



Rendiconti
Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL
Memorie di Scienze Fisiche e Naturali
122° (2004), Vol. XXVIII, pp. 295-313

GIUSEPPE SCARASCIA-MUGNOZZA¹ – FRANCESCO LORETO¹
GIORGIO MATTEUCCI² – PAOLO CICCIOI³

Scambi di energia e materia fra ecosistemi forestali e atmosfera in rapporto ai cambiamenti ambientali

FORESTE E SCAMBI DI CO₂ CON L'ATMOSFERA

Ruolo delle foreste nel ciclo globale del carbonio

Le foreste, pur ricoprendo poco più del 30% della superficie delle terre emerse, ne rappresentano circa il 50% della produttività primaria netta e si calcola che il 70% degli scambi di carbonio (tra assorbimento e respirazione) avvenga attraverso gli ecosistemi forestali (Waring e Schlesinger, 1985); inoltre, le foreste contengono più dell'80% della biomassa e del carbonio epigeo terrestre e circa il 40% di quello presente nel suolo (cfr. De Angelis e Scarascia Mugnozza, 1995). Al contempo si stima che, a livello globale, buona parte del 20% di vapor acqueo che proviene dall'evapotraspirazione degli ecosistemi terrestri sia dovuto all'attività delle foreste; addirittura, in alcune zone, come quelle tropicali, almeno metà delle precipitazioni derivano dall'evapotraspirazione forestale (Waring e Schlesinger, 1985). A parte gli oceani, quindi, gli ecosistemi forestali svolgono un ruolo chiave nell'ambito di alcuni importanti cicli biogeochimici della biosfera, regolando così i parametri del clima regionale e planetario.

In realtà, se l'influenza delle foreste sulla biosfera, l'atmosfera e l'idrosfera è ormai ampiamente riconosciuta ed anche considerata nelle simulazioni del clima globale, la determinazione quantitativa degli scambi e dei flussi tra questi grandi comparti, nonché il ruolo svolto dai diversi biomi forestali della terra è caratterizzato da lacune e incertezze. A tal proposito, la quantificazione del ciclo globale del carbonio ed il ruolo che la vegetazione ha nel *sequestrare* carbonio stanno dive-

¹ Istituto di Biologia Agro-ambientale e Forestale – CNR.

² Istituto Sistemi Agricoli e Forestali del Mediterraneo – CNR.

³ Istituto di Metodologie Chimiche – CNR.

nendo questioni centrali dell'ecologia globale (Schimel, 1995). L'analisi del bilancio del carbonio a livello planetario mostra che a fronte di emissioni antropiche, per uso di combustibili fossili e per la deforestazione, pari a 8.1 Gigatonnellate (10^9 ton) di carbonio all'anno l'atmosfera e gli oceani, i grandi comparti che accumulano carbonio, ne assorbono circa 5 Gton; il bilancio globale del carbonio presenta, quindi, un termine residuo di assorbimento ancora non assegnato ad un preciso comparto, chiamato *missing sink* pari a circa 3.0 Gt C a^{-1} (Scarascia Mugnozza *et al.*, 1999). Benché la problematica sia tutt'altro che chiarita, crescenti sono le evidenze sperimentali che assegnano alle foreste nel mondo un ruolo significativo per l'assorbimento di carbonio (*missing sink*).

Scambi di carbonio tra foreste ed atmosfera

L'accumulo di carbonio da parte di una foresta corrisponde alla sua produttività netta di ecosistema (NEP), pari all'incremento di biomassa dei tessuti vivi, soprattutto legnosi, e di sostanza organica del terreno (*humus*), nell'arco di un dato periodo di tempo, solitamente un anno; la misura della NEP di una foresta richiede quindi inventari successivi di biomassa legnosa e di materia organica nel suolo: tale tecnica, tuttavia, è limitata dalla sua laboriosità e, considerazione non secondaria, dal fatto che è distruttiva. Ma poiché la NEP può anche essere considerata pari alla fotosintesi totale del bosco (GPP, Produttività Primaria Lorda), durante lo stesso intervallo temporale, al netto della respirazione delle piante e della respirazione eterotrofa, cioè della decomposizione della lettiera epigea (foglie e rametti) e ipogea (radici fini) e della predazione da parte degli erbivori, la sua determinazione può essere ottenuta misurando i processi di scambio gassoso (cioè la risultante tra fotosintesi e respirazione) tra copertura forestale ed atmosfera. D'altra parte, i recenti sviluppi nella teoria e nelle tecnologie micrometeorologiche, in particolare quelli ottenuti nella tecnica della *correlazione turbolenta* (*eddy covariance*, Valentini *et al.*, 1996), stanno cominciando a rendere *routine* lo studio delle interazioni vegetazione-atmosfera, anche per quel che riguarda scale spaziali ampie e temporalmente lunghe. Infatti, è ora possibile effettuare misure continue dei flussi di anidride carbonica e vapor acqueo anche per intere stagioni, raccogliendo dati con frequenza oraria (Fig. 1). Questa tecnica, caratterizzata da un'integrazione sia spaziale (alcuni ettari) che temporale (uno o più anni), permette di determinare i flussi dell'ecosistema e, allo stesso tempo, fornisce, come risultato finale, una quantificazione dello scambio netto di carbonio dell'ecosistema su base stagionale e/o annua (Valentini *et al.*, 1996; Matteucci, 1998).

La regione mediterranea rappresenta una delle aree critiche del globo negli scenari dei futuri cambiamenti globali, eppure i dati provenienti da ecosistemi situati in questa regione, risultano limitati sia dal punto di vista degli studi classici di biomassa (Susmel *et al.*, 1976; Calamini *et al.*, 1983) che da quello degli studi più avanzati, con tecniche integrate (Valentini *et al.*, 1996). In questa ottica acquista

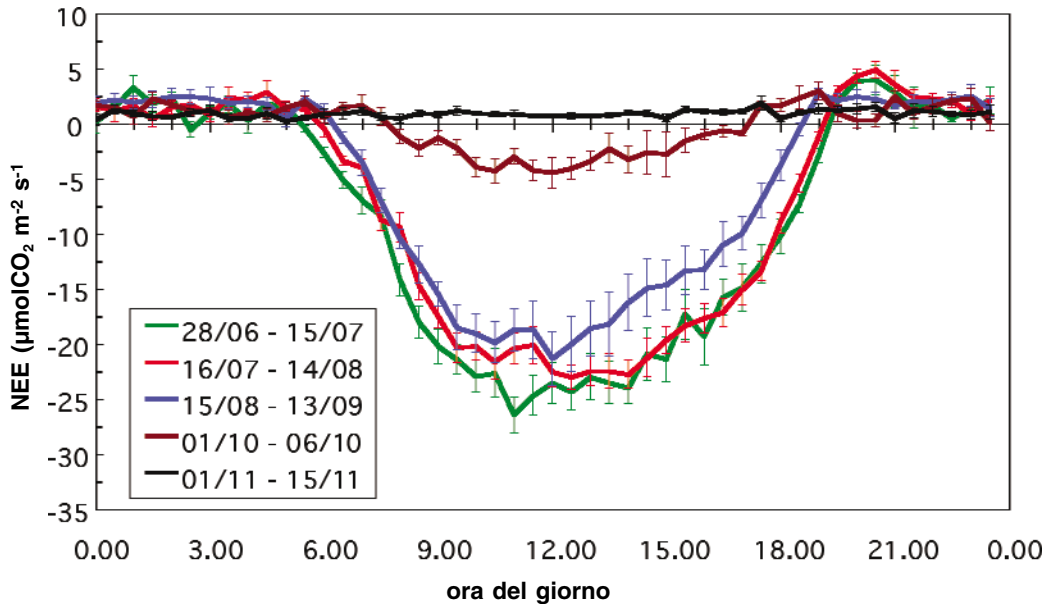


Figura 1. Tipici andamenti medi giornalieri dello scambio netto di anidride carbonica misurati nella faggeta di Collelongo (AQ) in diverse stagioni nel 1996. Secondo la convenzione micrometeorologica valori negativi indicano assorbimento di anidride carbonica da parte dell'ecosistema, mentre valori positivi indicano emissione (da Matteucci, 1998).

