



UNIVERSITÀ DI PARMA

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA

DOTTORATO DI RICERCA IN
" BIOLOGIA EVOLUZIONISTICA ED ECOLOGIA "

CICLO XXXV

Effetti dei cambiamenti climatici sui flussi di anidride carbonica in ecosistemi alpini d'alta quota

Coordinatore:

Chiar.mo Prof. Pierluigi Viaroli

Tutore:

Chiar.mo Prof. Alessandro Petraglia

Co-tutore:

Chiar.mo Prof. Michele Carbognani

Dottorando: Giorgio Chiari

Anni Accademici 2019/2020 – 2021/2022

Abstract:

Gli ambienti di tundra sono da tempo oggetto di studio da parte della comunità scientifica in quanto possono rappresentare laboratori naturali estremamente utili per lo studio degli effetti del cambiamento climatico. Le principali condizioni che il global warming sta imponendo, e che si aggraveranno in futuro, agli ecosistemi alpini sono: l'aumento delle temperature, la diminuzione delle precipitazioni piovose durante la stagione vegetativa e nevose nella stagione invernale, l'intensificazione di eventi meteorologici estremi (Gobiet et al., 2014). Questa tesi si pone l'obiettivo di valutare le risposte, in termini di flussi di carbonio, determinate dal cambiamento climatico in due ecosistemi alpini di alta quota. Sono state individuate tre comunità vegetali in due habitat alpini di alta quota: una dominata da un muschio (*Polytrichastrum sexangulare* Brid.) ed una dominata da un arbusto nano (*Salix herbacea* L.) in una valletta nivale, e una dominata da una ciperacea (*Carex curvula* All.) in una prateria alpina. Nelle tre comunità è stata valutata la risposta, in termini di respirazione ecosistemica, determinata sia dal riscaldamento passivo realizzato in situ attraverso l'applicazione di open top chambers (trattamento di warming), che dalla riduzione delle precipitazioni realizzata attraverso rainout shelters (trattamento di drought). Sebbene l'incremento di temperatura abbia generato un aumento dell'emissione di CO₂ in tutti gli ecosistemi indagati, sono state rilevate differenze tra le tre comunità. Nelle due comunità di valletta nivale sono stati inoltre confrontati gli effetti prodotti da un trattamento di warming ripetuto negli stessi plot per 12 stagioni vegetative consecutive e plot che hanno ricevuto il warming per la prima volta. Da questo confronto sono emerse differenze significative nella respirazione ecosistemica. Nella prateria oltre all'emissione di CO₂ è stata indagata anche la risposta dell'assimilazione, che è risultata alterata sia dal trattamento di warming che dal trattamento di drought. I dati raccolti in questa tesi hanno contribuito alle indagini della rete International Tundra Experiment (ITEX), un network scientifico internazionale che si occupa dello studio degli effetti del cambiamento climatico sui biotopi artici, antartici e alpini a livello globale.

INDICE

1 Introduzione generale	4
1.1 Effetti sugli ecosistemi alpini	6
1.2 Obiettivi sperimentali	9
2 Area di studio	11
2.1 Geografia del sito sperimentale	11
2.2 Clima	12
2.3 Geologia	12
2.4 Caratteristiche floristiche e vegetazionali	13
3 Effetti dell'incremento della temperatura sulla respirazione ecosistemica in due comunità vegetali di valletta nivale	15
3.1 Introduzione	15
3.2 Obiettivi sperimentali	17
3.3 Materiali e metodi	17
3.3.1 Area di studio	17
3.3.2 Disegno sperimentale	18
3.3.3 Funzionamento delle open top chambers	19
3.3.4 Rilevamento delle variabili microclimatiche	20
3.3.5 Misurazione dell'emissione di anidride carbonica	20
3.3.6 Analisi statistiche	22
3.4 Risultati	23
3.4.1 Effetto della manipolazione con OTC sulle temperature di suolo e aria	23
3.4.2 Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO ₂	24
3.4.3 Effetto delle comunità vegetali sull'emissione di CO ₂	25
3.4.5 Effetto della stagionalità sull'emissione di CO ₂	26
3.5 Discussione	27
4 Effetti dell'incremento della temperatura sulla respirazione ecosistemica in due comunità vegetali di valletta nivale sottoposte a manipolazione di breve e lungo termine.	31
4.1 Introduzione	31
4.2 Obiettivi sperimentali	34
4.3 Materiali e metodi	34
4.3.1 Area di studio	34

4.3.2	Disegno sperimentale	35
4.3.3	Rilevamento delle variabili microclimatiche	35
4.3.4	Misurazione dell'emissione di anidride carbonica	36
4.3.5	Analisi statistiche	36
4.4	Risultati	37
4.4.1	Effetto della manipolazione con OTC sulle temperature di suolo e aria	37
4.4.2	Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO ₂	38
4.4.3	Effetto delle comunità vegetali sull'emissione di CO ₂	39
4.4.4	Effetto dell'interazione tra comunità vegetali e riscaldamento sull'emissione di CO ₂	40
4.5	Discussione	42
5	Effetti dell'incremento della temperatura e della riduzione delle precipitazioni in una prateria alpina d'alta quota dominata da <i>Carex curvula</i> All.	
	45	
5.1	Introduzione	45
5.2	Obiettivi sperimentali	46
5.3	Materiali e metodi	46
5.3.1	Area di studio	46
5.3.2	Disegno sperimentale	48
5.3.3	Rilevamento variabili microclimatiche	50
5.3.4	Misurazione dell'emissione di anidride carbonica	51
5.3.5	Analisi statistiche	52
5.4	Risultati	54
5.4.1	Effetto della manipolazione con OTC sulla temperatura, e della manipolazione con rain-out shelter sull'umidità del suolo	54
5.4.2	Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO ₂	57
5.4.3	Effetto della manipolazione con rain-out shelter sui flussi di CO ₂	59
5.5	Discussione	61
5.5.1	Effetto dell'incremento di temperatura	61
5.5.2	Effetto della diminuzione delle precipitazioni	63
6	Conclusioni generali	64
7	Bibliografia	66

1 Introduzione generale

“È inequivocabile che l’influenza umana ha riscaldato l’atmosfera, l’oceano e le terre emerse; si sono verificati cambiamenti diffusi e rapidi nell’atmosfera, nell’oceano, nella criosfera e nella biosfera”.

Questa affermazione contenuta nel Sesto rapporto di valutazione dell’ Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) pubblicato nel 2021 individua, ed esplicita per la prima volta, la responsabilità dell’attività antropica nell’aver generato il cambiamento climatico che stiamo vivendo. Le variazioni climatiche che sono state misurate a partire dalla rivoluzione industriale hanno di gran lunga superato, per intensità e velocità nel manifestarsi, le variazioni prodotte dagli eventi naturali in grado di alterare il clima del nostro pianeta, come ad esempio i cambiamenti nella radiazione solare o nell’attività vulcanica.

Nel 2019 la media annuale di concentrazione di gas serra ha raggiunto il valore di 410 ppm per la CO₂ (le più alte negli ultimi 2 milioni di anni), 1.866 ppb (parti per miliardo) per il CH₄ e 332 ppb per l’ossido di azoto (le più alte degli ultimi 800.000 anni), superando le oscillazioni naturali che si sono verificate tra i periodi glaciali e interglaciali (IPCC, 2021). In questo momento la concentrazione di CO₂ è ulteriormente aumentata e raggiunge 419 ppm (gennaio 2023). L’incremento della concentrazione dei gas serra in atmosfera ha determinato un’alterazione del bilancio energetico dell’atmosfera, ovvero l’equilibrio tra la radiazione solare assorbita e la radiazione emessa, prevalentemente costituita da raggi infrarossi che modulano la temperatura della biosfera. Questa alterazione del bilancio ha portato ad un’amplificazione dell’effetto serra e ad un conseguente e proporzionale aumento della temperatura dell’atmosfera terrestre. A partire dal 1970 la velocità del global warming è aumentata più rapidamente rispetto a qualsiasi altro periodo di 50 anni degli ultimi 2000 anni. Nell’ultimo decennio in particolare (2011-2020) la temperatura superficiale globale media misurata è stata superiore di 1.09 °C rispetto alla media del periodo 1850-1900, risultando maggiore di quelle stimate nel più recente periodo caldo multi-centenario, circa 6500 anni fa (IPCC, 2021). Ci si attende un ulteriore aumento della temperatura anche nel prossimo futuro: infatti, il sesto rapporto IPCC prevede che la temperatura media globale nel periodo 2081-2100 aumenterà, rispetto a quella del periodo 1850-1900, da un minimo di 1.8 ad un massimo 5.7 °C a seconda dello scenario di emissioni che si verificherà nei prossimi anni.

Tra i principali effetti del global warming sulla biosfera si possono ricordare:

- Il riscaldamento degli oceani (IPCC, 2021);

- il cambiamento del pattern delle precipitazioni (IPCC, 2021);
- l'aumento in termini di intensità e frequenza di eventi climatici estremi (IPCC, 2021);
- l'innalzamento del livello del mare ad un tasso di 3.7 mm/anno causato dalla fusione dei ghiacci perenni e l'acidificazione delle sue acque (IPCC, 2021);
- l'aumento del periodo vegetativo nei biomi terrestri delle medie latitudini fino a due giorni per decennio a partire dagli anni '50 (IPCC, 2021);
- l'incremento delle emissioni di carbonio dai biomi terrestri e la conseguente diminuzione del carbonio in essi stoccato (Van Gestel et al., 2018);
- la perdita di biodiversità vegetale, animale e microbica (Barnosky et al., 2011; Crist et al., 2017; Johnson et al., 2017; Pecl et al., 2017; Cavicchioli et al., 2019).

Questi effetti dovuti al cambiamento climatico avranno un impatto maggiore sui biomi freddi, quelli cioè che si trovano ad elevate altitudini e latitudini, in termini sia di incremento delle temperature che di alterazione delle precipitazioni (Pepin et al., 2015; Seddon et al., 2016; Blunden and Arndt, 2020; IPCC, 2021).

