui mantenimento richiede approcci gestionali ben calibrati (Nocentini *et al.*, 2022). La gestione forestale sostenibile e adattativa contribuisce alla multifunzionalità dei sistemi forestali (Temperli *et al.*, 2012), ma deve essere supportata dai risultati della ricerca scientifica. In tal senso, importanti benefici possono derivare dagli sviluppi negli studi di genetica ed ecologia forestale. Le ragioni sono da ricondurre alla possibilità di conseguire obiettivi di rilievo sul piano gestionale, fra i quali sono da includere:

- a. la conservazione della diversità genetica nelle popolazioni arboree, che rappresenta la base per la resilienza di lungo periodo delle comunità forestali al cambiamento climatico. In particolare, i risultati che scaturiscono da indagini di genetica di popolazione costituiscono

Marco Borghetti: Scuola di Scienze Agrarie, Forestali, Alimentari e Ambientali, Università della Basilicata, Potenza.

Raffaello Giannini: Accademia Italiana di Scienze Forestali, Firenze.

Federico Magnani: Dipartimento di Scienze e Tecnologie Agro-Alimentari, Alma Mater Studiorum - Università di Bologna.

- il fondamento per l'individuazione delle più efficaci strategie di conservazione della variabilità genetica adattativa;
- b. la comprensione delle basi genomiche di tratti fenotipici di rilevanza adattativa, che può consentire sia di intervenire in modo mirato sulle comunità forestali sia di selezionare materiale di propagazione adatto ai programmi di forestazione e ripristino ambientale;
 - c. l'affinamento della selvicoltura di adattamento e di mitigazione per le tecniche di ripristino, sulla base della comprensione delle dinamiche ecosistemiche innescate dai disturbi naturali;
 - d. la comprensione degli effetti dei disturbi naturali e della gestione forestale - così come della sua assenza - non solo sulla produttività delle foreste ma anche sulla produzione di servizi ecosistemici, *in primis* la fissazione di carbonio e la difesa idrogeologica;
 - e. la comprensione dei meccanismi di resistenza e resilienza degli ecosistemi forestali ai disturbi, funzionale alla corretta gestione del bosco dopo eventi estremi (tempeste...), attacchi di patogeni e insetti, passaggio di incendi;
 - f. lo sviluppo di metodi ed applicazioni, ad alta risoluzione spaziale, per la quantificazione da remoto della diversità funzionale e strutturale delle comunità forestali, utilizzabile nel quadro della selvicoltura e della gestione forestale.

In questa breve nota, che dà seguito al lavoro presentato al IV Congresso Nazionale di Selvicoltura tenutosi a Torino nel 2018 (Borghetti *et al.*, 2019), si illustrano alcuni risultati raggiunti, in questi ultimi anni, nei campi della genetica e dell'ecologia forestale. È da mettere in evidenza, peraltro, che le ricerche in questi settori spesso affrontano problematiche di confine, complementandosi e integrandosi a vicenda. Ad esempio: i progetti di conservazione delle risorse genetiche degli alberi forestali si avvalgono di tecnologie, metodi e conoscenze che vanno dalla genomica, all'ecofisiologia, alla dendroecologia, all'ecologia di comunità, alla modellazione ecologica, fino al telerilevamento funzionale. Tra l'altro le indagini di genomica spesso vengono associate alla "fenomica", ovvero a procedure di fenotipizzazione che, grazie a metodi, tecniche e sensoristiche di nuova generazione, consentono di monitorare, in tempi brevi e su molti individui, caratteri e processi propri dell'ecologia funzionale.

2. SVILUPPI NELLA GENETICA FORESTALE

Le risorse genetiche sono alla base della multifunzionalità della foresta. La conoscenza della diversità genetica inter ed intraspecifica, degli adattamenti locali e del controllo genetico di tratti chiave è necessaria per prevedere la capacità di adattamento delle popolazioni arboree, ovvero per comprendere come geni e le loro varianti, influenzino la capacità degli alberi di vivere e prosperare in una varietà di condizioni ambientali. Negli ultimi anni la grande produzione di dati a livello genomico ha fortemente accelerato la generazione di conoscenze sulle basi genetiche ed evolvuzionistiche, degli alberi forestali ed ampliato le possibilità di affrontare queste sfide scientifiche.

2.1 *Caratterizzazioni genome-wide e controllo poligenico*

I polimorfismi SNPs (*Single-Nucleotide Polymorphisms*), determinati da variazioni di singoli nucleotidi, hanno trovato crescenti applicazioni per definire le basi dell'adattamento delle specie forestali alle condizioni ambientali o la risposta a stress biotici (Isabel *et al.*, 2019; Neophytou *et al.*, 2022). Gli studi compiuti confermano come la maggior parte dei tratti fenotipici siano sotto controllo poligenico, ovvero insistano su di una architettura genomica determinata da numerosi loci, ciascuno con effetti di piccola entità sull'espressione del carattere. Il passo da compiere, che appare cruciale, è quello di determinare in modo accurato il grado di poligenicità dei tratti fenotipici di maggiore importanza adattativa (de Miguel *et al.*, 2022) anche perché è stato visto, in alcuni casi, che un numero relativamente modesto di polimorfismi SNPs può spiegare la variazione di tratti fenotipici rilevanti a fini adattativi, come, ad esempio, la variazione nei ritmi fenologici o la tolleranza di patogeni (Doonan *et al.*, 2023). In questa direzione sembrano andare i primi risultati di un recente progetto italiano sulla resilienza delle querce al cambiamento climatico (RESQ: *Improving the RESilience to climate change of ITalian oak FORests facing dieback; Querce Resilienti*, URL: <https://resq.unipv.it/>). In questo caso i dati dei polimorfismi SNPs, elaborati con analisi di associazione fenotipo-genotipo, hanno consentito di individuare un gruppo di marcatori, che possono variare da poche decine ad alcune migliaia a seconda delle