rilevanza lo studio quantitativo dei processi funzionali di alcuni ecosistemi forestali tra i più importanti ed estesi del nostro Paese. Negli ultimi anni in Italia sono state realizzate undici diverse stazioni di misura di flussi di carbonio, vapor d'acqua e energia tra ecosistemi forestali e atmosfera, a partire dalla foresta sperimentale di Collelongo (AQ) situata in un ecosistema a faggeta dell'Appennino nell'ambito del Parco Nazionale d'Abruzzo che ormai funziona continuativamente da circa dieci anni (Matteucci *et al.*, 1999). A quest'area sperimentale si sono poi aggiunte altre stazioni di rilevamento in bosco che hanno riguardato una foresta di leccio (Tenuta Presidenziale di Castelporziano, Roma; Tirone, 2003; Tirone *et al.*, 2003), una pecteta alpina (Renon, BZ; Montagnani, 2001), una pineta di pino marittimo (Parco Naturale di San Rossore, PI; Tirone, 2003), un bosco ceduo di cerro (Roccare-spampani, VT, con rilievi in due classi di età del ceduo, Manca, 2003), un bosco misto di conifere in Trentino (Lavarone, TN), una piantagione da arboricoltura da legno in Emilia (Nonantola, MO), un pioppeto in Lombardia (Zerbolò, PV), un bosco di farnia e quercia rossa (Tenuta La Mandria, TO), una pineta di pino laricio in Calabria (Bonis, CS; Marino, 2004) e, infine, una stazione di misura su un pioppeto da biomassa a turno breve (Vigevano, PV). Questa sofisticata rete di rilevamento della funzionalità degli ecosistemi forestali è piuttosto estesa e ha consen-

tito alla ricerca forestale italiana di assumere un ruolo di rilievo a livello europeo favorendo anche la realizzazione di una rete continentale di rilevamento denominata CARBOEUROFLUX, successivamente confluita, insieme a stazioni installate su praterie e campi agricoli, nella rete del progetto integrato CarboEurope-IP. Sulla base di serie pluriennali di dati, la capacità di sequestrare carbonio da parte delle nostre foreste (NEP) è stata stimata intorno a $4 \text{ tonC ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, di cui il 60% nella biomassa legnosa e il resto come input di carbonio organico del terreno. Le oscillazioni, da un anno all'altro, della produzione netta di un dato ecosistema sono molto ampie, anche del 50%, in funzione dell'andamento climatico; ovviamente, notevoli sono anche le differenze di NEP in funzione delle specie forestali che compongono il bosco e della fertilità stagionale (Valentini *et al.*, 1996; Valentini *et al.*, 2000; Valentini, 2003). Questi sono valori comunque elevati a scala mondiale e fanno ritenere che le foreste temperate siano tra le più attive nell'assorbimento di carbonio, per unità di superficie del terreno. Questa elevata funzionalità è anche dovuta al fatto che le foreste temperate, quali anche quelle italiane, sono quasi tutte trattate selvicolturalmente e quindi in fase di attiva crescita anche ad età prossima alla scadenza del turno selvicolturale. In tal senso, va sottolineato che alla fine del ciclo di crescita del bosco gran parte della biomassa legnosa prodotta viene asportata; pertanto il carbonio durevolmente immagazzinato dall'ecosistema rimarrebbe essenzialmente quello della sostanza organica del terreno.

I risultati ottenuti, sia su base giornaliera che stagionale e di bilancio annuale, confermano la validità dell'approccio integrato alla copertura forestale (Baldocchi *et al.*, 1996; Valentini, 2003); questa può essere, infatti, considerata come un'unità funzionale alla quale si possono applicare le diverse curve di risposta ai parametri ambientali già individuate per singoli tessuti e organi. Inoltre, è stata dimostrata la possibilità di determinare direttamente la produttività primaria netta degli ecosistemi forestali e di seguirne l'evoluzione stagionale. Queste informazioni sono indispensabili per valutare il ruolo svolto dai diversi tipi di foreste temperate nel ciclo globale del carbonio e, anche, le interazioni tra foreste e cambiamenti climatici.

Modelli di simulazione e passaggi di scala

Il mondo reale è qualcosa di molto complesso. Di fronte a questa incredibile complessità della natura, gli scienziati hanno imparato a limitare la loro attenzione a piccole parti in modo tale da riuscire a dare, un po' alla volta, una completa rappresentazione dell'intero.

Ad esempio, a livello biologico, la varietà di scala a cui avvengono i processi nelle vegetazione è notevole, potendo andare dal singolo organello (cloroplasto) alla pianta intera, ad ecosistemi arrivando fino ad intere regioni e, infine, all'intero pianeta. Tale varietà di carattere spaziale, si riflette anche a livello temporale, partendo dai cicli biochimici per arrivare a quelli geochimici. Tra i livelli sopra menzionati esistono connessioni ed interrelazioni ed è sempre più sentito il bisogno di

effettuare integrazioni o passaggi di scala verso l'alto (*scale up*) delle risposte ottenute agli altri livelli di organizzazione (Ehleringer & Field, 1993; Jarvis, 1995). Tali passaggi di scala possono essere effettuati sia attraverso misure dirette (ad esempio la tecnica *eddy covariance* di cui si è accennato prima) che con metodi indiretti, quali l'applicazione di modelli di simulazione (Jarvis, 1995).

In generale, la progettazione e la realizzazione di un modello può essere suddivisa in quattro fasi (France & Thornley, 1984):

- 1) struttura del modello (rappresenta un insieme di ipotesi e assunzioni biologiche, agronomiche o di ecologia forestale che, generalmente, esprimono sempre una semplificazione della realtà);
- 2) espressione matematica del punto 1 (accurata traduzione delle assunzioni in equazioni matematiche);
- 3) soluzione delle equazioni del modello (generalmente per mezzo di computer, anche in rete);
- 4) esame ed interpretazione delle previsioni del modello.

I modelli matematici dei processi che avvengono a livello di foglia, pianta o ecosistema, sono strumenti importanti nello studio degli effetti dei mutamenti ambientali. I modelli sono importanti anche per stimare le interazioni tra biosfera e atmosfera.

Le moderne tecnologie hanno consentito, negli ultimi 10-15 anni di approfondire le conoscenze ecofisiologiche dei meccanismi su cui si basano le interazioni tra ambiente ed organismi vegetali (Caldwell & Pearcy, 1994). Tali conoscenze hanno oggi raggiunto livelli elevati, tanto che sono stati realizzati modelli di varia complessità in grado di simulare i processi produttivi e gli scambi fra foreste ed atmosfera (Baldocchi & Harley, 1995; Waring *et al.*, 1995; Aber, Reich & Goulden, 1996; Ruimy *et al.*, 1996). Inoltre, la dimostrazione dell'esistenza di interazioni a *feedback* tra vegetazione e clima, ha determinato il passaggio dall'approccio di tipo regressivo, alla base dei primi modelli per la stima della produttività primaria netta (Lieth, 1975), a quello di tipo meccanicistico, cioè basato sulla conoscenza e l'applicazione dei processi (Melillo *et al.*, 1993; Potter *et al.*, 1993; Warnant *et al.*, 1994; Ruimy *et al.*, 1996).

Tali modelli sono strumento di grande utilità per l'ecologia forestale, che si trova a dover rispondere a domande quali l'entità del ciclo globale del carbonio o gli effetti dei cambiamenti globali sugli ecosistemi terrestri. Non vi è infatti dubbio che a questioni di così ampia scala non si possa rispondere esclusivamente attraverso la sperimentazione diretta, intrinsecamente limitata dal gran numero di repliche necessarie per ottenere una misura integrata, ma sia necessario ricorrere a strumenti di integrazione e simulazione, quali i modelli.