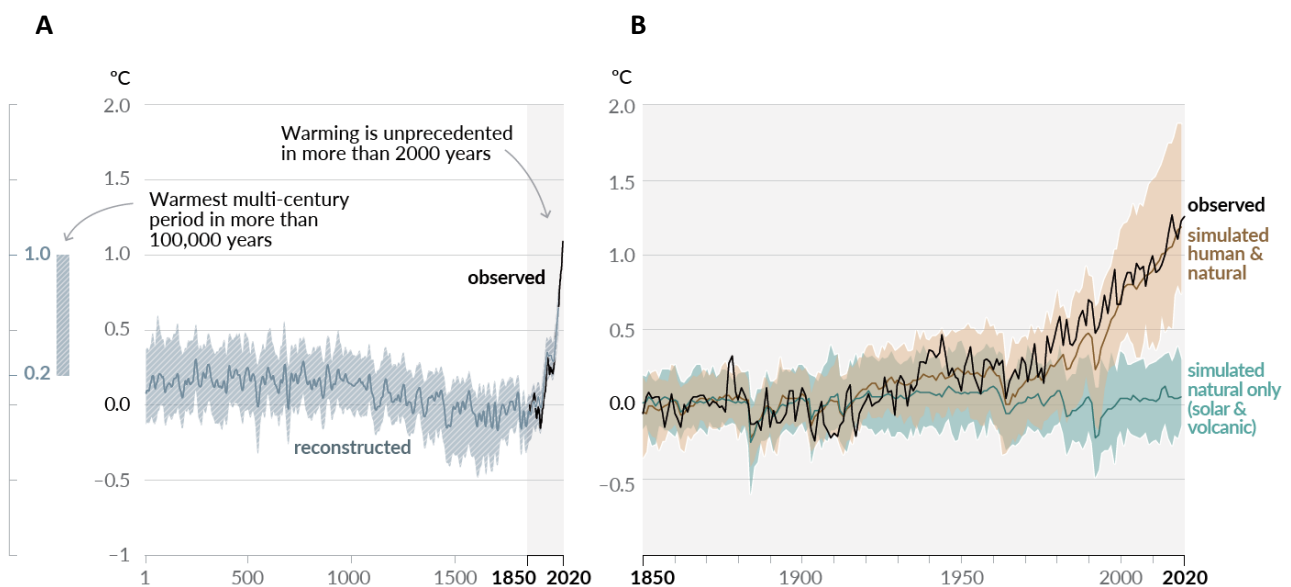


Figura 1.1: il grafico A mostra i cambiamenti della temperatura della superficie terrestre espressi come media decennale; i dati sono riportati come stime (periodo 1-1850) e come osservazioni (periodo 1850-2020). Il grafico B presenta le variazioni di temperatura della superficie terrestre, espresse in media annuale, per il periodo 1850-2020, osservate e simulate con (linea rossa) e senza contributo dell'attività antropica (linea azzurra) (IPCC, 2021)

1.1 Effetti dei cambiamenti climatici sugli ecosistemi alpini

Gli ecosistemi alpini coprono l'8.7% delle terre emerse (Dinerstein et al., 2017) e si trovano in tutti i continenti e a tutte le latitudini (Körner, 2003). Le comunità vegetali presenti in questi ambienti sono sottoposte a condizioni climatiche estreme in termini di temperature medie annuali (che spesso sono inferiori a 0 °C), abbondante copertura nevosa che permane per la maggior parte dell'anno, ampie variazioni termiche, intensa radiazione solare, forte esposizione al vento e scarsità di nutrienti (Billings & Mooney, 1968; Körner, 2003; Winkler et al., 2019), pertanto le specie che le compongono sono caratterizzate da particolari adattamenti morfologici e fisiologici che consentono loro la sopravvivenza (Bliss, 1962; Bowman, 2001; Körner, 2003).

Già da alcuni anni nelle regioni alpine sono stati osservati un maggiore aumento delle temperature e una maggiore variabilità inter-annuale rispetto a quanto avvenuto su scala globale (Beniston et al., 1997), dimostrando come questi ambienti siano particolarmente sensibili agli effetti dei cambiamenti climatici. Le temperature minime registrate sono incrementate di circa 2 K e gli aumenti più rilevanti si sono verificati nel periodo estivo (Gobiet et al., 2014); inoltre, sui versanti meridionali delle Alpi è stata misurata una diminuzione delle precipitazioni nevose del 20-40%, ed una riduzione del periodo di copertura, dovuto allo scioglimento anticipato a causa di temperature primaverili sempre più elevate (Laternser & Schneebeli, 2003; Dye, 2002; Keller et al., 2005; Mote et al., 2005). I modelli prevedono che il global warming produrrà incrementi di temperatura maggiori alle quote più elevate, dunque le regioni alpine ne saranno particolarmente impattate (Hinzman et al., 2013). Tra le modificazioni dell'ecosistema già osservate si possono ricordare:

- riduzione nell'estensione del permafrost (Osterkamp, 2007; Schuur et al., 2009);
- cambiamento della distribuzione della vegetazione (Elmendorf et al., 2012; Forbes et al., 2010; Hudson & Henry, 2009; Tape et al., 2006);
- alterazione della composizione delle comunità vegetali, con conseguente perdita di biodiversità (Lenoir et al., 2008).

L'incremento delle temperature genera un'ulteriore pressione sull'ecosistema alpino attraverso lo scioglimento dei ghiacciai: è stato stimato che nel periodo intercorso tra gli anni 2000 e 2014 si sia verificata una riduzione media annuale dell'1.2% della massa di ghiaccio perenne (Sommer et al., 2022), ma i modelli previsionali indicano che nel 2050 il volume dei ghiacciai diminuirà di una percentuale compresa tra il 47 ed il 52% del volume presente nel 2017. Questo, unitamente alla riduzione delle precipitazioni del 20% prevista nel periodo 2071-2100 (Calanca, 2007; Gobiet et al.,

2014), inciderà in modo massivo sulla quantità di riserve idriche stoccate negli ambienti di alta montagna, definite anche come Water Towers, da cui dipendono per l'approvvigionamento idrico circa 1.9 miliardi di persone (Immerzeel et al., 2019).

Nonostante l'abitudine a considerare le regioni montuose come relativamente piovose, persino in estate, le regioni alpine non sono esenti da fenomeni naturali di siccità (*drought*). Gli effetti che essi imprimono sull'ecosistema dipendono dalla loro intensità e durata: un evento di *drought* è definibile come "un evento estremo in cui si verifica una prolungata assenza o un marcato deficit di precipitazioni" (Heim, 2002); a sua volta, nel 2011 Smith definisce come "estremi" gli eventi che "si verificano raramente e che alterano pesantemente la struttura e/o le funzioni di un ecosistema, in quanto eccedenti le capacità di acclimatazione dei singoli organismi" (Smith, 2011). Nonostante gli studi volti a comprendere gli effetti del *drought* siano numerosi, quelli dedicati agli ambienti di tundra sono tuttavia ancora scarsi (Knapp et al., 2017): infatti la maggioranza delle investigazioni condotte si concentra su praterie di quote più basse, dove la stagione vegetativa è più lunga e la maggiore prevedibilità delle precipitazioni facilita la simulazione degli eventi siccitosi. Negli ambienti alpini l'apporto idrico è piuttosto costante durante la stagione vegetativa, a causa dapprima della fusione della neve, che determina la massima idratazione del suolo, ed in seguito delle precipitazioni estive, spesso abbondanti. Per questo motivo eventi siccitosi estremi si sono verificati nel passato poco frequentemente negli ambienti montani alle medie latitudini (Körner, 2003). La combinazione di questi fattori porterà ad una riduzione dell'evapotraspirazione (Briffa et al., 2009) e ad un'alterazione dei cicli biogeochimici di questi ecosistemi (Winkler et al., 2019).

Riguardo alla risposta di ambienti di tundra al *drought* dal punto di vista dei flussi di carbonio è universalmente riconosciuto che lo stress idrico riduce l'assorbimento di CO₂ per effetto di una riduzione o inibizione dell'attività fotosintetica (Noormets et al., 2008; van der Molen, 2011; Liu et al., 2019), mentre non è così univoca la risposta a carico della respirazione ecosistemica. I due principali flussi che definiscono il ciclo del carbonio in entrata e in uscita da un ecosistema terrestre sono il sequestro ed il rilascio. La fotosintesi (GPP – *Gross primary production*) è il processo operato dagli organismi autotrofi attraverso il quale si realizza il sequestro, la respirazione ecosistemica (ER – *Ecosystem respiration*), a cui partecipano sia di organismi autotrofi che eterotrofi, è invece il processo che porta al rilascio del carbonio, dall'ecosistema all'atmosfera, e che a livello globale è stimato essere nove volte maggiore delle emissioni antropogeniche di CO₂ (Hashimoto et al., 2015). Alcuni studi condotti in tundra hanno rilevato una diminuzione dell'emissione di CO₂ dal suolo causata principalmente dalla riduzione dell'attività dei microrganismi decompositori (Christiansen

et al., 2017; Brigham et al., 2018; Sarneel et al., 2020; Liu et al., 2021; Bloor and Bardgett, 2012; Allison et al., 2013), mentre in un ambiente dominato da *Carex aquatilis* ed *Eriophorum angustifolium*, e quindi sottoposto a frequente saturazione idrica, è stato dimostrato un aumento dell'emissione di CO₂ in seguito a eventi di drought, confermando il ruolo chiave della disponibilità di ossigeno nel regolare i processi di decomposizione (Schinner, 1983).

I suoli dei biomi freddi e temperati contengono al loro interno la maggior parte dello stock di carbonio globale (Karhu et al., 2014) ed è stimato che nei suoli alpini in particolare sia potenzialmente stoccato l'1% dell'intero pool globale (Körner, 2003). La grande quantità di carbonio organico è prevalentemente imputabile alle basse temperature che inibiscono i processi di mineralizzazione della lettiera ad opera dei decompositori (Seastedt, 2001; Aerts, 2006; Gavazov, 2010) generando tempi di turnover molto lunghi (Budge et al., 2011): alcuni studi dimostrano che il global warming è in grado di accelerare la perdita del carbonio stoccato nei suoli, sia negli strati più superficiali (da 0 a 10 cm di profondità) (Crowther et al., 2016) che negli orizzonti più profondi in cui si trova la sostanza organica immagazzinata in tempi meno recenti (fino ad un metro di profondità, dove presente) (Hicks et al., 2017). La magnitudine con cui questo fenomeno sta procedendo è tuttavia influenzata, oltre che dalla temperatura, anche dalle altre variabili ambientali in grado di alterare l'attività dei microrganismi del suolo, tra cui la disponibilità idrica, la concentrazione della sostanza organica, il contenuto in argilla e il pH (Van Gestel et al., 2018; Crowther et al., 2016). Una accelerazione del processo è ulteriormente supportata dal feedback positivo rappresentato dal flusso di carbonio che, per effetto del global warming, erode lo stock accumulato in questi suoli trasferendolo all'atmosfera (Crowther et al., 2016).

In uno studio condotto in Svizzera su praterie alpine d'alta quota (Budge et al., 2011) in cui è stata valutata la risposta dello strato organico del suolo al riscaldamento, è stato messo in luce che i suoli del piano alpino stoccano un quantitativo maggiore di carbonio e sono più sensibili al riscaldamento rispetto ai suoli di quote meno elevate. Nello stesso studio si conclude inoltre che l'aumento di temperatura è in grado di modificare il turnover del carbonio degli ecosistemi alpini influenzando positivamente la produzione primaria e modificando la lettiera ed il pH: i fattori che contribuiscono all'instaurarsi di condizioni favorevoli ad un maggior rilascio di carbonio che potrebbero quindi, in ultima analisi, modificare la funzionalità di questi sistemi facendoli passare da *carbon sink* a *carbon source* (Belshe et al., 2013; McGuire et al., 2012).