analisi svolte, in grado di spiegare una porzione significativa della varianza del tratto “deperimento dendrocronologico”, candidandosi per un possibile impiego come marcatori diagnostici per la selezione di individui resistenti al cambiamento climatico.

2.2 *Pan-genomi*

La relativa facilità con cui si possono oggi sequenziare interi genomi, compresi quelli “giganti” delle gimnosperme (Niu *et al.*, 2022), consente di estendere le ricerche all’intera architettura genomica delle singole specie. Una metodologia che si sta rivelando promettente per comprendere le dinamiche di adattamento anche negli alberi forestali, è rappresentata dall’approccio basato sullo studio del pan-genoma. Si tratta di un approccio basato sull’analisi e confronto dei genomi di più individui all’interno di uno stesso gruppo tassonomico finalizzato ad identificare tutte le variazioni genetiche presenti ed, in particolare, le variazioni strutturali, come le inserzioni e le delezioni, le variazioni del numero di copie di particolari geni, i geni rari, che potrebbero avere un effetto rilevante sulla diversità fenotipica e sull’evoluzione genomica (Pinosio *et al.*, 2016; Prunier *et al.*; 2017; Hu *et al.*, 2022). È basato su metodologie di questo tipo un progetto in corso nel nostro paese, che riguarda l’adattamento al clima di specie quercine ad ampia distribuzione e filogeneticamente vicine (*Quercus petraea*, *Q. pubescens* e *Q. robur*). L’obiettivo è quello di produrre una panoramica accurata e completa del pan-genoma delle querce “bianche” europee lungo un marcato gradiente ecologico latitudinale. Si tratta della base necessaria per affrontare e gestire gli effetti del cambiamento climatico su sistemi forestali, dominati dalle querce, di notevole importanza sul piano sia ecologico che economico (Progetto PanBiOak - *A pan-genomic approach to study local adaptation in Mediterranean oak forests*, URL: <https://www.ibbr.cnr.it/ibbr/projects/?pid=31999>).

2.3 *Variabilità geografica, adattamenti e maladattamenti*

La conoscenza della relazione tra clima, variabilità geografica e adattamenti genetici consente di identificare le popolazioni da proteggere in quanto tipicizzate da caratteristiche genetiche uniche e preziose. Gli studi recenti condotti con approcci genomici hanno mostrato, tra

l'altro, adattamenti marcati su scala geografica locale (Brousseau *et al.*, 2021), anche in specie caratterizzate da bassa differenziazione genetica sebbene presenti su vaste aree geografiche. È stato evidenziato che la selezione divergente - in seguito alla quale due o più popolazioni subiscono pressioni selettive che portano nel corso del tempo a una differenziazione delle loro caratteristiche genetiche in risposta a pressioni selettive diversificate - tende a modellare e mantenere, anche in ambienti eterogenei, la variazione genetica funzionale, fatto di grande importanza per la sopravvivenza temporale delle stesse (Budde *et al.*, 2023). Per contro, si sono dimostrati sorprendenti i meccanismi di evoluzione convergente di specie evolutesi separatamente per molti milioni di anni: l'adattamento al clima può quindi essere geneticamente vincolato, controllato da alcuni geni chiave (Yeaman *et al.*, 2016). Le nuove condizioni climatiche potranno modificare le pressioni selettive che modellano la variazione genetica adattativa e ciò potrà provocare vari gradi di disadattamento locale e un rimescolamento spaziale delle distribuzioni degli alleli adattativi (Capblancq *et al.*, 2020). Su questa tematica, sono stati sviluppati approcci genomici con risultati di rilievo ai fini della previsione di possibili interruzioni delle associazioni geni adattativi-ambiente e delle criticità che possono portare ad estinzioni locali (Jaramillo-Correa *et al.*, 2020; Lachmuth *et al.*, 2023). I pattern di adattamento/maladattamento di popolazioni italiane di abete bianco e faggio sono oggetto di studio, nel nostro paese, in un progetto condotto con approccio "dendrogenomico", che integra genomica e dendroecologia (Progetto REACT - *Back to the future: REtrospective and prospective insights in silver fir Adaptation to face the Climate crisis*, URL: <https://www.ibbr.cnr.it/ibbr/projects/?pid=317>).