Attualmente, grazie a tecnologie di vario tipo, da quelle ecofisiologiche al tele-rilevamento, è possibile verificare le risposte integrate e simulate a partire da processi studiati a scala inferiore. Ad esempio, restringendo la nostra analisi ai modelli ecofisiologici basati su processi, gli sviluppi recenti della tecnica della correlazione

turbolenta per la misura degli scambi gassosi tra vegetazione e atmosfera (vedi paragrafi precedenti) rappresenta un valido strumento per ottenere dati di riferimento per la verifica e la validazione di tali modelli.

Integrazione di dati per stime continentali

Negli ultimi anni, sia a livello scientifico che tecnico-politico, si è fatta sempre più pressante la richiesta di integrazione di dati provenienti da diversi studi e con diversi approcci sperimentali. Tutti i recenti bandi per progetti di ricerca pubblicati sia dalla Comunità Europea che a livello nazionale, chiedono di arrivare a stime di bilancio e scambi di gas-serra a scala regionale, nazionale e continentale, sia per aspetti legati alle convenzioni internazionali (come ad esempio quella sui Cambiamenti Climatici con il suo Protocollo di Kyoto) che per poter meglio comprendere i contributi regionali alle dinamiche globali.

La presenza sul territorio italiano ed europeo di un numero notevole di siti nei quali vengono misurati lo scambio netto di carbonio e tutta una serie di parametri micrometeorologici ed ecologici rende possibile la parametrizzazione e validazione di modelli, i quali, integrati da dati spazializzati di presenza di determinati tipi di ecosistemi e da dati di input su griglie geografiche (parametri meteorologici, dati da satellite), consentono di stimare il bilancio di carbonio a scala regionale e continentale. Esistono in tal senso approcci sia di modellizzazione (Mollicone *et al.*, 2003) che di aggregazione di dati di tipo bottom-up (Janssens *et al.*, 2003; Liski *et al.*, 2003) come anche l'uso di strumenti quali le reti neurali (Papale e Valentini, 2003).

In ogni caso, tutti questi approcci richiedono l'uso di sistemi computazionali sufficientemente potenti e, soprattutto, la realizzazione di database centralizzati dei dati spazializzati.

Ad esempio, Mollicone e colleghi (2003) hanno stimato il bilancio di carbonio delle foreste a scala 50 x 50 km per l'Unione Europea utilizzando il modello Biome-BGC, parametrizzato per 12 gruppi di specie omogenei con dati di letteratura e provenienti da progetti di ricerca come ECOCRAFT, CANIF e FORCAST, validato in alcune foreste nelle quali viene misurato lo scambio netto di carbonio (fig. 2). I dati spazializzati provenivano dalla mappa dettagliata delle specie forestali realizzata dal JRC di Ispra a partire dai dati dei 5000 siti di livello 1 del progetto di monitoraggio ICP-Forests, dalla mappa dei suoli europei realizzata dallo European Soil Bureau e dai dati meteorologici disponibili dal progetto MARS (http://carbodat.ei.jrc.it/data_archs_f.html). I confini nazionali e la topografia erano disponibili anch'essi da database europei. Tutta la struttura, chiamata CBIS (Carbon Budget Information System), girava su piattaforma ArchInfo connettendosi ai database in maniera distribuita.

Papale e Valentini (2003) hanno invece utilizzato l'approccio delle reti neurali per stimare il bilancio netto di scambio di carbonio delle foreste europee (NEE, al lordo delle perdite per operazioni selvicolturali e incendi). La rete è stata testata su

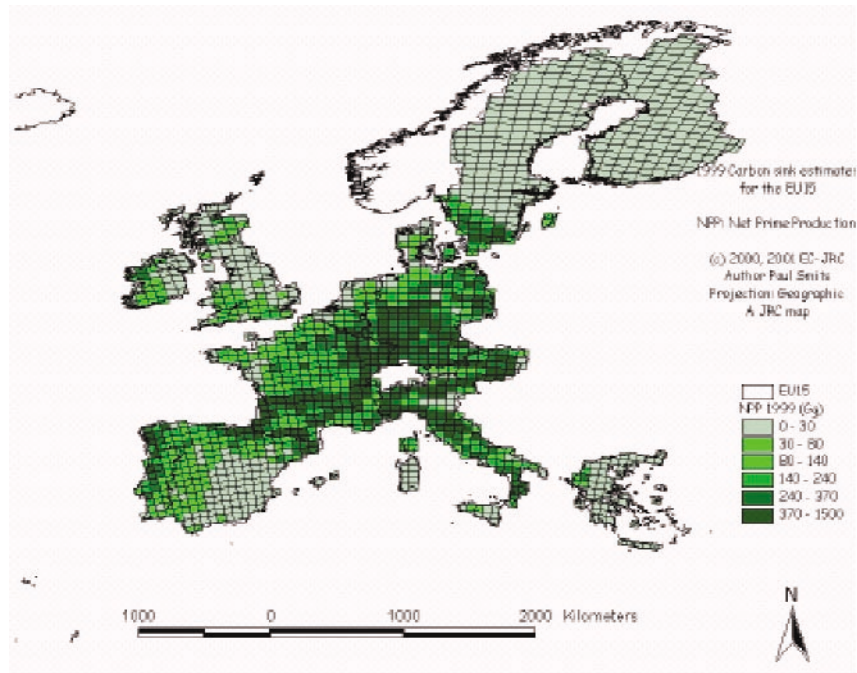


Figura 2. Mappa della produzione primaria netta su griglia 50 x 50 km proveniente dallo studio di Mollicone *et al.*, 2003. I dati per il Nord della Svezia e per la Finlandia non sono stati calcolati a causa della mancanza di dati meteorologici, alla data di realizzazione dello studio, nel database MARS.

dati provenienti da siti forestali *eddy covariance*, e utilizzando come input dati di temperatura (minima, media, massima e di rugiada), stato della vegetazione da tele-rilevamento (NDVI massimo), tipologia forestale e stagione, sono stati calcolati valori settimanali di NEE a scala spazializzata europea. I dati di temperatura provenivano da centri meteorologici europei, i valori di NDVI dall'analisi di immagini satellitari MODIS ed i tipi forestali da mappe della vegetazione (figura 3).

Questi approcci beneficerebbero sicuramente dall'integrazione dei vari livelli di misura, a scala di ecosistema (comprensione delle dinamiche dei processi), con torri alte per misure regionali, fino alle misure atmosferiche in siti remoti per la valutazione del bilancio atmosferico. L'integrazione con dati da satellite ed informazioni spazializzate e georeferenziate quali quelle da inventari forestali e altri database distribuiti (suoli, meteorologia) renderanno possibile ridurre le incertezze del bilancio di carbonio a scala europea. È proprio questa la missione che si propone il progetto integrato CarboEurope-IP (<http://www.carboeurope.org/>)

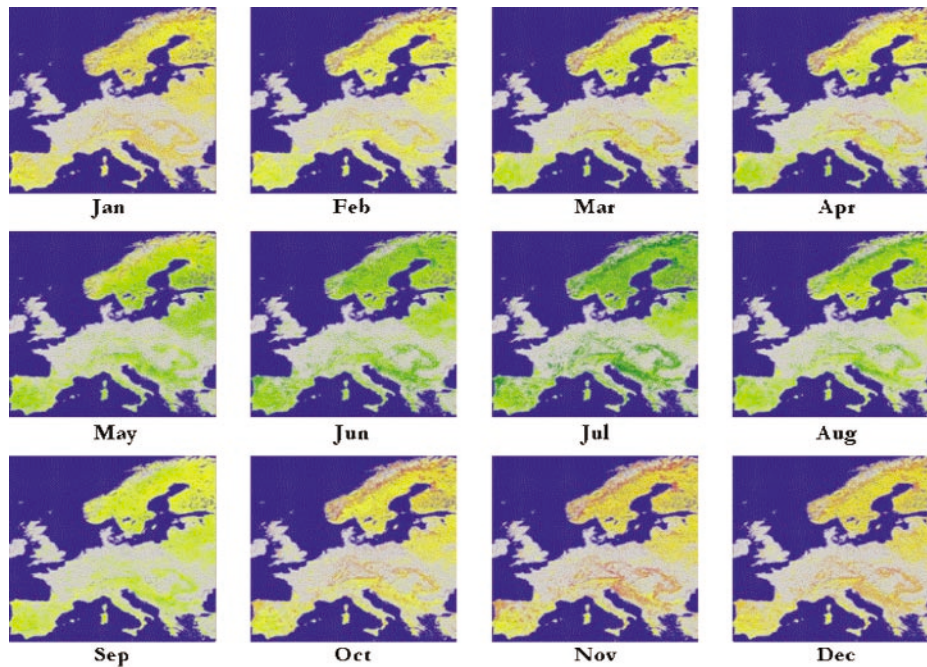


Figura 3. Mappe mensili dello scambio netto di carbonio per le foreste europee realizzata con tecniche di integrazione di dati e applicazione di reti neurali (cortesia Dario Papale, Papale e Valentini, 2003).