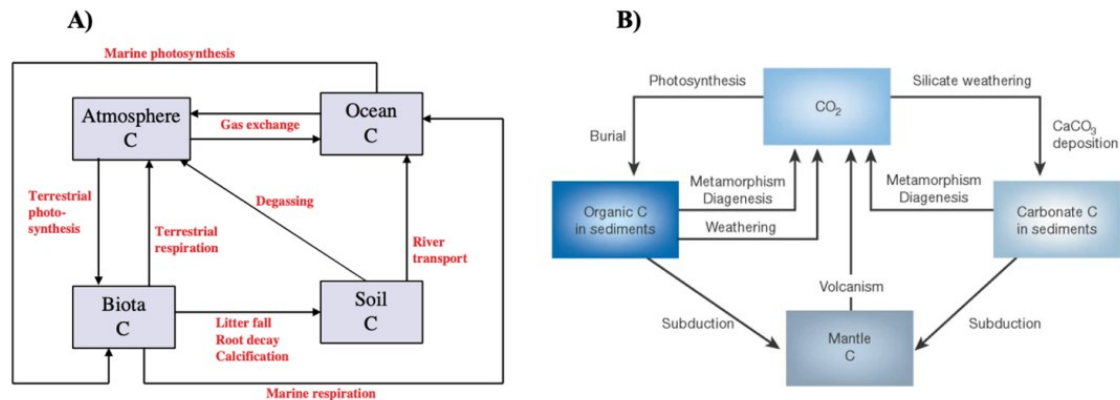


Figura 1.2: A diagramma che schematizza il ciclo del carbonio a breve (A) (Berner, 1999) e a lungo termine (B) (Berner, 2003).

1.2 Obiettivi sperimentali

L'obiettivo generale di questo studio è una valutazione di come l'impatto delle alterazioni ambientali indotte dal cambiamento climatico - nello specifico riscaldamento e siccità - potrebbe tradursi sugli ambienti alpini, così sensibili alle modificazioni previste per l'imminente futuro.

Con questo scopo è stato progettato un esperimento di manipolazione in cui sono state simulate alterazioni di temperatura e precipitazioni, realizzate per mezzo di open top chambers (OTC) (per l'aumento della temperatura) e di tettoie (per l'esclusione parziale delle precipitazioni). Il sito sperimentale è stato allestito presso il Passo di Gavia e ha coinvolto tre comunità vegetali che si sviluppano in due habitat alpini: 1) una valletta nivale, in cui sono state studiate due comunità vegetali dominate da un muschio, *Polytrichastrum sexangulare* Brid., da un arbusto nano, *Salix herbacea* L., e 2) una prateria d'alta quota, dominata da *Carex curvula* All. Sono state indagate le risposte, in termini di flussi di carbonio, nelle diverse comunità studiate ai cambiamenti climatici suggeriti dai modelli previsionali per questi ecosistemi.

Obiettivi specifici di questo studio sono:

- 1) indagare gli effetti dell'aumento delle temperature (*warming*) sulla respirazione ecosistemica in valletta nivale;
- 2) valutare gli effetti sulla respirazione ecosistemica generati dalla manipolazione sperimentale delle temperature (*warming*) di breve e di lungo termine in due comunità vegetali di valletta nivale;

- 3) indagare gli effetti dell'aumento delle temperature (*warming*) sulla respirazione ecosistemica e sulla produzione primaria in una prateria alpina d'alta quota;
- 4) indagare gli effetti della riduzione delle precipitazioni (*drought*) sulla respirazione ecosistemica e sulla produzione primaria in una prateria alpina d'alta quota.

2 Area di studio

2.1 Geografia del sito sperimentale

Le due aree di studio si trovano presso il Passo di Gavia (46°20'57.8" N; 10°29'28.3 E), nelle Alpi Retiche Meridionali, che collega la Val Camonica (orientata N-S) e la Valfurva, tributaria della Valtellina (orientata E-O). Il Passo di Gavia, situato al confine tra le province di Brescia e di Sondrio, è compreso nel massiccio montuoso dell'Ortles-Cevedale, e le principali vette che lo dominano sono, oltre al Monte Gavia, il Corno dei Tre Signori (3360 m s.l.m.) e il Monte Gaviola (3025 m s.l.m.). La valle di Gavia ha un'estensione di circa 10 km² e rientra nel bacino idrologico dell'Adda, è attraversata dal torrente Gavia, il quale si immette nel torrente Frodolfo, nella Valfurva. Nell'Alta Valle di Gavia sono tutt'oggi presenti, sebbene in inesorabile declino, due ghiacciai, il Ghiacciaio Dosegù e la Vedretta della Sforzellina.

Le due aree in cui sono stati effettuati gli esperimenti si trovano ad un'altitudine di circa 2650 m s.l.m.: la prima, una valletta nivale, si trova alla base di un circo glaciale, compreso fra il passo stesso a Nord-Ovest, il Corno dei Tre Signori a Nord-Est ed il Monte Gaviola a Sud, mentre la seconda, una prateria alpina d'alta quota, si trova sul versante opposto in corrispondenza di un espluvio esposto a est ai piedi del Monte Gavia (3223 m s.l.m.).

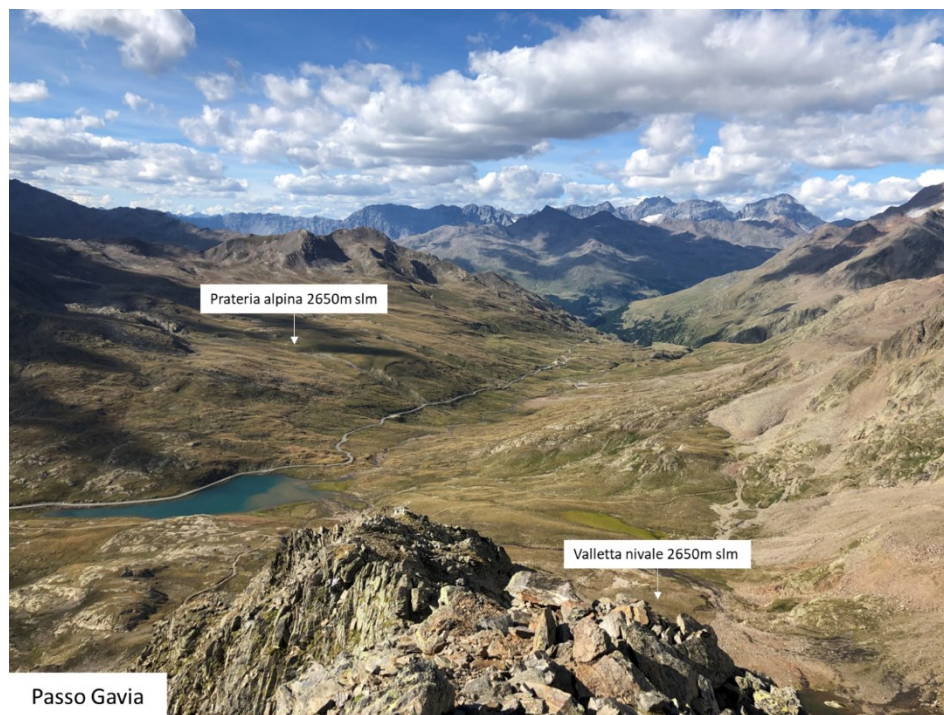


Figura 2.1: veduta della valle di Gavia dalla cima del monte Gaviola (3025 m s.l.m.) in cui sono indicate le due aree di studio (prateria alpina con esposizione est sud-est e valletta nivale esposta a nord).

2.2 Clima

Il clima di questa area è di tipo temperato-continentale, gli inverni sono rigidi e le precipitazioni piovose raggiungono il massimo in estate e autunno (Albertini, 1955). Il fattore determinante che influenza il clima è l'altitudine, i cui effetti si ripercuotono su temperatura (che diminuisce con l'altitudine di circa 0.6 K ogni 100 m), radiazione solare, pressione e umidità (Pellegrini, 2004). I dati estratti da Worldclim 2.1 riportano temperature medie annuali di 1.4 °C e precipitazioni medie annuali di 1022 mm (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>). La temperatura media massima nel mese più caldo è di 9.3 °C, mentre la temperatura media minima nel mese più freddo è di -10.4 °C (Carbognani et al., 2014). La stagione vegetativa è limitata a circa 4 mesi all'anno, corrispondenti al periodo tra giugno e settembre/ottobre, poiché nell'intervallo temporale tra novembre e maggio le precipitazioni a carattere nevoso si intensificano notevolmente e una copertura nevosa dello spessore di qualche metro ricopre completamente il suolo.

2.3 Geologia

L'Alta Valle di Gavia si trova a nord del sistema di faglie noto come Lineamento Insubrico. Questa zona appartiene al dominio Austroalpino, ovvero il promontorio della placca africana Adria che, nel Cretaceo superiore, è sovrascorsa sulla placca europea in conseguenza della compressione fra le due masse continentali. Attualmente, questo promontorio costituisce l'arco Alpino. L'unità geologica austro-alpina è composta da sedimenti mesozoici e da un corpo roccioso sottostante che risale a prima del Permiano e che è stato metamorfosato prima dell'orogenesi alpina sotto condizioni di temperatura e pressione tipiche del metamorfismo regionale. Questa formazione geologica fa parte del Sistema Languard-Campo-Ortles e comprende due unità: la prima, la Formazione Filladica del Cevedale, è un'unità di basso grado metamorfico formata da filladi, paragneiss e quarziti micacee. L'associazione mineralogica di questa unità è composta da quarzo, muscovite e clorite (Andreatta, 1954). La seconda unità è la Formazione della Punta di Pietra Rossa, che si compone di una facies a micascisti muscovitico-cloritici e di una facies a gneiss biotitico-anfibolitici. La morfologia dei rilievi è il risultato dell'erosione del ghiaccio che, durante le precedenti fasi glaciali, ha creato speroni troncati, depositi morenici, circhi glaciali e rocce montonate. In seguito, anche l'erosione meteorica ha contribuito a smussare gli aspetti più aspri del paesaggio. Il processo di formazione del suolo in questa zona di alta quota è molto lento. Infatti, nonostante le

condizioni ambientali che si realizzano a quote elevate favoriscano la disgregazione crioclastica delle rocce, il suolo presenta molti affioramenti di roccia madre e frammenti litoidi di notevoli dimensioni a causa della particolare resistenza del litotipo. Il suolo dominante in questi ambienti è caratterizzato da un orizzonte A di spessore non superiore a 10 cm, che si trova a contatto diretto con l'orizzonte C, formato da roccia madre o da detriti rocciosi di dimensioni elevate. Queste considerazioni portano a classificare il suolo dell'Alta Valle di Gavia come un Litosuolo (Carbognani, 2011).

2.4 Caratteristiche floristiche e vegetazionali

Entrambe le aree di studio si trovano al di sopra della *tree line*, nella fascia altitudinale alpina superiore (2500-2800 m s.l.m.) in cui si trova approssimativamente il 3% della vegetazione (Heywood & Watson, 1995; Körner et al., 2011) e il 4% della flora (Körner, 2003) del Pianeta Terra. In questo studio sono state prese in esame tre comunità vegetali d'alta quota presenti in due habitat: valletta nivale e prateria alpina. Le due comunità vegetali di valletta nivale sono riconducibili alle associazioni tipiche *Polytrichetum sexangularis* Frey 1922 e *Salicetum herbaceae* Rüb. 1911. Queste fitocenosi sono dominate da due specie con areale artico-alpino: il muschio *Polytrichastrum sexangulare* Brid. (Polytrichaceae) e l'arbusto nano deciduo *Salix herbacea* L. (Salicaceae). Le due comunità sono relativamente simili da un punto di vista floristico. Sono infatti caratterizzate dalle stesse specie di piante vascolari tra le quali le specie più tipiche (chionofile) sono: *Alchemilla pentaphyllea* L., *Soldanella pusilla* Baumg., *Gnaphalium supinum* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Arenaria biflora* L., *Cerastium cerastoides* L., *Veronica alpina* L., *Poa alpina* L., *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood, *Cardamine alpina* Willd., *Primula glutinosa* Wulfen e *Carex curvula* All. Le principali differenze tra queste due comunità sono la minore abbondanza delle specie vascolari, che hanno una minore produzione primaria a causa della ridotta stagione vegetativa, e la maggiore dominanza di briofite. Tra queste, oltre a *Polytrichastrum sexangulare* Brid., sono molto importanti *Pohlia drummondii* Andrews, *Kiaeria starkei* F. Weber & D. Mohr e *Anthelia juratzkana* Limpr.