2.4 Migrazione assistita

La migrazione assistita - ovvero il trasferimento pianificato di individui "climaticamente adattati" all'interno o al di fuori dell'areale della specie - può essere condotto sia a scopi conservazionistici che per preservare la funzione produttiva di una popolazione spostandola in un ambiente più favorevole. Si tratta di una prospettiva che deve essere valutata con attenzione alla luce delle necessità conservazionistiche, dei potenziali benefici e dei possibili effetti sulla biodiversità genetica

delle comunità forestali (Peterson St-Laurent *et al.* 2018; Gustafson *et al.*, 2023; Twardek *et al.*, 2023). In rapporto a questi aspetti, il rapido sviluppo delle tecnologie di sequenziamento e i sempre più copiosi dati genomici possono offrire extra-benefici rispetto alle valutazioni condotte negli studi di biologia della conservazione, integrando le previsioni macroecologiche e offrendo una prospettiva evuzionistica assente, ai fini della conservazione della biodiversità, nei tradizionali studi biogeografici (Chen *et al.*, 2022). Metriche basate sui dati genomici sono state utilizzate a fini prognostici per decisioni sull' idoneità ambientale per la persistenza di una specie o di una popolazione o per definire le modalità con cui procedere alla migrazione assistita (Lachmuth *et al.*, 2023). L'opportunità di una migrazione assistita "guidata" dalla genomica sta producendo proposte per reti di collaborazione fra ricercatori, agenzie di finanziamento ed enti di gestione. Nel nostro paese si sta definendo un *framework* di lavoro per valutare la necessità della migrazione assistita; in particolare è stato avviato un progetto per stimare le migrazioni ideali necessarie per massimizzare il potenziale adattativo in popolazioni di pini mediterranei (Progetto Marie-Curie MedForAct - *Unveiling convergent adaptation in Mediterranean pines to inform a new tool for the management of forest genomic resources*, URL: <https://sites.google.com/view/medforact/home-page>). Obiettivo recente e di notevole interesse è anche il cosiddetto 'flusso genico assistito' che prevede l'introduzione di materiale di propagazione preadattato all'interno di soprassuoli gestiti per favorire la rinnovazione naturale (Vettori *et al.*, 2024).

2.5 Reti di conservazione

La convenzione di Kunming-Montreal per la biodiversità ha riconosciuto formalmente la necessità di conservare la diversità genetica intraspecifica e l'urgenza di mettere in atto azioni dirette a questo scopo (Hoban *et al.*, 2023). Anche in questo campo sono in corso notevoli progressi e si aprono prospettive applicative, grazie alla ricerca e allo sviluppo delle tecnologie di caratterizzazione del genoma. I risultati di recenti ricerche condotte ad ampio raggio, con l'uso di migliaia di polimorfismi SNPs, sulla variabilità genetica adattativa e sull'evoluzione divergente in associazione a gradienti ambientali di temperatura

e precipitazioni, possono rappresentare la base per disegnare strategie per la conservazione della diversità intraspecifica in specie ad ampia distribuzione e con una storia evolutiva complessa, come è il caso del faggio (Postolache *et al.*, 2021). Nel nostro paese l'uso di marcatori molecolari, ha consentito di delineare i requisiti spaziali per la “protezione” della diversità genetica intraspecifica in specie come l'abete bianco, la farnia e il pino loricato (Vajana *et al.*, 2023). A scala europea sono iniziate le prime caratterizzazioni multispecie della rete di unità di conservazione genetica (*Genetic Conservation Unit* - GCU) identificata per proteggere la diversità genetica dell'intero patrimonio forestale continentale, con lo scopo di ottimizzare questa importante infrastruttura in base ai dati genomici. È infatti in corso il progetto H2020 FORGENIUS (URL: <http://forgenius.eu>) che ha lo scopo di fornire una visione della diversità delle foreste europee, della loro resilienza ai cambiamenti climatici e che mira a migliorare la piattaforma del sistema informativo europeo sulle risorse genetiche forestali (<http://portal.eufgis.org/maps/>), ampliando e migliorando le informazioni relative alle unità di conservazione genetica. È auspicabile che questi progetti possano valorizzare anche quanto realizzato nel passato nel nostro paese, con particolare riferimento agli studi di genecologia, alle prove di provenienze e a quelle di progenie.


3. SVILUPPI NELL'ECOLOGIA FORESTALE

Anche l'ecologia forestale è stata testimone negli ultimi anni di interessanti sviluppi, tanto a livello internazionale quanto nel panorama della ricerca nazionale.

Non sorprende, vista l'importanza della crisi climatica e il sempre maggior rilievo attribuito a soluzioni naturali di mitigazione (NBS - *Nature-Based Solutions*), l'attenzione riservata al bilancio del carbonio (C) delle foreste (in termini tanto di stock, quantitativi immagazzinati nell'ecosistema, quanto di flussi di C) e alle possibilità di incrementarlo ulteriormente attraverso strategie di gestione mirata e di afforestazione. Le potenzialità dell'afforestazione e del restauro forestale sono state portate prepotentemente all'attenzione globale dall'articolo