EMISSIONE DI VOC E RUOLO DEGLI ISOPRENOIDI

Le piante non solo assorbono carbonio dall'atmosfera ma emettono in atmosfera composti organici volatili, specialmente isoprenoidi volatili (isoprene, monoterpeni e sesquiterpeni). L'emissione di isoprenoidi viene stimata in 800-1000 Tg C per anno, ma questa stima risente di notevoli incertezze. A causa dei legami olefinici, uno o più per molecola, gli isoprenoidi reagiscono rapidamente con il radicale ossidrilico (OH) e con altre specie reattive dell'ossigeno che si formano in presenza di agenti ossidanti, in particolare ozono (O_3).

In atmosfera, gli isoprenoidi possono anche essere coinvolti nel ciclo fotochimico di formazione dell'ozono, in presenza di ossidi di azoto (NO_x) e luce ultravioletta (Chameides *et al.*, 1988). Queste rapide reazioni provocano indirettamente l'accumulo di gas meno reattivi tra cui il metano, il più importante gas-serra insieme alla CO_2 (Fuentes *et al.*, 2000). Inoltre gli isoprenoidi a più alto peso molecolare (monoterpeni, sesquiterpeni) sembrano contribuire alla formazione di particolato (Di Carlo *et al.*, 2004). Questa recente scoperta ha evidenziato che gli isoprenoidi possono avere un ruolo nella formazione delle pericolose polveri sottili

presenti nei centri urbani, e fa ipotizzare che queste sostanze possano anche agire come nuclei di condensazione del vapore acqueo, influenzando significativamente il ciclo idrogeologico.

Ecologia dell'emissione di isoprenoidi dalla vegetazione

Le piante che emettono isoprenoidi sono poliennali o perennanti, mentre non esistono piante annue in cui l'emissione sia rilevante. Sembra inoltre che questo carattere sia esclusivo delle piante C3 ed è particolarmente diffuso nelle specie biologicamente meno recenti (felci, conifere) (Kesselmeier e Staudt, 1999) ed in quelle che vegetano all'interfaccia tra terra ed acqua.

Molte delle specie che emettono isoprenoidi, accumulano queste sostanze in organi di riserva, quali dotti resiniferi (conifere) o ghiandole oleifere (Lamiaceae). L'accumulo riguarda polimeri dell'isoprene, ma non l'isoprene stesso. Gli isoprenoidi accumulati a concentrazioni elevate hanno funzioni protettive per la pianta, agendo da deterrenti contro erbivori e contribuendo all'isolamento di patogeni fungini (Pare e Tumlinson, 1997; Michelozzi, 1999). L'accumulo in strutture fiorali ha un ruolo chemioattrattivo nei confronti degli insetti pronubi. L'emissione da piante che conservano isoprenoidi in organi di riserva è debole, eccetto che in casi in cui queste strutture vengano danneggiate o distrutte (stress meccanici come danni da erbivori o incendi).

I forti emettitori di isoprenoidi non hanno organi di riserva. L'emissione di isoprene è diffusa nelle specie arboree di tutto il mondo, soprattutto nel genere *Quercus* e *Populus*. Le piante forestali possono riemettere come isoprene dal 2 al 10% del carbonio fissato fotosinteticamente e l'emissione di isoprene costituisce circa l'1% della produttività primaria lorda (GPP), integrata nel tempo (Kesselmeier *et al.*, 2002).

L'emissione di monoterpeni sembra essere limitata a poche specie di *Quercus* diffuse nell'area Mediterranea (Loreto *et al.*, 1998a) ma manca ancora un inventario dettagliato delle emissioni a livello globale. È stata recentemente individuata una nuova via metabolica interamente cloroplastica alla base della sintesi di questi composti (Lichtenthaler *et al.*, 1997) mentre non è ancora noto il loro ruolo fisiologico.

Fisiologia dell'emissione di isoprenoidi dalla vegetazione

È stato notato che stress ambientali come siccità (Sharkey e Loreto, 1993), alte temperature (Loreto e Sharkey, 1990) ed esposizione ad inquinanti (Loreto *et al.*, 2004) possono provocare sensibili aumenti della sintesi e dell'emissione di isoprenoidi. Si è quindi sviluppata l'ipotesi che il ruolo degli isoprenoidi emessi da piante senza organi di riserva sia quello di proteggere le foglie esposte a stress ambientali.

Evidenze sperimentali suggeriscono che isoprene e monoterpeni aumentino la termotolleranza delle foglie (Sharkey e Singaas, 1995; Loreto *et al.*, 1998b). La presenza di isoprenoidi, siano essi endogenamente prodotti o esogenamente fumi-

gati, consente alle piante di fotosintetizzare sino a temperature 3-5° C maggiori che in assenza di isoprenoidi. Il meccanismo d'azione proposto ipotizza che gli isoprenoidi si inseriscano nel doppio strato lipidico della membrana aumentando la coesione idrofobica tra i due strati. Ciò eviterebbe la disgregazione delle membrane, causata dall'alta temperatura (Sharkey, 1996). Tuttavia esistono molti casi in cui l'effetto protettivo degli isoprenoidi nei confronti delle alte temperature è minimo o assente (Logan e Monson, 1999). Ciò ha portato a riconsiderare la funzione degli isoprenoidi e a continuare gli esperimenti per identificarne più precisamente il ruolo fisiologico (Sharkey e Yeh, 2001).

È stato recentemente proposto che gli isoprenoidi abbiano una più generica funzione antiossidante piuttosto che una specifica azione nei confronti di uno stress ambientale (Loreto *et al.*, 2001a). Questa ipotesi è nata sulla base delle seguenti considerazioni: *a*) gli isoprenoidi possono reagire in aria con forti ossidanti come l'ozono generando piccole quantità di acqua ossigenata e prodotti secondari la cui tossicità per le piante non è nota (Fuentes *et al.*, 2000). *b*) Gli stress ambientali contro i quali è stata dimostrata un'azione protettiva degli isoprenoidi (alte temperature) o che hanno provocato un incremento della loro sintesi (stress idrico) possono provocare l'accumulo all'interno delle foglie di specie ossidanti potenzialmente dannose per le membrane cellulari. *c*) I forti ossidanti come l'ozono danneggiano le membrane cellulari con un meccanismo di azione simile a quello delle alte temperature e tali danni potrebbero essere rimossi od attenuati dalla presenza degli isoprenoidi, specialmente se questi, come ipotizzato, stabilizzano le membrane cellulari.

L'azione antiossidante degli isoprenoidi è stata recentemente dimostrata con una serie di esperimenti in cui le foglie di piante forestali sono state esposte ad elevate concentrazioni di ozono in presenza o in assenza di isoprene (Loreto *et al.*, 2001; Loreto e Velikova, 2001b; Velikova *et al.*, 2001).

I risultati di questi esperimenti indicano chiaramente che, al pari di altri isoprenoidi, come xantofille e carotenoidi, gli isoprenoidi volatili possono essere dei forti antiossidanti e suggeriscono che la migliore termotolleranza osservata in precedenti esperimenti in piante che emettono isoprenoidi (Sharkey e Singaas, 1995; Singaas *et al.*, 1997; Loreto *et al.*, 1998b; Delfino *et al.*, 2000) sia attribuibile a questa azione di detossificazione. Resta invece da chiarire dove gli isoprenoidi esplicano la loro azione protettiva. Mentre è stato suggerito che gli isoprenoidi stabilizzano le membrane cellulari (Sharkey, 1996), alcuni dati indirettamente indicano che l'isoprene può abbassare la quantità di ozono presente negli spazi intercellulari, diminuendo quindi la pressione ossidativa sulle membrane cellulari (Loreto *et al.*, 2001a).