La comunità presente nella prateria alpina è riconducibile all'associazione *Caricetum curvulae* Rüb. 1911, dominata da *Carex curvula* All. (Cyperaceae) le altre specie vascolari tipiche di questa comunità sono: *Alchemilla pentaphyllea*, *Leontodon helveticus* Mérat, *Ligusticum mutellina* L. Crantz, *Phyteuma hemisphaericum* L., *Potentilla aurea* L., *Soldanella pusilla*, *Gnaphalium supinum*, *Polygonum viviparum* L., *Leucanthemopsis alpina*, *Euphrasia minima* Jacq. ex

DC. e *Primula glutinosa*, *Homogyne alpina* L. Cass, *Agrostis rupestris* All., *Poa alpina*, *Oreochloa disticha* Wulfen, *Festuca halleri* All., *Avenula versicolor* Lainz, *Anthoxanthum alpinum* Löve et Löve, *Salix herbacea*, *Vaccinium gaultherioides* Bigelow, *Loiseleuria procumbens* L.



Figura 2.2: specie dominanti nei due ecosistemi oggetto di studio a sinistra *Carex curvula* All., a destra *Salix herbacea* L. e *Polytrichastrum sexangulare* Brid.

3 Effetti dell'incremento della temperatura sulla respirazione ecosistemica in due comunità vegetali di valletta nivale

3.1 Introduzione

La respirazione ecosistemica (Ecosystem Respiration, ER), costituisce la maggiore fonte di emissione di carbonio dagli ambienti terrestri in direzione dell'atmosfera: a livello globale le stime indicano che la quantità di anidride carbonica rilasciata attraverso la respirazione è nove volte maggiore rispetto alla CO₂ emessa dall'attività antropica (Tiwari et al., 2021). La respirazione ecosistemica è il risultato dell'emissione di CO₂ da parte di tutti gli organismi viventi che, attraverso reazioni biochimiche, metabolizzano molecole organiche complesse per ricavare energia (Yvon-Durocher et al., 2012). La respirazione ecosistemica è costituita sia da una componente autotrofa (la quota di respirazione riconducibile alle specie vegetali) che da una componente eterotrofa, risultante dall'azione dagli organismi consumatori e decompositori; quest'ultima comprende infatti la frazione di CO₂ che deriva dalla decomposizione della lettiera e della sostanza organica del suolo (Grogan & Chapin, 2000). Entrambe le componenti sono regolate, negli ecosistemi terrestri, principalmente dalla temperatura e dalla disponibilità idrica (Luo, 2007; Flanagan & Johnson, 2005). L'alterazione delle condizioni ambientali derivanti dal cambiamento climatico, ed in particolare l'aumento di temperatura del suolo, potrebbe dunque determinare l'aumento della respirazione ecosistemica, con una conseguente effetto sul bilancio del carbonio (Virkkala et al., 2018); infatti, poichè le perturbazioni del ciclo del carbonio sono state identificate come il driver principale dei cambiamenti climatici (Denman et al., 2007), l'aumento delle emissioni da parte dei suoli non solo agricoli, ma anche naturali e seminaturali sottoposti a temperature più elevate, potrebbe contribuire all'incremento del riscaldamento globale stesso, alimentando un feedback positivo.

In assenza di perturbazioni dei parametri microclimatici i suoli e le comunità vegetali di elevate altitudini e latitudini in particolare fungono da collettori (sink) di carbonio; grazie alla fissazione da parte dei produttori primari l'anidride carbonica atmosferica viene immagazzinata, influenzando significativamente il ciclo del carbonio (Lal et al., 2018). Le basse temperature e la breve stagione vegetativa, che contraddistinguono la tundra alpina, determinano condizioni favorevoli allo stoccaggio di carbonio a lungo termine nel suolo, limitando il tasso di decomposizione. Pertanto, la tundra artico-alpina e le foreste rappresentano gli ambienti con il più elevato contenuto di carbonio

nel suolo (Coûteaux et al., 1995), anche se le due condizioni che limitano la decomposizione e quindi l'emissione di carbonio dal suolo risultano di fatto limitanti anche per la produzione primaria (Fisk, 2001).

Proprio perché il rapporto tra la produzione primaria e la respirazione definisce il ruolo di un ecosistema come sorgente (source) di CO₂, quando prevale l'emissione, o collettore (sink), quando a prevalere è l'organizzazione del carbonio, il riscaldamento globale potrebbe determinare un'inversione di ruoli nei sistemi più sensibili e ricchi di sostanza organica stoccata: negli ecosistemi alpini in particolare l'incremento della temperatura del suolo potrebbe determinare il depauperamento del pool di carbonio stoccato nei suoli proprio attraverso l'aumento della respirazione (Winkler et al., 2019).

La decomposizione della lettiera è realizzata attraverso processi fisici e chimici mediati da operatori biotici ed abiotici che la scompongono fino ai suoi costituenti elementari (Aerts, 2006); i processi che permettono la decomposizione sono infatti influenzati dal clima (e in particolare dalla combinazione di umidità e temperatura), dalla qualità della lettiera che deve essere decomposta, dagli organismi che vivono nel suolo e dalle loro relazioni (Aerts, 2006). Negli ambienti artici e alpini i gradienti di temperatura e umidità sono regolati dalla copertura della neve (Seastedt, 2001): in seguito alla fusione, la saturazione idrica del suolo riduce la diffusione dell'ossigeno, contribuendo a rallentare significativamente la decomposizione della sostanza organica (Schinner, 1983). Nei biomi freddi la decomposizione risulta quindi essere inibita dalle basse temperature (Seastedt, 2001), la frazione di lettiera che non subisce il processo di mineralizzazione viene stoccata e contribuisce all'incremento della quota di sostanza organica del suolo (Soil Organic Matter, SOM), la quale si comporta come un serbatoio di carbonio che viene temporaneamente sequestrato dall'atmosfera (Gavazov, 2010; Bojko & Kabala, 2017). E' chiaro dunque come questi sistemi siano particolarmente sensibili alle variazioni di temperatura (Aerts, 2006).

Considerando che la decomposizione della lettiera vegetale negli ecosistemi artici e alpini svolge un ruolo di primaria importanza nel regolare il bilancio del carbonio a livello globale (Coûteaux et al., 1995), che la perturbazione dei fattori che la controllano ha potenzialmente il potere di produrre un'alterazione nel bilancio del carbonio stesso (Aerts, 2006) e che nel momento in cui la quantità di anidride carbonica emessa attraverso la respirazione dovesse risultare maggiore della quantità di carbonio fissata dalla fotosintesi questi ecosistemi potrebbero subire una perdita di carbonio in favore dell'atmosfera passando da sink a source (Shaver et al., 1992), si stima che l'impatto del

riscaldamento associato ai cambiamenti climatici sugli ecosistemi delle elevate altitudini avrà ricadute a livello non solo locale ma anche globale.

La comprensione dei meccanismi che portano un ecosistema a comportarsi come sink o source di carbonio è di primaria importanza nelle ricerche sui cambiamenti climatici (Hashimoto et al., 2015), ed esaminare ogni componente che contribuisca a spostare l'equilibrio verso l'accumulo o lo stoccaggio di carbonio e la loro risposta alle variazioni ambientali è determinante per comprendere i futuri cambiamenti nel bilancio del carbonio terrestre (Hashimoto et al., 2015); difatti, la nostra comprensione delle funzioni ecosistemiche e delle potenziali risposte al sistema climatico terrestre potrebbero essere ampliate proprio mediante la conoscenza del bilancio del carbonio degli ecosistemi terrestri.

3.2 Obiettivi sperimentali

L'obiettivo specifico di questa parte dello studio è valutare la risposta, in termini di emissioni di CO₂, di due comunità vegetali in un ecosistema di valletta nivale all'incremento sperimentale della temperatura. In particolare, sono stati individuati tre obiettivi sperimentali:

1. verificare e quantificare l'aumento della respirazione ecosistemica come risposta all'incremento della temperatura di aria e suolo.
2. indagare le differenze di emissioni di CO₂ nelle due comunità.
3. descrivere l'andamento della respirazione ecosistemica durante la stagione vegetativa a partire dalla fusione della neve.

3.3 Materiali e metodi

3.3.1 Area di studio

L'area di studio si trova in una valletta nivale posta alla base di un circo glaciale, a circa 2700 m s.l.m., che ricopre una superficie di circa 2 ha con esposizione Nord. Dista 1 km dal Passo di Gavia (46°20'57.8" N; 10°29'28.3" E) ed è localizzata alle pendici delle due cime più elevate: il Corno dei tre Signori (3360 m s.l.m.) a Nord-Est e il Monte Gaviola (3025) a Sud.

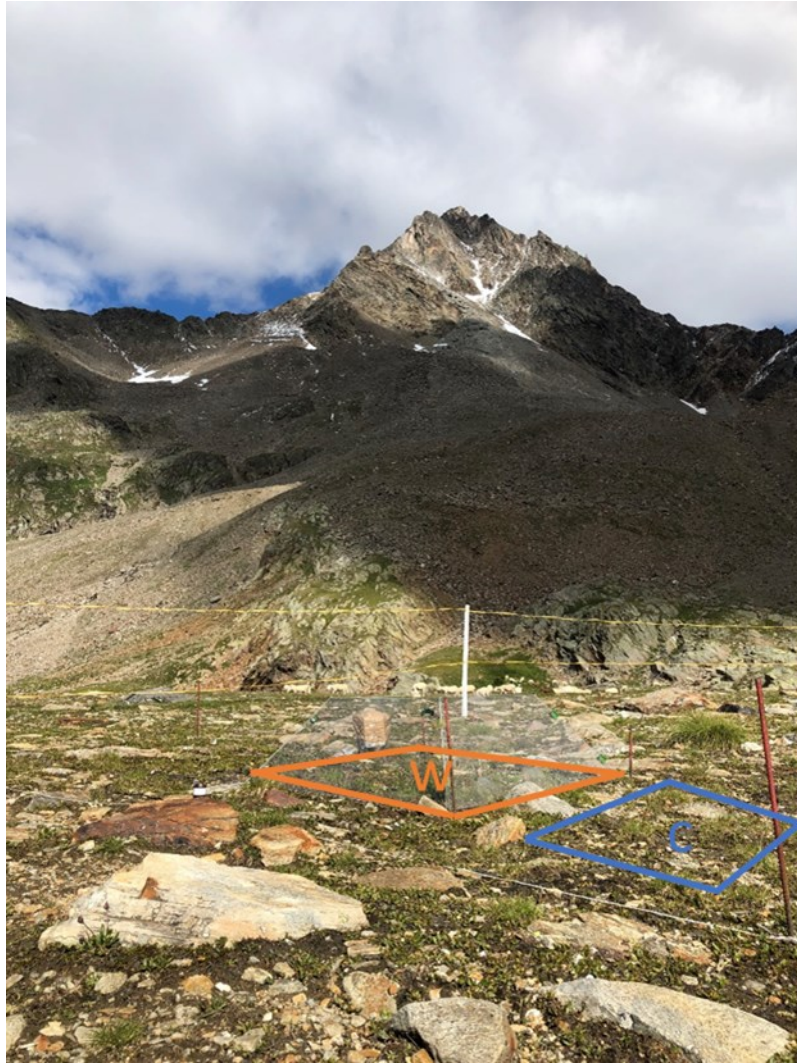


Figura 3.1: sito sperimentale: plot appartenenti alla comunità di saliceto interessati da trattamento di manipolazione della temperatura con OTC (W) e controllo (C).