di Bastin *et al.*, (2019) in cui gli autori suggerirono che queste attività, senza interessare le superfici già destinate all'agricoltura o a usi urbani, possano sottrarre dall'atmosfera un quantitativo di C pari a 205 Gt di C, equivalente all'aumento della concentrazione atmosferica rilevato in oltre 40 anni di emissioni. Studi successivi hanno peraltro sottolineato la necessità di considerare anche i potenziali effetti negativi dell'afforestazione sul clima, legati alle variazioni dell'albedo e alle emissioni di altri gas a effetto serra (GHG), e gli effetti complessi delle emissioni di composti organici volatili (VOC) (Weber *et al.*, 2024); e pertanto la necessità di tenere le condizioni biogeochimiche e biogeofisiche locali in debita considerazione nella pianificazione degli interventi di afforestazione (Windisch *et al.*, 2021) che vengono sempre più frequentemente realizzati con finanziamenti pubblici e privati. Queste considerazioni sono particolarmente rilevanti in Italia, che si è proposta come punto di riferimento sulle tematiche dell'afforestazione in ambiente urbano e suburbano con la creazione del Centro *Biocities* dello *European Forest Institute* (EFI).

Più in generale, il ruolo attuale e potenziale dei boschi nel bilancio globale del C ha ricevuto in questi anni una rinnovata attenzione; da un lato questa si è appuntata sulla stima delle potenzialità massime di C che potrebbe essere stoccato negli ecosistemi forestali a scala globale (Roebroek *et al.*, 2023; Mo *et al.*, 2023), dall'altro sulle ricadute dei disturbi naturali e antropici (Pugh *et al.*, 2019) ed in particolare sugli effetti globali delle utilizzazioni forestali, considerando anche l'immobilizzazione del C nei prodotti legnosi (Peng *et al.*, 2023). Strettamente legate a questo aspetto sono altre due tematiche che hanno ricevuto grande attenzione anche a livello nazionale, e cioè quale sia l'effetto sul bilancio del C (e più in generale sui servizi ecosistemici) delle dinamiche post-disturbo e dell'età delle piante e del bosco. L'argomento delle dinamiche post-disturbo è particolarmente attuale con riferimento alle foreste tropicali, dove la ricrescita del bosco dopo la deforestazione contribuisce spesso a controbilanciarne in parte gli effetti negativi; qui diversi recenti studi hanno dimostrato come le dinamiche di ricrescita siano abbastanza rapide, in termini sia di accumulo di C sia - in misura più limitata - di recupero della biodiversità (Poorter *et al.*, 2021); l'importanza del recupero di biodiversità è fondamentale al riguardo,

visti i suoi effetti positivi non solo sulla crescita ma anche sulla fissazione di C e N nel suolo (Chen *et al.*, 2023) e che tali effetti paiono aumentare con l'età del bosco (Bongers *et al.*, 2021). Anche a livello italiano lo studio dei disturbi e delle dinamiche post-disturbo ha ricevuto una comprensibile attenzione, alla luce degli eventi catastrofici che hanno colpito in rapida sequenza i boschi del Nord-Est (tempesta Vaia e infestazioni di bostrico). Da un lato l'attenzione della ricerca si è focalizzata sulla mappatura dei disturbi da vento e da insetti, con l'uso dei più moderni strumenti di analisi satellitare (Dalponte *et al.*, 2022) e sulla **quantificazione dei**  sul bilancio del C delle foreste (Pilli *et al.*, 2021); ma di interesse forse ancora maggiore sono le ricerche che hanno analizzato gli effetti delle condizioni macro- e micro-stazionali sulla rinnovazione post-disturbo di specie pioniere e climax (Cerioni *et al.*, 2024), per le implicazioni non solo sulla previsione delle dinamiche di recupero nei prossimi anni ma sulle migliori strategie da mettere in atto negli interventi di restauro forestale.

Strettamente legato a quello del recupero post-disturbo è ovviamente quello della disponibilità di seme, e quindi dei determinanti della pasciona nelle specie forestali; è questo un argomento in cui i ricercatori italiani avevano già svolto un ruolo di primo piano e che ha ricevuto rinnovata attenzione, con la formulazione di interessanti ipotesi su quali siano i determinanti ambientali del coordinamento della pasciona a scala regionale e sulle interazioni dirette e indirette fra pasciona, clima e disturbi (Vacchiano *et al.*, 2021).

L'analisi delle dinamiche post-disturbo è intimamente connessa allo studio degli effetti dell'età del bosco, ed in particolare del bilancio del C dei boschi vetusti: prosegue infatti il dibattito a scala internazionale sul ruolo dei boschi vetusti nel bilancio globale del C, col suggerimento che questo sia stato sovrastimato (Gundersen *et al.*, 2021). Anche a livello italiano la rilevanza e il ruolo delle piante e delle foreste vetuste hanno ricevuto grande attenzione; studi di dettaglio hanno infatti portato a una mappatura di dettaglio delle piante vetuste in ambiente mediterraneo, combinata all'analisi dei fattori ecologici dell'invecchiamento (Piovesan e Biondi, 2021); a scala più ampia, l'utilizzo dei dati dell'Inventario Nazionale delle Foreste e dei serbatoi forestali di Carbonio (INFC) e di immagini satellitari ha permesso di realizzare

quantificare il grado non solo di biodiversità ma anche di vetustà dei boschi delle diverse regioni italiane (Borghi *et al.*, 2024).