USO DI MODELLI MATEMATICI PER LA PREDIZIONE DELL'EMISSIONE DI COMPOSTI ORGANICI VOLATILI DI ORIGINE BIOGENICA (BVOC) DA ECOSISTEMI TERRESTRI

Su scala globale, gli ecosistemi terrestri rappresentano la sorgente principale di composti organici volatili biogenici (BVOC) (Guenther *et al.*, 1995) eccedendo di

un ordine di grandezza l'emissione antropica. Date le loro caratteristiche chimiche (presenza di insaturazioni e di cicli) essi possono contribuire in modo sostanziale alla formazione di ozono troposferico ed aerosoli organici secondari (SOA) nel caso in cui si abbia alta radiazione solare e sufficienti contenuti di ossidi di azoto (NO ed NO₂) nell'atmosfera (Fehesenfeld *et al.*, 1992). Mentre l'incremento di ozono influenza in modo deleterio la qualità dell'atmosfera e contribuisce in una certa misura al riscaldamento globale, la formazione di aerosoli sottili (2-5 µm) in grado di agire come nuclei di condensazione per le nubi può influenzare gli equilibri globali alterando sia il bilancio radiativo che i cicli idrogeologici.

Per poter analizzare i possibili scenari futuri risulta perciò essenziale poter modellare su varie scale (locale, regionale, continentale e globale) l'emissione di BVOC e poterne prevedere le variazioni in funzione dei cambiamenti apportati dall'uomo e dalla natura alla copertura vegetazionale.

Approcci di modellizzazione dell'emissione di BVOC

Due sono gli approcci principali usati nella modellizzazione dell'emissione di BVOC. Alcune metodologie usano l'approccio *bottom-up*, mentre altre si avvalgono di metodologie *top-down*.

Nell'approccio *bottom-up*, la base di partenza per la modellizzazione dell'emissione è costituita dalla digitalizzazione della copertura vegetale mediante opportuna classificazione dei vari ecosistemi.

Dato che l'informazione primaria per la digitalizzazione è ottenuta elaborando opportunamente le immagini satellitari prese nel visibile e nell'infrarosso vicino, medio e termico, la classificazione è basata sulle differenze ottiche osservabili in assorbimento e riflessione. Attraverso questo metodo è possibile ottenere una classificazione adeguata per ca. 57 ecosistemi differenti con risoluzioni spaziali dell'ordine di 1km x 1km per l'intero globo. Nella Figura 4 è riportato un tipico esempio del tipo di informazione di partenza usato nella modellizzazione dell'emissione biogenica.

Attraverso le immagini satellitari è anche possibile ottenere stime della biomassa (in termini di area fogliare, LAI), della frazione di radiazione intercettata fIPAR), del grado di copertura della vegetazione (copertura frazionaria, Fc) e il suo stato di salute (concentrazione di clorofille, stato di idratazione).

All'interno di ognuna delle aree forestali presenti in ciascuna griglia del reticolo, vengono calcolati i fattori di emissioni sulla base della conoscenza della densità fogliare, di parametri allometrici, dei fattori di penetrazione della luce e del bilancio idrico dell'ecosistema. Appropriati algoritmi vengono usati per stimare l'emissione di isoprene e monoterpene. Il sistema usa come variabili di ingresso, i Global Vegetation Indices (GVI), la temperatura, e la radiazione solare incidente. Queste due ultime variabili entrano come parametri fondamentali nella descrizione delle emissioni di isoprenoidi (E) secondo il modello «big leaf».

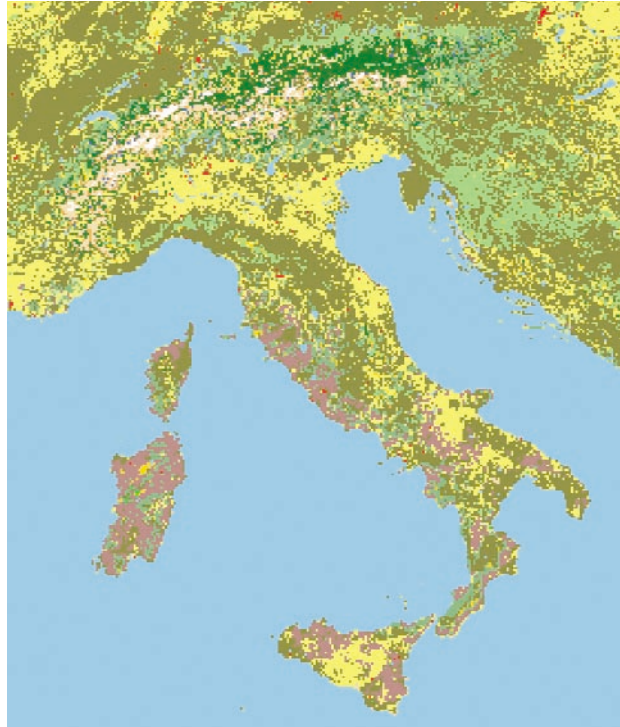


Figura 4. Mappa della copertura vegetale dell'Italia ottenuta elaborando le immagini satellitari. Nel caso specifico, i boschi cedui sono indicati in marrone scuro, i boschi di pini in verde chiaro, quelle di abete e pino in verde scuro. In marrone chiaro sono indicate le aree ad uso agricolo. In rosso le aree urbane. Questo metodo consente di classificare fino a 57 differenti ecosistemi. Mappa ottenuta dal Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC), U.S. Geological Survey's EROS Data Center <http://LPDAAC.usgs.gov>

In tale modello due sono gli algoritmi normalmente usati per descrivere la dipendenza dell'emissione di BVOC dai parametri ambientali (Guenther *et al.*, 1995):

1)
$$E = E^0 C_L C_T$$

Dove E^0 è l'emissione di isoprenoidi a 30°C (T_s) ed a valori della radiazione fotosinteticamente attiva, PAR (Q), pari a $1000 \mu\text{mol (fotoni) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e C_L e C_T sono due termini che descrivono la dipendenza dell'emissione da Q e dalla temperatura della foglia (T):

$$C_L = \frac{\alpha c_{L1} Q}{\sqrt{1 + \alpha^2 Q^2}} \quad C_T = \frac{\exp \frac{c_{T1}(T - T_s)}{RTT_s}}{1 + \exp \frac{c_{T2}(T - T_M)}{RTT_s}}$$

in cui α , C_{L1} , C_{T1} , C_{T2} e T_M sono delle costanti determinate empiricamente.

$$2) \quad E = E^0 C'_T$$

Dove E^0 l'emissione di isoprenoidi a 30°C (T_s) e C'_T un termine che descrive la dipendenza dalla temperatura:

$$C'_T = \exp \beta (T - T_s)$$

in cui β è un termine che assume un valore compreso tra 0,1 e 0,15.

Mentre l'algoritmo 1 si applica a tutte le specie che emettono isoprene e ad alcune specie che emettono monoterpeni (molte querce mediterranee), l'algoritmo 2 si applica in generale alle conifere. Specifiche correzioni vengono inoltre introdotte per tenere conto dell'incidenza della radiazione luminosa in funzione della latitudine e della stagione nonché della penetrazione della luce nella parte più bassa della copertura vegetale.

Un esempio dei risultati ottenibili attraverso l'applicazione della metodologia *bottom-up* è riportato nelle Figure 5a e b (Lathière *et al.*, 2003). La prima riporta il valore del LAI (indice di area fogliare) su scala globale mentre la seconda riporta la distribuzione dell'emissione di isoprene ottenuta attraverso una modellizzazione dei vari ecosistemi forestali ed agricoli presenti sul pianeta.