3.3.2 Disegno sperimentale

All'interno del sito sono stati individuati 20 plot, di dimensioni 90 x 90 cm, rappresentativi delle due comunità oggetto di studio: il politricheto, dominato da *Polytrichastrum sexangulare*, e il saliceto, dominato da *Salix herbacea*. I plot sono stati selezionati secondo i seguenti criteri:

- ✓ pendenza molto limitata;
- ✓ copertura vegetale elevata;
- ✓ assenza di tracce di disturbo.

Ai 10 plot di ciascuna comunità sono stati successivamente assegnati i trattamenti del disegno sperimentale secondo uno schema randomizzato:

1- Warming (W), in cui la temperatura viene manipolata mediante l'utilizzo di Open Top Chamber (OTC) che attraverso il riscaldamento passivo dell'ambiente, inducono un innalzamento della temperatura dell'aria e del suolo durante la stagione vegetativa.

2- Controllo (C), in cui non viene effettuato alcun trattamento di manipolazione.

Le OTCs sono state installate all'inizio della stagione vegetativa, che coincide con la completa fusione del manto nevoso in corrispondenza del plot, e sono state rimosse alla fine della stagione vegetativa. Durante il periodo di sperimentazione è stato montato un recinto elettrificato al fine di impedire il pascolo di animali all'interno dell'area di studio.

3.3.3 Funzionamento delle Open Top Chambers

Le OTC rappresentano un efficiente strumento di riscaldamento passivo, adottato dal progetto di ricerca internazionale ITEX (International Tundra Experiment; Henry & Molau, 1997). Il riscaldamento passivo si realizza intrappolando l'energia solare all'interno della camera (Marion et al., 1997; Bokhorst et al., 2013): le pareti delle camere sono infatti permeabili alla luce e permettono l'ingresso di radiazione solare a corta lunghezza d'onda e ad alta energia (Raggi Ultravioletti), limitando la fuoriuscita delle radiazioni con lunghezza d'onda lunga (Raggi Infrarossi) riemesse dal suolo. Risulta perciò rilevante la scelta del materiale di composizione delle camere in quanto esso determina l'indice di trasmissione, emissione e riflessione delle radiazioni in entrata e in uscita (De Boeck et al., 2012). Per la costruzione delle OTC utilizzate in questo studio sono state utilizzate lastre in polimetilmetacrilato dello spessore di 3 mm, che sono state tagliate e assemblate per ottenere camere tetragonali con le seguenti dimensioni: larghezza basale 90 cm, larghezza sommitale 50 cm, altezza 30 cm con un'inclinazione delle pareti di 60°. Le pareti sono state fissate agli spigoli tramite cerniere metalliche disposte in modo da poter richiudere la camera "a fisarmonica" avendo un solo spigolo non fissato (Carbognani, 2011.). Alcuni studi hanno messo in luce che l'alterazione delle condizioni microclimatiche all'interno delle OTC rispetto all'esterno non si limitano all'aumento di temperatura (Kennedy, 1995), ma agiscono anche in maniera minore su umidità, radiazione luminosa e velocità del vento (Aronson & McNulty, 2009; Bokhorst et al., 2011; Klein et al., 2005; De Boeck et al., 2012). Risultano però ancora un valido strumento per realizzare esperimenti manipolativi *in situ* in ambienti estremi dove sistemi di riscaldamento attivi non sarebbero praticabili.

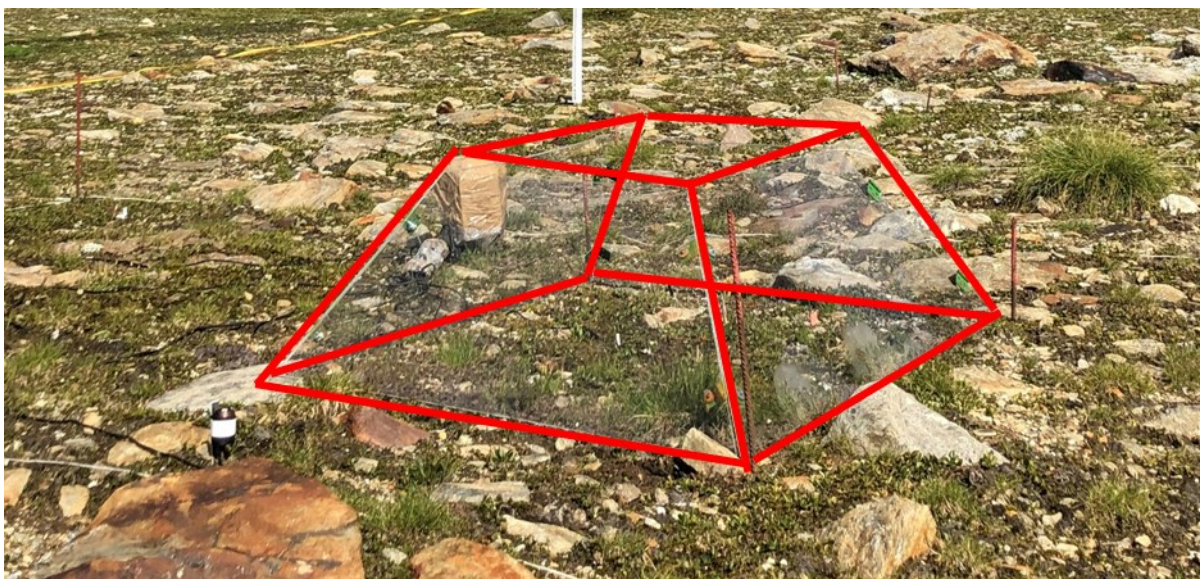


Figura 3.2: Open Top Chamber posizionata su un plot di saliceto.

3.3.4 Rilevamento delle variabili microclimatiche

Durante la stagione vegetativa le variabili microclimatiche sono state monitorate in continuo nei plot sperimentali. Le temperature di suolo e aria sono state misurate attraverso sensori HOBO® (Onset, Bourne, MA 02532): otto sensori sono stati posizionati a 5 cm di profondità per la misurazione della temperatura del suolo, otto sono stati posizionati a 5 cm sopra al piano di campagna per la misurazione della temperatura dell'aria, per un totale di 16 sensori di temperatura. I sensori che rilevano la temperatura dell'aria sono stati posizionati al momento della fusione della neve, mentre i sensori di temperatura del suolo sono stati lasciati in posizione dalla stagione precedente. Un pluviometro (Tipping Bucket Rain collector, Spectrum Technologies, Inc Spectrum Technologies, Aurora, IL 60504) è stato usato per la registrazione delle precipitazioni totali durante tutta la durata dell'esperimento.

3.3.5 Misurazione dell'emissione di anidride carbonica

I flussi di anidride carbonica sono stati misurati utilizzando un analizzatore di gas portatile IRGA (Infra Red Gas Analyser) modello EGM-4 (PP-System, Amesbury, MA 01913 USA). La stima dell'emissione, calcolata come variazione di concentrazione di CO₂, è stata condotta in una camera di incubazione, di forma cilindrica, della capacità di 1171 mL, con superficie aperta pari a 78 cm²; le pareti della camera sono opache per bloccare l'ingresso della radiazione solare e impedire che si

inneschino le reazioni di fotosintesi. Lo strumento è dotato di una sonda per misurare la temperatura del suolo che viene posizionata a 5 cm di profondità ogni volta che viene eseguita una misurazione. Le aree all'interno del plot dove viene effettuata la misurazione sono state marcate per poter ripetere le misurazioni nello stesso punto nei due anni di studio, in modo da eliminare l'effetto dell'eterogeneità spaziale dovuta all'area in cui viene effettuata la misurazione, poiché i flussi di CO₂ sono influenzati in massima parte dalle condizioni microclimatiche che variano spazialmente su brevi distanze (Virkkala et al., 2018). Usando la legge dei gas perfetti ($pV=nRT$) è stato possibile poi calcolare il tasso di variazione della CO₂ all'interno della camera per stimare i flussi di CO₂ ($\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$), ai quali è stato applicato un modello a regressione lineare per ricavare i valori della respirazione ecosistemica in ogni plot (Forte, 2021).

Per analizzare l'andamento stagionale dell'emissione di anidride carbonica nella valletta nivale la stagione vegetativa è stata suddivisa in tre intervalli temporali a partire dalla fusione della neve:

- T1 intervallo entro il primo mese dalla fusione della neve;
- T2 intervallo compreso tra il primo ed il secondo mese dalla fusione della neve;
- T3 intervallo compreso tra il secondo ed il terzo mese dalla fusione della neve.

In ogni intervallo temporale sono presenti le misurazioni effettuate nelle date più prossime al periodo di riferimento, in modo da poter intercettare e valutare gli effetti determinati da condizioni abiotiche (disponibilità idrica, temperatura e fotoperiodo) e biotiche (fenologia) sulla respirazione ecosistemica. Nello specifico i tre intervalli definiscono nella valletta nivale i tre momenti chiave nella stagione vegetativa: entro il primo mese si realizza la ripresa vegetativa, il secondo intervallo corrisponde all'apice della stagione vegetativa e nel terzo i vegetali iniziano la senescenza e l'abscissione.

12 luglio, 25 luglio, 5 agosto, 20 agosto, 4 settembre, 15 settembre nella stagione sperimentale 2020; 10 luglio, 29 luglio, 12 agosto, 17 agosto, 10 settembre, 17 settembre nella stagione vegetativa 2021.



Figura 3.3: diagramma in cui è rappresentata la distribuzione delle date di misura, espressi come DOY, nei i tre intervalli temporali in cui è stata suddivisa la stagione vegetativa negli anni 2020 e 2021: t1 entro il primo mese dalla fusione della neve; t2 tra il primo ed il secondo mese dalla fusione della neve; t3 tra il secondo ed il terzo mese dalla fusione della neve.

3.3.6 Analisi statistiche

Le analisi statistiche che hanno permesso di verificare le ipotesi sono state condotte utilizzando il pacchetto lmer che consente di generare modelli lineari ad effetti misti all'interno del programma R (Core Team, 2022).

Il modello che è stato utilizzato prevede come variabile risposta il tasso di emissione di anidride carbonica ovvero la respirazione ecosistemica espressa in $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Come effetti fissi sono state utilizzate le seguenti variabili: il trattamento sperimentale (variabile a due livelli: warming e controllo), la comunità (variabile a due livelli: saliceto e politricheto), il periodo a partire dalla fusione della neve (variabile a tre livelli: T1, T2, T3), mentre come effetti random sono state utilizzate le variabili Plot, periodo/anno, in modo da tenere in considerazione che le misure sono ripetute negli stessi plot sperimentali e nello stesso periodo in entrambi gli anni di studio. Il modello iniziale,

contenente anche le interazioni fra i fattori trattamento, comunità e periodo, è stato semplificato tramite selezione dei fattori fissi secondo Crawley (2013). Gli assunti del modello sono stati valutati tramite ispezione visuale dei residui secondo Zuur et al. (2009).