L'altra tematica che ha dominato la ricerca a livello sia nazionale sia internazionale è legata all'analisi dei fattori limitanti le potenzialità delle foreste nella mitigazione del *Climate Change*. Da un lato, nuovi studi hanno confermato il ruolo della disponibilità di nutrienti (in particolar modo N e P) nel regolare il bilancio globale del C e la risposta delle foreste all'aumento della CO₂ atmosferica (Terrer *et al.*, 2019); in particolare, pur essendo le foreste tropicali tipicamente limitate dalla disponibilità di P (Cunha *et al.*, 2022), recenti studi hanno suggerito che la disponibilità di N risulti sempre più limitante per crescita e fissazione di C delle foreste a scala globale, soprattutto considerando aree lontane dalle sorgenti principali di emissioni di N in Europa e in Nord America, su cui si era concentrata in passato l'attenzione della ricerca (Mason *et al.*, 2022). Le generalizzazioni sono ovviamente da evitare, come dimostrato dai recenti risultati della rete di simulazione delle deposizioni atmosferiche di N creata nell'ultimo decennio in Italia; in particolare, le faggete eutrofiche delle Prealpi e dell'Appennino paiono infatti essere caratterizzate da una elevata omeostasi, capace di tamponare gli effetti dell'inquinamento da N (Teglia *et al.*, 2022).

Dall'altro lato, il *sink* di C degli ecosistemi forestali potrebbe essere destabilizzato dall'aumento delle temperature globali e soprattutto della loro variabilità (Fernández-Martínez *et al.*, 2023). Diversi studi globali hanno evidenziato come gli eventi climatici estremi e la loro aumentata frequenza in risposta al cambiamento climatico stesso possano non solo determinare eventi estesi di moria del bosco (Anderegg *et al.*, 2020) ma anche variazioni nelle dinamiche di ricrescita delle foreste (McDowell *et al.*, 2020). Le diverse tematiche sono fra loro intimamente legate, dal momento che gli effetti di questi eventi estremi sembrerebbero variare con l'età delle piante, che influenzerebbe non solo l'entità ma anche la sensibilità alla variabilità climatica interannuale di crescita e bilancio del C, come dimostrato dalle analisi dendroecologiche di Colangelo *et al.* (2021); ricerche recenti hanno anche evidenziato come all'interno del piano dominante (e quindi a parità di dimensioni) le piante giovani siano in particolare

più sensibili ma anche più resilienti agli effetti della siccità (Au *et al.*, 2022).

Un notevole contributo è venuto dalla ricerca ecologica italiana anche alla comprensione dei meccanismi di resilienza a questi eventi estremi, con l'analisi in particolare del ruolo dei carboidrati di riserva. Studi di dettaglio avevano già analizzato le dinamiche stagionali delle riserve di C (NSC, *non-structural carbohydrates*) e delle cellule parenchimatiche nel fusto e nelle radici del faggio (D'Andrea *et al.*, 2021); più di recente, però, i ricercatori italiani hanno esteso la prospettiva all'analisi del ruolo delle riserve nella resilienza ad eventi estremi, evidenziando un importante *trade-off* fra crescita e allocazione alle riserve e - in ultima analisi - resistenza agli eventi estremi (Rezaie *et al.*, 2023). Quella delle riserve non strutturali è certamente una nuova interessante prospettiva di studio, visto anche il loro ruolo nel controllo della respirazione autotrofica suggerito da recenti analisi modellistiche (Collalti *et al.*, 2020).

Vale la pena di chiudere questa breve panoramica sui più recenti sviluppi della ricerca in ecologia forestale in Italia e nel mondo ricordando la prospettiva tutta nuova - e realmente olistica - delle ricerche sull'interazione fra piante e microrganismi all'interno dell'ecosistema: all'argomento, certo non nuovo ma sempre più centrale, del ruolo delle micorrize nel condizionare le dinamiche di coesistenza e competizione nelle popolazioni e comunità forestali (Tedersoo *et al.*, 2020) si è aggiunta infatti una nuova tematica, legata al ruolo della fillosfera (i microrganismi presenti sulle chiome delle piante) nel modulare i cicli dell'N e dei nutrienti dell'ecosistema (Guerrieri *et al.*, 2024), un ruolo riservato nei libri di testo ai soli microrganismi del suolo. È questo un vero e proprio cambio di prospettiva, in cui i ricercatori italiani si trovano a giocare un ruolo di primo piano.

Ringraziamenti

Ringraziamo sentitamente Andrea Piotti (IBBR, CNR) per le informazioni sugli sviluppi e sui progetti di ricerca nel campo della genetica forestale.