Il metodo *bottom-up*, malgrado sia il più usato, risente di notevoli incertezze legate alla scarsa conoscenza dei fattori di emissione di isoprenoidi da alcuni ecosistemi e dalla incerta identificazione degli algoritmi seguiti. L'inventario globale GEIA attribuisce per esempio a molte specie cedue e sempreverdi Mediterranee una emissione isoprenica elevata. Nella realtà molte specie mediterranee sono non emittitrici (cerro) o emettono monoterpeni secondo un algoritmo che dipende dalla luce e dalla temperatura (leccio, faggio) (Lenz *et al.*, 2001).

Una simile sovrastima si osserva anche nell'area Amazzonica dove è stato osservato che solo il 30% delle specie vegetali presenti risultano effettivamente emittitrici di BVOC (Harley *et al.*, 2004). Le ricerche effettuate nell'ambito dei progetti europei BEMA, ECOVOC, VOCAMOD, EUSTACH e CARBONSINK indicano che una profonda revisione deve essere effettuata sulla metodologia adottata nella scelta dei fattori di emissione e degli algoritmi usati.

L'approccio *top-down* si avvale di un principio totalmente diverso. L'emissione di BVOC viene stimata attraverso la misura satellitare della formaldeide nell'assunzione che l'isoprene venga totalmente ossidato a formaldeide all'interno di ciascuna porzione della griglia in cui viene suddivisa la superficie terrestre. La concentrazione di formaldeide a terra viene ottenuta elaborando le immagini registrate dal satellite GOME. La determinazione quantitativa viene ottenuta misurando l'estinzione della banda di assorbimento UV della formaldeide riflessa dalla superficie terrestre.

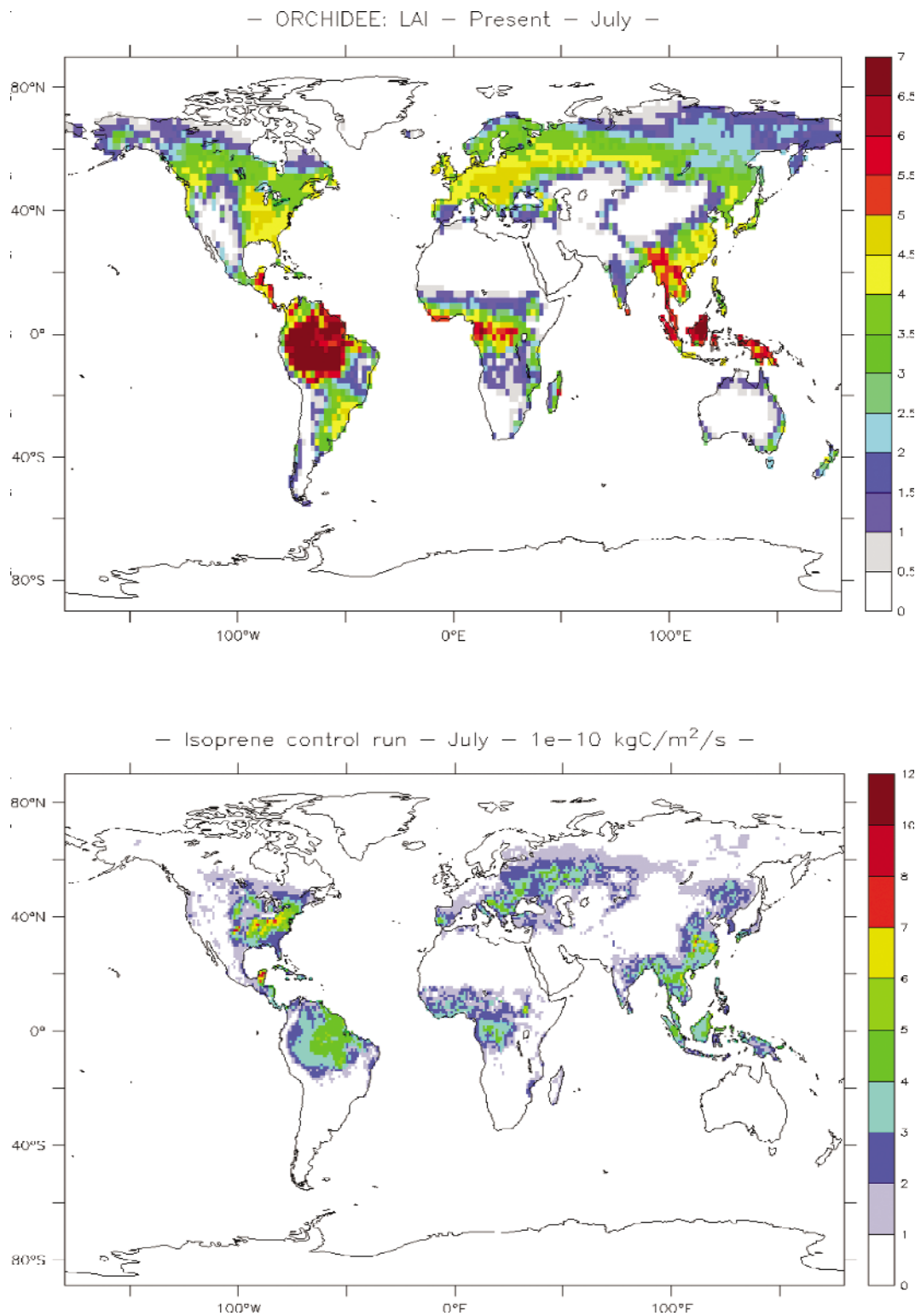


Figure 5: a) Distribuzione del LAI ottenuta elaborando immagini satellitari; b) Emissione globale di isoprene ottenuta attraverso modelli matematici dinamici che descrivono il comportamento emissivo dei vari ecosistemi vegetali terrestri.

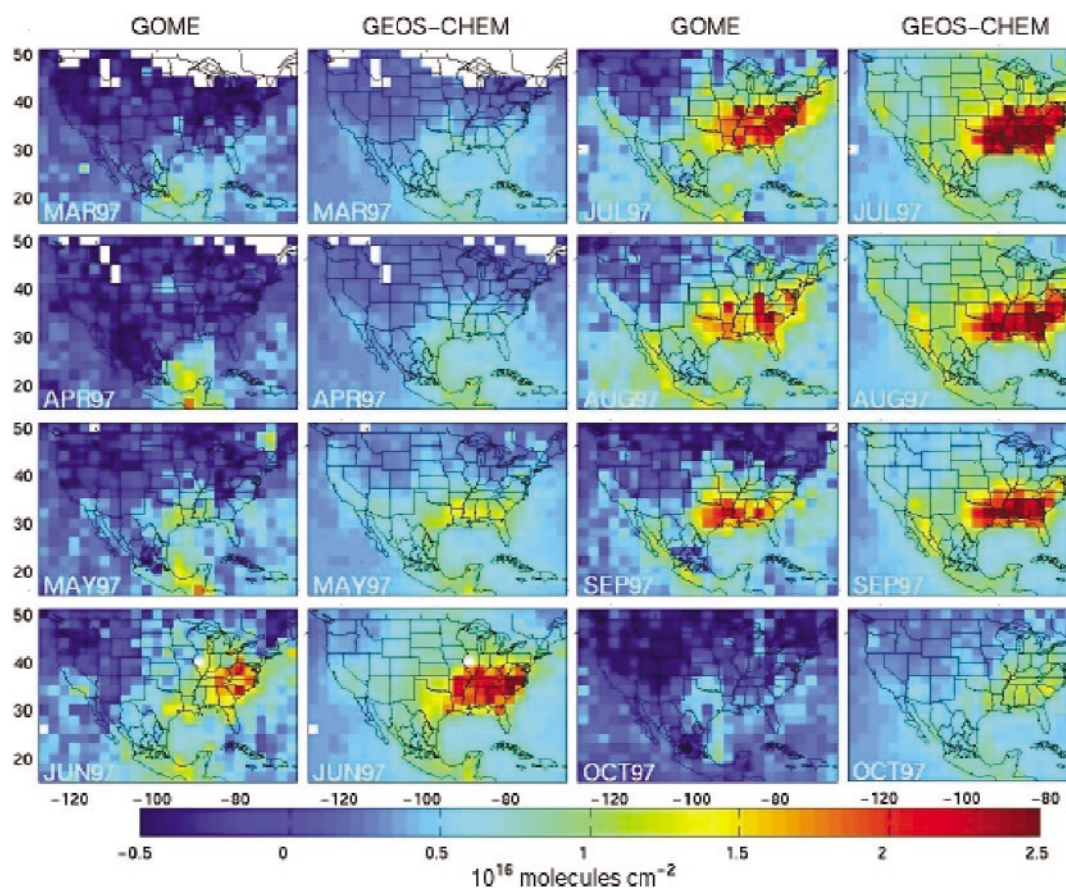


Figura 6. Variazione dell'emissione di isoprene negli Stati Uniti, ottenuta attraverso l'approccio *top-down*.