3.4 Risultati

3.4.1 Effetto della manipolazione con OTC sulle temperature di suolo e aria

L'andamento stagionale delle temperature di aria e suolo, espresso come media giornaliera delle misurazioni relative alla stessa ora, ci rivela come i trattamenti di riscaldamento siano stati efficaci sia sulle temperature dell'aria (figura 3.4 A e C) sia su quelle del suolo (figura 3.4 B e D) in entrambe le stagioni sperimentali (2020 e 2021).

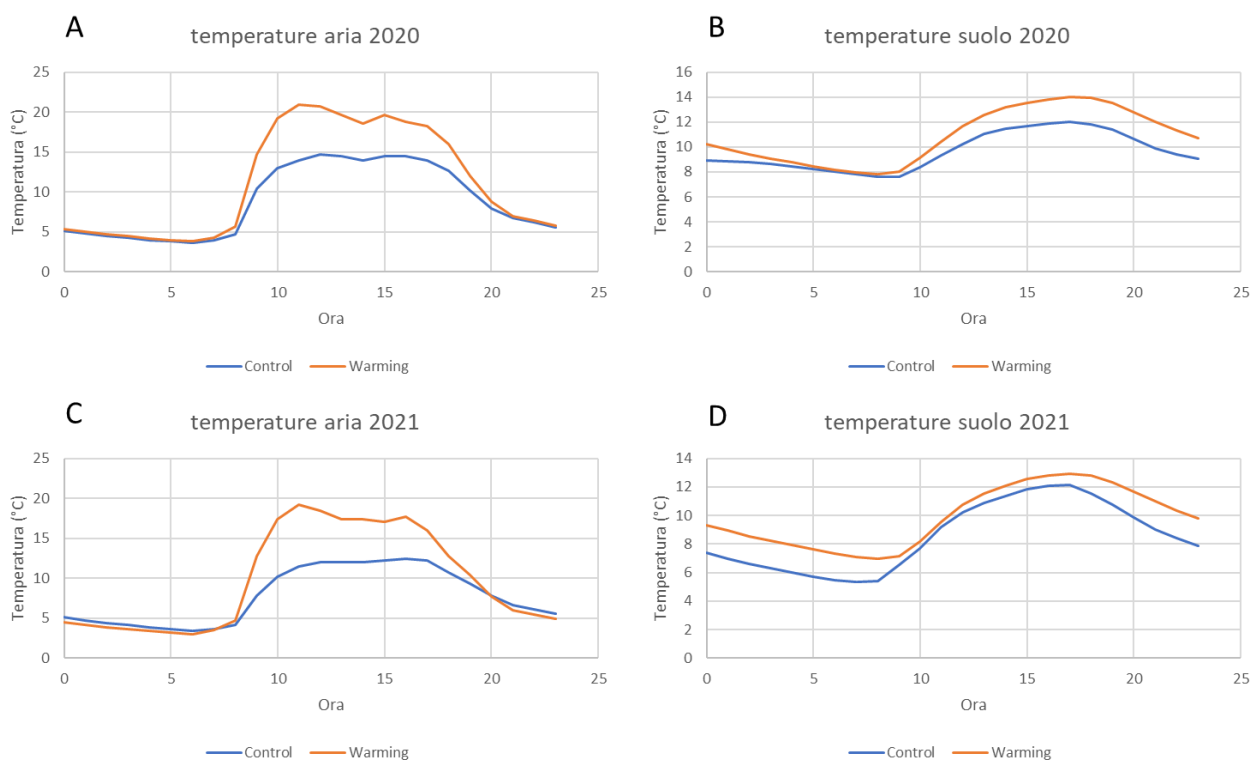


Figura 3.4: medie delle temperature di aria (A) e suolo (B) rilevate alla stessa ora durante la stagione vegetativa 2020; medie delle temperature di aria (A) e suolo (B) rilevate alla stessa ora durante la stagione vegetativa 2021.

Tabella 3.1: medie stagionali delle temperature dell'aria misurate a livello della canopy erbacea nel trattamento di warming e nel controllo.

temperature	Aria (°C)		Suolo (°C)	
	Control	Warming	Control	Warming
2020	8.80 ± 4.451	11.16 ± 6.793	9.64 ± 1.502	10.86 ± 2.184
2021	7.73 ± 3.483	9.78 ± 6.264	8.53 ± 2.392	9.89 ± 2.093
media	8.26 ± 3.962	10.46 ± 6.521	9.08 ± 1.941	10.37 ± 2.132

I valori medi della temperatura del suolo sono risultati differenti nelle due comunità vegetali, facendo registrare un incremento alla profondità di 5 cm pari a 2.18 °C nel saliceto e 1.1 °C nel politricheto.

Tabella 3.2: Medie stagionali delle temperature del suolo misurate a -5 cm di profondità nel trattamento di warming, nelle comunità di saliceto e politricheto.

Temperatura media suolo -5 cm (°C)				
	Saliceto		Politricheto	
	Control	Warming	Control	Warming
2020	9.63 ± 4.251	10.93 ± 3.213	9.32 ± 3.082	10.73 ± 3.694
2021	6.46 ± 4.422	9.52 ± 3.084	8.36 ± 3.072	9.15 ± 3.253
media	8.04 ± 4.331	10.23 ± 3.151	8.84 ± 3.081	9.94 ± 3.471

Tabella 3.3: medie stagionali delle temperature dell'aria misurate a livello della canopy erbacea nel trattamento di warming, nelle comunità di saliceto e politricheto.

Temperatura media aria (°C)				
	Saliceto		Politricheto	
	Control	Warming	Control	Warming
2020	9.13 ± 6,031	11.22 ± 7.973	8.70 ± 5.834	11.52 ± 8.943
2021	6.02 ± 4,401	4.75 ± 7.482	4.16 ± 5.353	4.23 ± 8.132
media	7.58 ± 5,222	7.98 ± 7.721	6.43 ± 5.592	7.87 ± 8.532

3.4.2 Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO₂

I valori medi registrati sono risultati essere pari a 0.85 ± 0.35g (CO₂) m⁻² h⁻¹ nei plot sottoposti a riscaldamento e 0.66 ± 0.31 g (CO₂) m⁻² h⁻¹ nel controllo. I plot sottoposti al warming hanno mostrato valori di emissione di CO₂ significativamente più elevati rispetto al controllo. Il trattamento di manipolazione sperimentale ha quindi indotto un'alterazione statisticamente significativa della respirazione ecosistemica netta totale (p<0.001).

Nei due anni considerati in questo studio il trattamento di warming ha fatto registrare un incremento del valore medio pari al 29.3% rispetto al controllo, con una differenza positiva in termini di emissioni al metro quadrato per ora pari a 0.19 g di CO₂.

Tabella 3.4 respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W e nel controllo C negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹.

	media	Dev.st	sign
Control	0.66	0.311	***
Warming	0.85	0.352	

'NS' non significativo; '***' p<0.001; '**' p<0.01; '*' p<0.05; '.' p<0.1

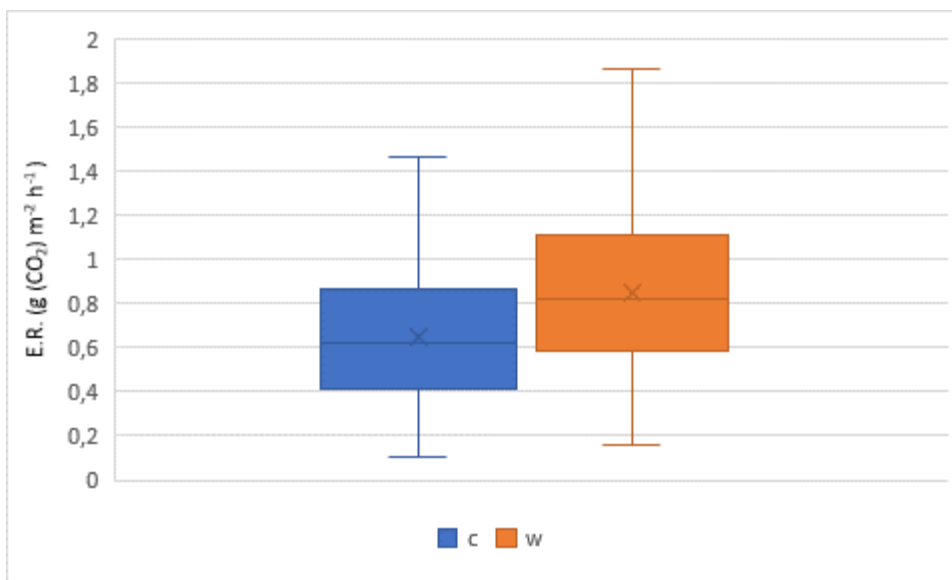


Figura 3.5: respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W e nel controllo C negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹; il simbolo X indica il valore medio.

3.4.3 Effetto delle comunità vegetali sull'emissione di CO₂

I valori medi rilevati sono stati di 0.82 ± 0.34 g (CO₂) m⁻² h⁻¹ e 0.68 ± 0.33 g (CO₂) m⁻² h⁻¹ nel politricheto e nel saliceto rispettivamente. Nelle due stagioni sperimentali prese in esame in questo studio (2020 e 2021) le due comunità di valletta nivale (saliceto e politrcheto) hanno mostrato una differenza significativa in termini emissione media di CO₂. In particolare, la comunità dominata dal muschio ha fatto registrare un'emissione più elevata rispetto all'ER misurata nei saliceti con una differenza percentuale pari al 17.1%.

Tabella 3.5: respirazione ecosistemica misurata nei plot appartenenti alle due comunità vegetali, politricheto e saliceto, negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$.

	media	Dev.st	sign
Politricheto	0.82	0.341	**
Saliceto	0.68	0.332	

'NS' non significativo; '****' $p < 0.001$; '**' $p < 0.01$; '*' $p < 0.05$; '.' $p < 0.1$

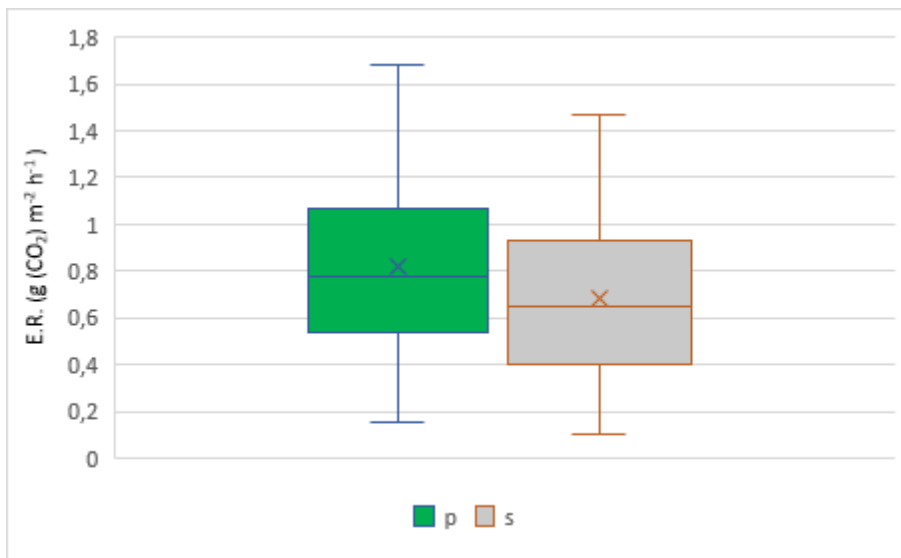


Figura 3.6: respirazione ecosistemica misurata nei plot appartenenti al politricheto (p) e al saliceto (s) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

3.4.5 Effetto della stagionalità sull'emissione di CO_2

Per analizzare l'andamento stagionale dell'emissione di anidride carbonica nella valletta nivale la stagione vegetativa è stata suddivisa in tre intervalli temporali:

- T1 intervallo entro il primo mese dalla fusione della neve;
- T2 intervallo compreso tra il primo ed il secondo mese dalla fusione della neve;
- T3 intervallo compreso tra il secondo ed il terzo mese dalla fusione della neve.