BIBLIOGRAFIA

- Ali E., Cramer W., Carnicer J., Georgopoulou E., Hilmi N.J.M., Le Cozannet G., Lionello P., 2022 - *Cross-Chapter Paper 4: Mediterranean Region*. In: Climate Change 2022 - Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (H.-O. Pörtner *et al.*, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, p. 2233-2272. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.021>
- Anderegg W.R.L., Trugman A.T., Badgley G. *et al.*, 2020 - *Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests*. *Science*, 368:eaaz7005.
- Appiagyei B.D., Belhoucine-Guezouli L., Bessah E., Morsli B., Martins Fernandes P.A., 2022 - *A Review on Climate Change Impacts on Forest Ecosystem Services in the Mediterranean Basin*. *Journal of Landscape Ecology*, 15: 1-26.
- Au T.F., Maxwell J.T., Robeson S.M., Jinbao L., Siani S.M.O. *et al.*, 2022 - *Younger trees in the upper canopy are more sensitive but also more resilient to drought*. *Nature Climate Change*, 12: 1168-1174. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01528-w>
- Bastin J.F., Finegold Y., Garcia C., Mollicone D., Rezende M. *et al.*, 2019 - *The global tree restoration potential*. *Science*, 365: 76-79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>
- Bongers F.J., Schmid B., Bruelheide H., Bongers F., Shan Li S. *et al.*, 2021 - *Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment*. *Nat. Ecol. Evol.*, 5: 1594-1603. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01564-3>
- Borghetti M., Giannini R., Magnani F., 2019 - *Ecologia e genetica per la gestione sostenibile degli ecosistemi forestali*. In “Il Bosco. Bene Indispensabile per un presente vivibile e un futuro possibile” (a cura di Orazio Ciancio e Susanna Nocentini). Accademia Italiana di Scienze Forestali, Firenze, p. 25-38.
- Borghi C., Francini S., McRoberts R.E., Parisi F., Lombardi F. *et al.*, 2024 - *Country-wide assessment of biodiversity, naturalness and old-growth status using national forest inventory data*. *European Journal of Forest Research*, 143: 271-303.
- Brousseau L., Fine P.V.A., Dreyer E., Vendramin G.G., Scotti I., 2021 - *Genomic and phenotypic divergence unveil microgeographic adaptation in the Amazonian hyperdominant tree *Eperua falcata* Aubl. (Fabaceae)*. *Molecular Ecology*, 30: 1136-1154.
- Budde K.B., Rellstab C., Heuertz M., Gugerli F., Hanika T. *et al.*, 2023 - *Divergent selection in a Mediterranean pine on local spatial scales*. *Journal of Ecology*, 112: 278-290.
- Capblancq T., Fitzpatrick M.C., Bay R.A., Exposito-Alonso M., Keller S.R., 2020 - *Genomic Prediction of (Mal) Adaptation Across Current and Future*

- Climatic Landscapes*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 51: 245-269.
- Cerioni M., Brabec M., Bače R., Bädgers E., Bončina A. *et al.*, 2024 - *Recovery and resilience of European temperate forests after large and severe disturbances*. Global Change Biology, 30: e17159.
- Chen X., Taylor A.R., Reich P.B. *et al.*, 2023 - *Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual*. Nature, 618: 94-101.
- Chen Z., Grossfurtherner L., Loxterman J.L., Masingale J., Richardson B.A. *et al.*, 2022 - *Applying genomics in assisted migration under climate change: Framework, empirical applications, and case studies*. Evolutionary Applications, 15: 3-21.
- Colangelo M., Camarero J.J., Gazol A., Gianluca Piovesan G., Borghetti M. *et al.*, 2021 - *Mediterranean old-growth forests exhibit resistance to climate warming*. Science of The Total Environment, 801: 149684.
- Collalti A., Ibrom A., Stockmarr A., Cescatti A., Alkama R. *et al.*, 2020 - *Forest production efficiency increases with growth temperature*. Nature Communications, 11: 5322. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19187-w>
- Cunha H.F.V., Andersen K.M., Lugli L.F., Delgado Santana F., Fonseca Aleixo I. *et al.*, 2022 - *Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity*. Nature, 608: 558-562. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05085-2>
- Dalponte M., Solano-Correa Y.T., Frizzera L., Gianelle D., 2022 - *Mapping a European spruce bark beetle outbreak using Sentinel-2 remote sensing data*. Remote Sensing, 14: 3135. <https://doi.org/10.3390/rs14133135>
- D'Andrea E., Scartazza A., Battistelli A., Collalti A., 2021 - *Unravelling resilience mechanisms in forests: role of non-structural carbohydrates in responding to extreme weather events*. Tree Physiology, 41: 1808-1818. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab044>
- de Miguel M., Rodríguez-Quilón I., Heuertz M., Hurel A., Grivet D. *et al.*, 2022 - *Polygenic adaptation and negative selection across traits, years and environments in a long-lived plant species (Pinus pinaster Ait., Pinaceae)*. Molecular Ecology, 31: 2089-2105. <https://doi.org/10.1111/mec.16367>
- Doonan J.M., Budde K.B., Kosawang C. Lobo ., Verbylaite R. *et al.*, 2023 - *Multiple, single trait GWAS and supervised machine learning reveal the genetic architecture of Fraxinus excelsior tolerance to ash dieback in Europe*. bioRxiv, 2023.12.11.57080. <https://doi.org/10.1101/2023.12.11.570802>
- Fernández-Martínez M., Peñuelas J., Chevallier F., Ciais P., Obersteiner M., *et al.*, 2023 - *Diagnosing destabilization risk in global land carbon sinks*. Nature, 615: 848-853.
- Guerrieri R., Cáliz J., Mattana S., Barceló A., Candela M. *et al.*, 2024 - *Substantial contribution of tree canopy nitrifiers to nitrogen fluxes in European*