Nel fare ciò si assume che la formaldeide sia distribuita nella colonna di osservazione secondo una legge esponenziale negativa in funzione dell'altezza e che la maggior concentrazione si stabilisca all'interno del *Boundary Layer* atmosferico.

Trattando i dati della formaldeide attraverso il modello fotochimico GEOS-CHEM, alcuni ricercatori di Harvard (Abbot *et al.*, 2003) sono arrivati a stimare le concentrazioni di isoprene al suolo. Come si vede dall'immagine nella figura 6, la maggior concentrazione di isoprene si osserva nel sud-est degli Stati Uniti, un'area nota per la fortissima emissione di isoprene.

Va tuttavia detto che la validità dei dati ottenuti col metodo *top-down* necessita di una verifica delle assunzioni di distribuzione e reattività fotochimica dell'isoprene su cui si basa il modello GEOS-CHEM. Tuttavia una verifica basata sul

confronto delle determinazioni satellitari e terrestri risulta alquanto problematica data la bassa risoluzione spaziale dei dati satellitari.

Malgrado la modellizzazione dell'emissione di BVOC sia ancora affetta da notevoli incertezze, non vi è dubbio che essa rappresenta l'unica strada attualmente percorribile per poter predire, con una certa attendibilità, l'impatto che modifiche nell'uso del suolo e cambiamenti climatici hanno nell'emissione di questi composti da ecosistemi terrestri. Ciò consentirà di valutare gli eventuali *feed-backs* che tali modifiche possono produrre sul clima terrestre.

BIBLIOGRAFIA

- Abbot D.S., Palmer P.I., Martin R.V., Chance K.V., Jacob D.J., Guenther A. (2003). *Seasonal and interannual variability of isoprene emissions as determined by formaldehyde column measurements from space*. *Geophys. Res. Lett.*, 30 (17), 1886, doi:10.1029/2003GL017336.
- Aber J.D., Reich P.B., Goulden M.L. (1996). Extrapolating leaf CO₂ exchange to the canopy: a generalized model of forest photosynthesis compared with measurements by eddy correlation. *Oecologia*, 106, 257-265.
- Baldocchi D.D., Harley P.C. (1995). Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1157-1173.
- Baldocchi D.D., Valentini R., Running S., Oechel W., Dahlman R. (1996). Strategies for measuring and modelling carbon dioxide and water vapour fluxes over terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 2, 159-167.
- Calamini G., Gregori E., Hermanin L., Lopresti R., Manolacu M. (1983). Studio di una faggeta dell'Appennino pistoiese: biomassa e produzione primaria netta epigea. *Ann. Ist. Sper. Studio e Difesa del Suolo*, XIV, 193-214.
- Caldwell M.M., Pearcy R.W. (edit) (1994). *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*, pp. 1-429. Academic Press, San Diego, USA.
- Chameides W.L., Lindsay R.W., Kiang C.S., Richardson J. (1988). The role of biogenic hydrocarbons in urban photochemical smog: Atlanta as a case study. *Science*, 241, 1473-1475.
- De Almeida S., Neill D., Baker T., Phillips O., Malhi Y. (2004). *Variation in potential for isoprene emissions among Neotropical forest sites*. *Global Change Biol.*, 10, 1-21, doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00760.x
- De Angelis P., Scarascia Mugnozza G. (1995). Cambiamenti ambientali a scala globale: il ruolo degli ecosistemi forestali. *L'Italia Forestale e montana*, 5, 457-480.
- Delfine S., Csiky O., Loreto F., Seufert G. (2000). Fumigation with exogenous monoterpenes of a non-isoprenoid-emitting oak (*Quercus suber* L.): monoterpene acquisition, translocation, and effect on the photosynthetic properties at high temperatures. *New Phytol.*, 146, 27-36.
- Di Carlo P., et al. (2004). Missing OH Reactivity in a Forest: Evidence for Unknown Reactive Biogenic VOCs. *Science*, 304, 722-725.
- Ehleringer J.R., Field C.B. (edit.) (1993). *Scaling physiological processes: from leaf to globe*, pp. 1-388. Academic Press, San Diego, USA.
- Fehsenfeld F., Calvert J., Fall R., Goldan P., Guenther A., Hewitt C.N., Lamb B., Liu S., Trainer M., Westberg H., Zimmerman P. (1992). *Emissions of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry*. *Global Biogeochem. Cycles*, 6, 389-430.
- France J., Thornley J.H.M. (1984). *Mathematical models in agriculture*. pp. 1-335. Butterworths, Gran Bretagna.

- Fuentes J.D., Lerdau M., Atkinson R., Baldocchi D., Botteneheim J.W., Ciccioli P., Lamb B., Geron C., Gu L., Guenther A., Sharkey T.D., Stockwell W. (2000). Biogenic hydrocarbons in the atmosphere boundary layer: a review. *Bull. Am. Met. Soc.*, 81, 1537-1575.
- Guenther A., Hewitt C.N., Erickson D., Fall R., Geron C., Graedel T., Harley P., Klinger L., Lerdau M., McKay W.A., Pierce T., Scholes B., Steinbrecher R., Tallamraju R., Taylor J., Zimmerman P. (1995). *A global model of natural volatile organic compound emissions*. *J. Geophys. Res.*, 100, 8873-8892.
- Harley P., Vasconcellos P., Vierling L., Pinheiro C.C., Greenberg J., Guenther A., Klinger L.K., Janssens I.A., Freibauer A., Ciais P., Smith P., Nabuurs G.-J., Folberth G., Schlamadinger B., Hutjes R.W.A., Ceulemans R., Schulze E.-D., Valentini R., Dolman A.J. (2003). Europe's Terrestrial Biosphere Absorbs 7 to 12% of European Anthropogenic CO₂ Emissions. *Science*, 300, 1538-1542.
- Jarvis P.J. (1995). Scaling processes and problems. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1079-1089.
- Jones C.A., Rasmussen R.A. (1975). Production of isoprene by leaf tissue. *Plant Physiol.*, 55, 982-987.
- Kesselmeier J., *et al.* (2002). Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochem. Cycles.*, 16, 1126-1135.
- Kesselmeier J., Staudt M. (1999). Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *J. Atm. Chem.*, 33, 23-88.
- Lathière J., Hauglustaine D., De Noblet N., Friedlingstein P., Folberth G., *Impact of land use and deforestation on biogenic hydrocarbon emissions in a global vegetation model*, EGS-AGU-EGU Assembly, Nice, 2003.
- Lenz R., Köble R., Seufert G., *Species-based Mapping of Biogenic Emissions in Europe – Case Study Italy*, Proceedings of the 8th European Symposium on the Physico Chemical Behaviour of Atmospheric Pollutants, Jorth J., Raes F. and Angeletti G. Eds., JRC, Presentation TP 15, 2001 available on Internet at the following address:
<http://ies.jrc.ec.eu.int/Units/cc/events/torino2001/torinocd/Documents/Terrestrial/TP15.htm>
- Lichtenthaler H.K., Schwendler J., Disch A., Rohmer M. (1997). Biosynthesis of isoprenoids in higher plant chloroplast proceeds via mevalonate-independent pathway. *FEBS Lett.*, 400, 271-274.
- Lieth H. (1975). Modelling the Primary Productivity of the World. In: Lieth H., Whittaker R.H. (eds.) *Primary productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 237-263.
- Liski J., Korotkov A.V., Prins C.F.L., Karjalainen T., Victor D.G., Kauppi P.E. (2003). Increased carbon sink in temperate and boreal forests. *Climatic Change*, 61, 89-99.
- Logan B.A., Monson R.K. (1999). Thermotolerance of leaf discs from four isoprene-emitting species is not enhanced by exposure to exogenous isoprene. *Plant Physiol.*, 120, 821-825.
- Loreto F., Ciccioli P., Brancaleoni E., De Valentini R., Lillis M., Ciský O., Seufert G. (1998a). A hypothesis on evolution of isoprenoid emission by oaks based on correlation between emission type and *Quercus* taxonomy. *Oecologia*, 115, 302-305.
- Loreto F., Ciský O., Dürr M., Förster A., Seufert G. (1998b). On the monoterpene emission under heat stress and on the increased thermotolerance of leaves of *Quercus ilex* L. fumigated with selected monoterpenes. *Plant Cell Environ.*, 21, 101-107.
- Loreto F., Ferranti F., Mannozi M., Maris C., Nascetti P., Pasqualini S. (2001a). Ozone quenching properties of isoprene and its antioxidant role in plants. *Plant Physiol.*, 126, 993-1000.
- Loreto F., Pinelli P., Manes F., Kollist H. (2004). Impact of ozone on monoterpene emissions and evidences for an isoprene-like antioxidant action of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* (L.) leaves. *Tree Physiol.*, 24, 361-367.
- Loreto F., Sharkey T.D. (1990). A gas exchange study of photosynthesis and isoprene emission in red oak (*Quercus rubra* L.). *Planta*, 182, 523-531.