Le medie dei valori di respirazione registrati nei tre periodi sono state: $0.92 \pm 0.30 \text{ g}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$, $0.89 \pm 0.31 \text{ g}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$, $0.47 \pm 0.20 \text{ g}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ dopo uno, due e tre mesi dallo scioglimento della neve, rispettivamente. L'analisi statistica ha permesso di evidenziare differenze significative

nelle medie delle emissioni di CO₂ nei tre periodi. L'andamento della respirazione mostra una diminuzione dei valori rilevati nelle fasi più avanzate della stagione vegetativa (T3) rispetto al primo ed al secondo mese dalla fusione della neve (T1 e T2) $p < 0.001$; il primo periodo differisce dal secondo solo in modo marginale ($p < 0.1$).

Tabella 3.6: respirazione ecosistemica misurata nei tre intervalli temporali in cui è stata suddivisa la stagione vegetativa, negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹.

	Media	Dev.st
T1	0.92	0.311
T2	0.89	0.312
T3	0.47	0.214

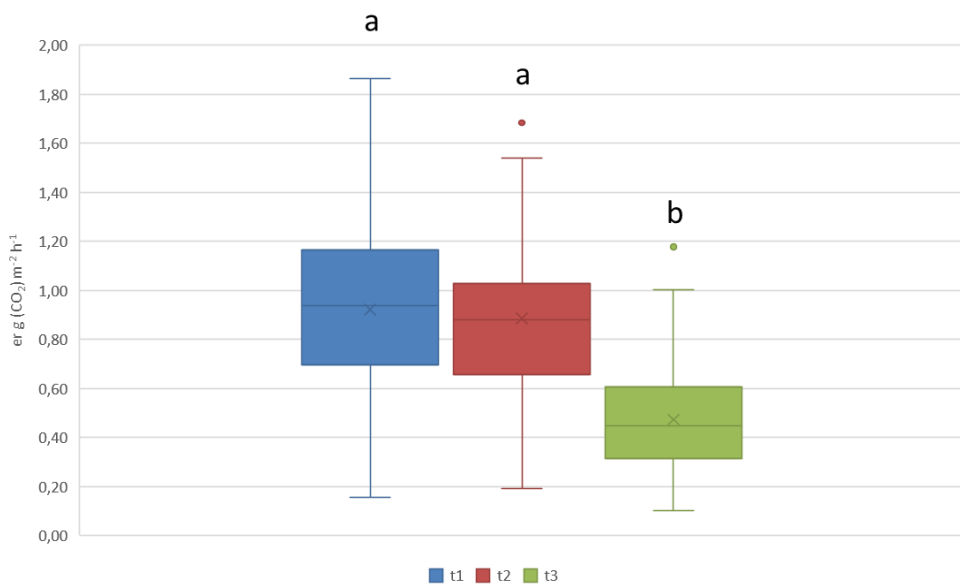


Figura3.7: respirazione ecosistemica misurata nei tre intervalli temporali in cui è stata suddivisa la stagione vegetativa negli anni 2020-2021: t1 entro il primo mese dalla fusione della neve; t2 tra il primo ed il secondo mese dalla fusione della neve; t3 tra il secondo ed il terzo mese dalla fusione della neve. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹; il simbolo X indica il valore medio. Lettere uguali indicano differenze non significative.

3.5 Discussione

L'applicazione delle open top chambers è risultata efficace nel produrre un aumento di temperatura in grado di simulare l'incremento suggerito dai modelli previsionali in ambienti artici e alpini, che si attesta su valori superiori ai 3.8 °C (Gobiet et al., 2014), confermandosi come metodo ottimale di

riscaldamento passivo per studi manipolativi della temperatura in ambienti estremi e remoti caratterizzati da elevata instabilità meteorologica. Infatti il riscaldamento passivo offre la possibilità di condurre esperimenti manipolativi in situ anche in ambienti remoti e utilizzare un numero elevato di repliche (Marion, 1996) anche dove non possibile utilizzare tecniche di riscaldamento attivo per mancanza di energia elettrica. Tuttavia, questo sistema presenta lo svantaggio di esporre i plot sperimentali al riscaldamento solamente durante le ore diurne, producendo il massimo dell'effetto durante le ore centrali della giornata, quelle cioè in cui la radiazione solare incidente al suolo è maggiore, determinando un evidente disaccoppiamento tra l'aumento delle temperature realizzato nelle ore diurne e in quelle notturne (figura 3.4). L'applicazione delle OTC ha determinato un aumento statisticamente significativo della respirazione ecosistemica rispetto ai plot di controllo del 29.3%, confermando i dati di letteratura che indicano la temperatura come driver principale della respirazione ecosistemica. E' stato infatti dimostrato che il riscaldamento produce un aumento dell'attività metabolica negli organismi sia autotrofi che eterotrofi (López-Blanco et al., 2017) attraverso un incremento sia della respirazione cellulare che della efficienza decompositiva, i due processi biogenici principali che portano all'emissione di anidride carbonica dall'ecosistema (Grogan and Chapin, 2000). La risposta della respirazione ecosistemica potrebbe essere inoltre modulata da altri fattori come l'idratazione del suolo (Liu et al., 2018), la disponibilità di sostanza organica (Schimel et al., 2004), di ossigeno, di nutrienti ed il pH (Larsen et al., 2007; Cavicchioli et al., 2015). In una metanalisi che raccoglie i dati della rete ITEX provenienti da 136 datasets provenienti da 56 esperimenti di manipolazioni sperimentale della temperatura attraverso l'uso di OTC distribuite in 28 siti di tundra artica e alpina dell'emisfero boreale (Maes et al., 2022, submitted to Nature) e in cui sono presenti anche i dati raccolti nel sito sperimentale oggetto di questa tesi relativi all'anno 2020 è riportato un aumento di respirazione ecosistemica pari al 30%, con una oscillazione tra valori compresa tra il 23 ed il 38%, in risposta all'aumento di temperatura medio di 1.4 °C. Le osservazioni da noi condotte rientrano perfettamente nella media dei dati raccolti in questa metanalisi e confermano la stretta relazione esistente tra aumento di temperatura ed incremento della respirazione ecosistemica.

Le emissioni di anidride carbonica registrate nei due anni di studio all'interno dei plot sperimentali appartenenti alle due comunità sono differenti tra loro. I valori più elevati sono stati raggiunti nel politricheto, dove l'emissione di CO₂ è risultata maggiore del 17% rispetto a quella rilevata nel saliceto. La maggiore respirazione ecosistemica misurata nella comunità dominata da *Polytrichastrum sexangulare* Brid. è in accordo con i risultati precedenti (Carbognani, 2011), che

evidenziavano una stretta correlazione tra respirazione ecosistemica e temperatura nelle medesime comunità vegetali e individuavano un analogo profilo di emissione nelle due fitocenosi. Il maggiore incremento della respirazione del suolo nel politricheto potrebbe essere imputabile alla risposta dei microorganismi eterotrofi rizosferici, la cui attività metabolica aumenta consistentemente con l'aumento di temperatura. La particolare morfologia del politricheto potrebbe inoltre aver contribuito ad una maggiore ritenzione dell'umidità e quindi aver determinato una maggiore disponibilità idrica a supporto dell'attività metabolica dei microrganismi del suolo rispetto al saliceto, che al contrario è caratterizzato da una minore copertura vegetale (in alcuni casi si ritrovano porzioni di suolo nudo che sono più facilmente soggette al disseccamento soprattutto nelle fasi finali della stagione vegetativa). D'altra parte, il ruolo dell'attività idrica del suolo è stato spesso riconosciuto come determinante nel regolare la biodisponibilità dei nutrienti, soprattutto ad opera della microflora decompositrice. Infatti, affinché incrementi di temperatura come quelli causati dai cambiamenti climatici possano indurre un aumento del tasso di decomposizione della lettiera è necessaria la contestuale presenza di un adeguato contenuto idrico del suolo (Aerts, 2006). Riduzioni nell'emissione di carbonio in corrispondenza di una riduzione di umidità del suolo sono state osservate anche da Johnson et al. (2011) in ecosistemi di valletta nivale interessati da siccità. Durante l'avanzamento della stagione vegetativa si è assistito ad una progressiva diminuzione dell'emissione di anidride carbonica. Considerando una suddivisione della stagione vegetativa in tre periodi a partire dalla fusione della neve e raggruppando i dati del 2020 e del 2021 è possibile osservare come le emissioni inferiori siano state misurate alla fine della stagione vegetativa (periodo T3) rispetto alla respirazione misurata entro il primo mese (T1). Il fatto che le temperature più basse siano state misurate proprio nel periodo T3 conferma il ruolo della temperatura come principale driver della respirazione ecosistemica (Atkin & Tjoelker, 2003; Pietikäinen et al., 2005). Oltre all'andamento della temperatura un fattore che potrebbe fornire una spiegazione alle differenze di emissione durante la stagione estiva è lo stadio fenologico, rilevante soprattutto per le piante vascolari che dopo la fusione della neve iniziano a produrre strutture vegetative ipogee ed epigee e strutture riproduttive, ed è proprio in questo momento di crescita non ancora supportato dall'apparato vegetativo che si ha la maggiore richiesta energetica e di conseguenza viene stimolata maggiormente la respirazione cellulare, che con l'avanzamento della stagione viene ridotta fino alla senescenza. Un'ulteriore possibile spiegazione del pattern stagionale misurato potrebbe derivare dal progressivo calo della disponibilità di nutrienti, in particolare composti azotati derivanti dalla deposizione atmosferica nel periodo invernale. A partire dalla fusione della neve il progressivo calo

di questi composti potrebbe limitare l'attività dei microorganismi del suolo in questi ambienti in modo analogo a quanto riportato da Sistla et al. (2012) in ambienti di tundra artica dove maggiori concentrazioni di azoto sono associate a maggiore attività dei decompositori, maggiore mineralizzazione di composti ricchi in carbonio e che risulta essere correlata ad una maggiore respirazione ecosistemica.