- forests*. Nature Geoscience, 17: 130-136. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01364-3>
- Gundersen P., Thybring E.E., Nord-Larsen T., Vesterdal L., 2021 - *Old-growth forest carbon sinks overestimated*. Nature, 591: E21. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03266-z>
- Gustafson E.J., Kern C.C., Kabrick J.M., 2023 - *Can assisted tree migration today sustain forest ecosystem goods and services for the future?* Forest Ecology and Management, 529: 120723.
- Hoban S., Bruford M.W., da Silva J.M., Funk W.C., Frankham R. *et al.*, 2023 - *Genetic diversity goals and targets have improved, but remain insufficient for clear implementation of the post-2020 global biodiversity framework*. Conservation Genetics, 24: 181-191. <https://doi.org/10.1007/s10592-022-01492-0>
- Hu G., Cheng L., Cheng Y., Mao W., Qiao Y., Lan Y., 2022 - *Pan-genome analysis of three main Chinese chestnut varieties*. Frontiers in Plant Science, Section Plant Biotechnology, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.916550>
- Isabel N., Holliday J.A., Aitken S.N., 2019 - *Forest genomics: Advancing climate adaptation, forest health, productivity, and conservation*. Evolutionary Applications, 13: 3-10.
- Jaramillo-Correa J.P., Bagnoli F., Grivet D., Fady B., Aravanopoulos F.A. *et al.*, 2020 - *Evolutionary rate and genetic load in an emblematic Mediterranean tree following an ancient and prolonged population collapse*. Molecular Ecology, 29: 4797-4811. <https://doi.org/10.1111/mec.15684>
- Lachmuth S., Capblancq T., Prakash A., Keller S.R., Fitzpatrick M.C., 2023 - *Novel Genomic Offset Metrics Integrate Local Adaptation into Habitat Suitability Forecasts and Inform Assisted Migration*. Ecological Monographs, e1593. <https://doi.org/10.1002/ecm.1593>
- Mason R.E., Craine J.M., Lany N.K., Jonard M., Ollinger S.V. *et al.*, 2022 - *Evidence, causes, and consequences of declining nitrogen availability in terrestrial ecosystems*. Science, 376(6590): eabh3767. <https://doi.org/10.1126/science.abh3767>
- McDowell N.G., Allen C.D., Anderson-Teixeira K., Aukema B.H., Bond-Lamberty B. *et al.*, 2020 - *Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world*. Science, 368 (6494): eaaz9463. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>
- Mo L., Zohner C.M., Reich P.B., Jingjing Liang J., de Miguel S. *et al.*, 2023 - *Integrated global assessment of the natural forest carbon potential*. Nature, 624: 92-101. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06723-z>
- Neophytou C., Heer K., Milesi P., Peter M., Pyhäjärvi T. *et al.*, 2022 - *Genomics and adaptation in forest ecosystems*. Tree Genetics & Genomes, 18, 12. <https://doi.org/10.1007/s11295-022-01542-1>

- Niu S., Li J., Bo W., Yang W., Zuccolo A. *et al.* 2022 - *The Chinese pine genome and methylome unveil key features of conifer evolution*. Cell, 185 (1): 204-217. e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.12.006>.
- Nocentini S., Travaglini D., Muys B., 2022 - *Managing Mediterranean Forests for Multiple Ecosystem Services: Research Progress and Knowledge Gaps*. Current Forestry Reports, 8: 229-256. <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00167-w>
- Peng L., Searchinger T.D., Zions J., Waite R., 2023 - *The carbon costs of global wood harvests*. Nature, 620: 110-115. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06187-1>
- Peñuelas J., Sardans J., 2021 - *Global Change and Forest Disturbances in the Mediterranean Basin: Breakthroughs, Knowledge Gaps, and Recommendations*. Forests, 12 (5): 603. <https://doi.org/10.3390/f12050603>
- Peterson St-Laurent G., Hagerman S., Kozak R., 2018 - *What risks matter? Public views about assisted migration and other climate-adaptive reforestation strategies*. Climatic Change, 151: 573-587. <https://doi.org/10.1007/s10584-018-2310-3>
- Pilli R., Vizzarri M., Chirici G., 2021 - *Combined effects of natural disturbances and management on forest carbon sequestration: the case of Vaia storm in Italy*. Annals of Forest Science, 78: 1-18.
- Pinosio S., Giacomello S., Faivre-Rampant P., Taylor G., Jorge V. *et al.*, 2016 - *Characterization of the Poplar Pan-Genome by Genome-Wide Identification of Structural Variation*. Molecular Biology and Evolution, 33: 2706-2719. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw161>
- Piovesan G., Biondi F., 2021 - *On tree longevity*. New Phytologist, 231 (4): 1318-1337. <https://doi.org/10.1111/nph.17148>
- Poorter L., Craven D., Jakovac C.C., van der Sande M., 2021 - *Multidimensional tropical forest recovery*. Science, 374 (6573): 1370-1376. <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>
- Postolache D., Oddou-Muratorio S., Vajana E., Bagnoli F., Guichoux E. *et al.*, 2021 - *Genetic signatures of divergent selection in European beech (Fagus sylvatica L.) are associated with the variation in temperature and precipitation across its distribution range*. Molecular Ecology, 30 (20): 5029-5047. <https://doi.org/10.1111/mec.16115>
- Prunier J., Caron S., Lamothe M., Blais S., Bousquet J. *et al.*, 2017 - *Gene copy number variations in adaptive evolution: The genomic distribution of gene copy number variations revealed by genetic mapping and their adaptive role in an undomesticated species, white spruce (Picea glauca)*. Molecular Ecology, 26 (21): 5989-6001. <https://doi.org/10.1111/mec.14337>
- Pugh T.A.M., Arneth A., Kautz M., Poulter B., Smith B., 2019 - *Important role of forest disturbances in the global biomass turnover and carbon sinks*. Nature Geoscience, 12 (9): 730-735. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0427-2>