- Loreto F., Sharkey T.D. (1993). Water stress, temperature, and light effects on the capacity for isoprene emission and photosynthesis of kudzu leaves. *Oecologia*, 95, 328-333.
- Loreto F., Velikova V. (2001b). Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. *Plant Physiol.*, 127, 1781-1787.
- Manca G. (2003). Analisi dei flussi di carbonio di una cronosequenza di cerro (*Quercus cerris* L.) dell'Italia centrale attraverso la tecnica della correlazione turbolenta. Tesi di dottorato in Ecologia Forestale, Università degli Studi della Tuscia (Viterbo).
- Marino C. (2004). Studio del bilancio di carbonio con tecniche Eddy Covariance in popolamenti di Pino laricio (*Pinus laricio* Poiret) della Sila Greca. Tesi di Dottorato, Università degli Studi Mediterranea di Reggio Calabria, Reggio Calabria.
- Matteucci G. (1998). Bilancio del Carbonio in una Faggeta dell'Italia Centro-Meridionale: Determinanti Ecofisiologici, Integrazione a Livello di Copertura e Simulazione dell'Impatto dei Cambiamenti Ambientali. Tesi di dottorato, Università degli Studi di Padova.
- Matteucci G., De Angelis P., Dore S., Masci A., Valentini R., Scarascia Mugnozza G. (1999). Il bilancio del carbonio delle faggete: dall'albero all'ecosistema. In: Scarascia Mugnozza G. (edit.) *Ecologia strutturale e funzionale di faggete italiane. Edagricole*, pp. 133-183.
- Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore B. III, Vorosmarty C.J., Schloss A.L. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234-240.
- Michelozzi M. (1999). Defensive roles of terpenoid mixtures in conifers. *Acta Botanica Gallica*, 146, 73-84.
- Mollicone D., Matteucci G., Koble R., Masci A., Chiesi M., Smits P.C. (2003). A model based approach for the estimation of carbon sink in European forest. In: Valentini R. (ed.), *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, Ecological Studies*, 163, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 179-206.
- Montagnani L. (2001). Flussi di carbonio in un ecosistema alpino. Tesi di dottorato, Università degli Studi di Padova.
- Papale D., Valentini R. (2003). A new assessment of European forests carbon exchanges by eddy fluxes and artificial neural network spatialization. *Global Change Biology*, 9, 525-535.
- Pare P.W., Tumlinson J.H. (1997). Cotton volatiles synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytochemistry*, 47, 521-526.
- Potter C.S., Randerson J.T., Field C.B., Matson P.A., Vitousek P.M., Mooney H.A., Klooster S.A. (1993). Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 811-841.
- Ruimy A., Kergoat L., Field C.B., Saugier B. (1996). The use of CO₂ flux measurements in models of the global terrestrial carbon budget. *Global Change Biology*, 2, 287-295.
- Scarascia Mugnozza G., De Angelis P., Matteucci G., Valentini R. (1999). Foreste e cambiamenti climatici. In: Magni M., Giordano E., Di Girolamo C. (edit.) *Atti del II Congresso Nazionale di Selvicoltura per il Miglioramento e la Conservazione dei Boschi Italiani*, Venezia, 24-28/06/1998, EdAs s.r.l., Volume I, pp. 97-122.
- Schimel D.S. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1, 77-91.
- Sharkey T.D. (1996). Isoprene synthesis by plants and animals. *Endeavor*, 20, 74-78.
- Sharkey T.D., Singaas E.L. (1995). Why plants emit isoprene. *Nature*, 374, 769.
- Sharkey T.D., Yeh S. (2001). Isoprene emission from plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 52, 407-436.
- Singaas E., Sharkey T.D., Lerdau M.L., Winter K. (1997). Isoprene increases thermotolerance of isoprene-emitting species. *Plant Physiol.*, 115, 1413-1420.
- Susmel L., Viola F., Bassato G. (1976). *Ecologia della lecceta del Supramonte di Orgosolo*. III. *Produzione primaria, produzione secondaria, condizioni attuali e possibilità di conservazione*. CEDAM - Padova, pp. 1-261.

- Tirone G. (2003). Stima del bilancio del carbonio di due ecosistemi forestali mediterranei: Confronto tra una lecceta e una pineta. Tesi di dottorato in Ecologia Forestale, Università degli Studi della Tuscia, Viterbo.
- Tirone G., Dore S., Matteucci G., Greco S., Valentini R. (2003). Evergreen Mediterranean forests: carbon and water fluxes, balances, ecological and ecophysiological determinants. In: Valentini R. (ed.) Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, *Ecological Studies*, 163, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 125-149.
- Valentini R. (ed.), Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, *Ecological Studies* 163, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 1-270.
- Valentini R., De Angelis P., Matteucci G., Monaco R., Dore S., Scarascia Mugnozza G.E. (1996). Seasonal net carbon dioxide exchange of a Beech forest with the atmosphere. *Global Change Biology*, 2, 199-207.
- Valentini R., Matteucci G., Dolman A.J., Schulze E.-D., Rebmann C., Moors E.J., Granier A., Gross P., Jensen N.O., Pilegaard K., Lindroth A., Grelle A., Bernhofer Ch., Grünwald T., Aubinet M., Ceulemans R., Kowalski A.S., Vesala T., Rannik Ü., Berbigier P., Loustau D., Gu_mundsson J., Thorgeirsson H., Ibrom A., Morgenstern K., Clement R., Moncrieff J., Montagnani L., Minerbi S., Jarvis P.G. (2000). Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404,861-865.
- Velikova V., Cui X., Loreto F., Stella D. (2001). Ozone damage in leaves of forest trees is reduced by exogenous and endogenous isoprene. In: Forest Research; a challenge for an integrated European approach, Radoglou K. ed., pp. 265-268.
- Waring R.H., Law B.E., Goulden M.L., Bassow S.L., McCreight R.W., Wosfy S.C., Bazzaz F.A. (1995). Scaling gross ecosystem production at Harvard Forest with remote sensing: a comparison of estimates from a constrained quantum-use efficiency model and eddy correlation. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1201-1213.
- Waring R.H., Schlesinger W.H. (1985). Forests and global ecology. In: Waring R.H., Schlesinger W.H. (eds.), *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press Inc., San Diego, California, pp. 263-276.
- Warnant P., François L., Strivay D., Gérard J.-C. (1994). CARAIB: A global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, 8, 255-270.