- Rezaie N., D'Andrea E., Scartazza A., Gričar J., Prislán P. *et al.* 2023 - *Upside down and the game of C allocation*. *Tree Physiology* early access. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad034>
- Rita A., Camarero J.J., Nolè A., Borghetti M., Brunetti M. *et al.*, 2020 - *The impact of drought spells on forests depends on site conditions: the case of 2017 summer heat wave in southern Europe*. *Global Change Biology*, 26 (2): 851-863. <https://doi.org/10.1111/gcb.14825>
- Roebroek C.T.J., Duveiller G., Seneviratne S.I., Davin E.L., Cescatti A. *et al.*, 2023 - *Releasing global forests from human management: How much more carbon could be stored?* *Science*, 380: (6646): 749-753. <https://doi.org/10.1126/science.add5878>
- Russo A., Gouveia C.M., Dutra E., Soares P.M.M., Trigo R.M., 2019 - *The synergy between drought and extremely hot summers in the Mediterranean*. *Environmental Research Letters*, 14: 014011. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaf09e>
- Senf C., Seidl R., 2021 - *Mapping the forest disturbance regimes of Europe*. *Nature Sustainability*, 4: 63-70. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00609-y>
- Tedersoo L., Bahram M., Zobel M., 2020 - *How mycorrhizal associations drive plant population and community biology*. *Science*, 367 (6480): eaba1223. <https://doi.org/10.1126/science.aba1223>
- Teglia A., Di Baccio D., Matteucci G., Andrea Scartazza A., De Cinti B. *et al.*, 2022 - *Effects of simulated nitrogen deposition on the nutritional and physiological status of beech forests at two climatic contrasting sites in Italy*. *Science of The Total Environment*, 834: 155362. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155362>
- Temperli C., Bugmann H., Elkin C., 2012 - *Adaptive management for competing forest goods and services under climate change*. *Ecological Applications*, 22 (8): 2065-2077. <https://doi.org/10.1890/12-0210.1>
- Terrer C., Jackson R.B., Prentice I.C., Keenan T.F., Kaiser C. *et al.*, 2019 - *Nitrogen and phosphorus constrain the CO₂ fertilization of global plant biomass*. *Nature Climate Change*, 9: 684-689.
- Twardek W.M., Taylor J.J., Rytwinski T., Aitken S.N., MacDonald A.L. *et al.*, 2023 - *The application of assisted migration as a climate change adaptation tactic: An evidence map and synthesis*. *Biological Conservation*, 280: 109932. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.109932>
- Vacchiano G., Pesendorfer M.B., Conedera M., Gratzler G., Rossi L. *et al.*, 2021 - *Natural disturbances and masting: from mechanisms to fitness consequences*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences*, 376: 20200384. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0384>
- Vajana E., Andrello M., Avanzi C., Bagnoli F., Vendramin G.G. *et al.*, 2023 - *Spatial conservation prioritisation for intraspecific genetic diversity of three forest tree species with a fragmented distribution in Italy*. *bioRxiv*, 2023.11.06.565750. <https://doi.org/10.1101/2023.11.06.565750>

- Vettori C., Giannini R., Paffetti D., 2023 - *Il materiale vivaistico forestale: variabilità genetica, conservazione adattamento*. In: Atti dei Georgofili, Ricare la Rete Nazionale della Vivaistica Forestale, Accademia dei Georgofili, Firenze, p. 273- 278.
- Weber J., King J.A., Abraham N.L., Grosvenor D., Smith J.S. *et al.*, 2024 - *Chemistry-albedo feedbacks offset up to a third of forestation's CO₂ removal benefits*. Science, 383 (6685): 860-864. <https://doi.org/10.1126/science.adg6196>
- Windisch M.G., Davin E.L., Seneviratne S.I., 2021 - *Prioritizing forestation based on biogeochemical and local biogeophysical impacts*. Nature Climate Change, 11: 867- 871. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01161-z>
- Yeaman S., Hodgins K.A., Lotterhos K.E., Suren H., Nadeau S. *et al.*, 2016 - *Convergent local adaptation to climate in distantly related conifers*. Science, 353: 1431-1433. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7812>