4 Effetti dell'incremento della temperatura sulla respirazione ecosistemica in due comunità vegetali di valletta nivale sottoposte a manipolazione di breve e lungo termine

4.1 Introduzione

È stato stimato che nei suoli di tundra e nelle foreste dei biomi freddi è stoccata una consistente porzione del carbonio terrestre globale (Coûteaux et al., 1995); nello specifico, i suoli di tundra contengono circa il 44% dello stock di carbonio attribuito agli ecosistemi terrestri (Hugelius et al., 2014), poichè in questi ecosistemi le condizioni climatiche limitano fortemente la decomposizione (Seastedt et al., 2001).

Negli ecosistemi di tundra i fattori chiave che regolano i flussi di carbonio, ed in particolare la Respirazione Ecosistemica RE, sono la temperatura e la disponibilità idrica (Luo, 2007; Flanagan & Johnson, 2005). La respirazione ecosistemica è il flusso di carbonio che trasferisce il carbonio immagazzinato negli ecosistemi terrestri all'atmosfera (Tiwari et al., 2021) ed è il risultato della somma delle emissioni di CO₂ sia degli autotrofi che degli eterotrofi che costituiscono un ecosistema terrestre (Grogan & Chapin, 2000). Il riscaldamento può influire sia direttamente, poiché entrambe le categorie di organismi sono sensibili all'aumento di temperatura (entro range compatibili con la vita), che indirettamente sulla respirazione del suolo. Agisce direttamente velocizzando l'attività metabolica e la conseguente respirazione cellulare (Lòpez-Blanco et al., 2017) nei microorganismi del suolo causando a livello ecosistemico l'aumento della decomposizione (Crowther et al., 2016) e sugli autotrofi causando un aumento di assimilazione e respirazione (Welker et al., 2004). Gli effetti indiretti i più significati derivano dai cambiamenti nelle condizioni abiotiche e biotiche, ad esempio la riduzione dell'umidità del suolo, la riduzione del permafrost (Schuur et al., 2022) e l'alterazione del pH (Larsen et al., 2007) o attraverso i cambiamenti nella composizione della comunità di vegetali e dei decompositori e dei relativi tassi di turnover (Walker et al., 2005).

Negli ecosistemi di tundra sono presenti grandi stock di carbonio organico che potenzialmente possono essere rilasciati a causa dall'alterazione del tasso di decomposizione determinato dal riscaldamento globale; e poichè dalla fine degli anni '70 il riscaldamento causato dal cambiamento climatico sta procedendo ad una velocità quattro volte maggiore negli ambienti artici ed alpini

rispetto alla media globale, ed i modelli previsionali indicano che nel futuro la temperatura di questi ambienti continuerà ad aumentare ad un ritmo molto elevato (Rantanen et al., 2022; AMAP, 2021; IPCC, 2021), se l'aumento di emissioni di CO₂ non sarà bilanciato da un aumento del sequestro in conseguenza di un aumento della produzione primaria, la concentrazione di CO₂ in atmosfera sarà destinata ad aumentare incrementando l'effetto serra e innescando un feedback positivo sul riscaldamento globale i cui effetti sono potenzialmente negativi per il pianeta nella misura in cui sono molto difficili da prevedere.

Anche qualora le emissioni di anidride carbonica venissero in gran parte compensate dall'assimilazione, si verificherà comunque un incremento della produzione primaria, conseguente alla aumentata concentrazione di CO₂ in atmosfera, che porterà ad una maggiore disponibilità di lettiera (Norby et al., 2004; Schleisinger et al., 2001; Lewis et al., 2009) che determinerà comunque un aumento della respirazione ecosistemica dovuta alla maggiore presenza di materia organica disponibile per la decomposizione (Sayer et al., 2011; Bradford et al., 2016; Hartley et al., 2012; Giardina et al., 2014). Oltre a concentrazioni di CO₂ in atmosfera maggiori di oltre il 30% rispetto a quelle rilevate negli anni '50 (IPCC, 2021), a livello locale l'aumento di produzione primaria nei biomi freddi potrebbe dipendere da un allungamento della stagione vegetativa conseguente alla minore permanenza della copertura nevosa, alle temperature più alte, e al cambiamento dei pattern delle precipitazioni che a loro volta modificheranno alcune caratteristiche abiotiche e biotiche del suolo tra le quali idratazione, pH, contenuto in sostanza organica e composizione della comunità microbica. Queste modificazioni dell'ecosistema genereranno un aumento della produttività primaria anche indirettamente, determinando modificazioni nella comunità vegetale degli ambienti delle elevate altitudini e latitudini, permettendo la loro colonizzazione da parte di specie più produttive provenienti da quote più basse e da latitudini minori. Cambiamenti della comunità vegetale sono già stati osservati in numerosi studi (Elmendorf et al., 2012; Forbes et al., 2010; Kullman, 2002; Myeni et al., 1997; Sanz-Elorza et al., 2003; Sturm et al., 2005; Tape et al., 2006). Per questo motivo lo studio di questi ambienti particolarmente sensibili al riscaldamento è di grande importanza per la comprensione del ciclo del carbonio e del bilancio energetico globale.

Nella valletta nivale oggetto di questo studio sono presenti due comunità, una dominata da *Salix herbacea* e una dominata da *Polytrichastrum sexangulare*. Le maggiori alterazioni sono attese nella comunità dominata dal muschio, cioè dove sussistono le maggiori limitazioni allo sviluppo delle piante vascolari soprattutto a causa della persistenza della copertura nevosa che determina stagioni vegetative estremamente brevi (Carbognani et al., 2012). Se le condizioni innescate dal global

warming portassero sul lungo periodo ad un cambiamento nella composizione di questa comunità tale da determinare un consistente aumento delle specie vascolari ed una diminuzione delle briofite, come in parte già osservato in alcuni ambienti artici e alpini (Walker, 2000; Walker *et al.* 2005), si genererebbe un aumento della produttività dell'ecosistema e una conseguente maggiore disponibilità di lettiera più facilmente degradabile da parte dei microorganismi del suolo; infatti, la lettiera generata dalle briofite è più difficilmente attaccabile dai microorganismi rispetto alla lettiera generata dalle piante vascolari (Carbognani *et al.*, 2014).

Sebbene gli effetti generali del riscaldamento globale siano stati previsti con una certa affidabilità, ci si attende tuttavia che essi impattino sugli ecosistemi sensibili in modo differente in relazione al breve o al lungo periodo; infatti, la variazione di un parametro come la temperatura può influenzare una grande varietà di processi biologici ed ecosistemici: possono essere direttamente interessati sia il tasso fotosintetico di assimilazione che la ripartizione tessuto-specifica dei nutrienti nell'organismo vegetale, così come si potrebbe assistere ad una variazione dei cicli biogeochimici e della distribuzione di materia organica, ma certamente a livelli diversi e secondo finestre temporali differenti (Shaver *et al.*, 2000). Per questo motivo, gli studi di manipolazione sperimentale della temperatura (riscaldamento) realizzati sul breve periodo (2-6 anni) hanno mostrato effetti significativi sulla crescita delle piante, sulla loro fenologia e sulla respirazione ecosistemica (Arft *et al.*, 1999; Walker *et al.*, 2005; Carbognani *et al.*, 2018; Carbognani *et al.*, 2016), mentre per poter osservare alterazioni sulla composizione della comunità vegetale sono stati necessari periodi di applicazione della perturbazione termica più lunghi (Elmendorf *et al.*, 2012). In ambienti di tundra in particolare, dove la colonizzazione della vegetazione è relativamente lenta e il successo della riproduzione sessuale è strettamente dipendente dalle condizioni climatiche, esperimenti di breve e lungo periodo possono portare a risultati differenti (Arft *et al.*, 1999; Doak & Morris, 2010). Per questo motivo ci si attende che anche la risposta ecosistemica in termini di flussi di carbonio possa mostrare delle differenze dovute al numero di stagioni vegetative consecutivamente interessate dal trattamento di manipolazione.

4.2 Obiettivi sperimentali

L'obiettivo specifico di questo capitolo è valutare la risposta, in termini di emissioni di CO₂, di due comunità vegetali in un ecosistema di valletta nivale alla manipolazione della temperatura con OTC al fine di confrontare l'effetto di un riscaldamento realizzato sul breve e lungo periodo. In particolare, sono stati individuati tre obiettivi sperimentali:

1. verificare l'aumento della respirazione ecosistemica come risposta all'incremento della temperatura di aria e suolo in ecosistema di valletta nivale sottoposto a riscaldamento annuale e pluriennale.
2. indagare le differenze di emissioni di CO₂ nelle due comunità.
3. quantificare la risposta specifica di due comunità di valletta nivale al riscaldamento delle temperature di breve e lungo periodo.

4.3 materiali e metodi

4.3.1 Area di studio

L'area di studio si trova in una valletta nivale posta alla base di un circo glaciale, a circa 2700 m s.l.m., che ricopre una superficie di circa 2 ha con esposizione Nord. Dista 1 km dal Passo di Gavia (46°20'57.8" N; 10°29'28.3" E) ed è la stessa area interessata dai trattamenti di manipolazione descritti nel primo capitolo di questa tesi.



Figura 4.1: valletta nivale, lo scorrimento di acqua è conseguenza della fusione della neve, luglio 2020.

4.3.2 Disegno sperimentale

All'interno del sito sono stati individuati 30 plot, di dimensioni 90 x 90 cm, rappresentativi delle due comunità oggetto di studio: il polित्रicheto, dominato da *P. sexangulare*, e il saliceto, dominato da *S. herbacea*. Sono stati successivamente assegnati i trattamenti del disegno sperimentale secondo uno schema randomizzato:

1- Warming annuale (W), in cui la temperatura viene manipolata per la prima volta mediante l'utilizzo di Open Top Chamber (OTC)

2- warming pluriennale (WW), in cui la temperatura è stata manipolata nelle precedenti 12 stagioni vegetative mediante l'utilizzo di OTC

3- Controllo (C), in cui non viene effettuato alcun trattamento di manipolazione.

Le OTCs sono state installate all'inizio della stagione estiva 2020, ovvero al momento in cui si è verificata la fusione della neve, e sono state rimosse alla fine della stagione vegetativa. Durante il periodo di sperimentazione è stato montato un recinto elettrificato al fine di impedire l'ingresso di animali selvatici e del bestiame al pascolo all'interno dell'area di studio.

4.3.3 Rilevamento delle variabili microclimatiche

Durante la stagione sperimentale nei plot appartenenti al disegno sperimentale sono state monitorate in continuo le variabili microclimatiche. Le temperature di suolo e aria sono state misurate attraverso sensori HOBO® (Onset, Bourne, MA 02532): otto sensori sono stati posizionati a 5 cm di profondità per la misurazione della temperatura del suolo, otto sono stati posizionati a 5 cm sopra al piano di campagna per la misurazione della temperatura dell'aria, per un totale di 16 sensori di temperatura. I sensori che rilevano la temperatura dell'aria sono stati posizionati al momento della fusione della neve, mentre i sensori di temperatura del suolo sono stati lasciati in posizione dalla stagione precedente. Per registrare le precipitazioni totali durante la stagione vegetativa è stato utilizzato un pluviometro (Tipping Bucket Rain collector, Spectrum Technologies, Inc Spectrum Technologies, Aurora, IL 60504).



Figura 4.2: posizionamento di OTC in saliceto.

4.3.4 Misurazione dell'emissione di anidride carbonica

Per registrare i flussi di anidride carbonica è stato utilizzato un analizzatore di gas portatile IRGA (Infra Red Gas Analyser) modello EGM-4 (PP-System, Amesbury, MA 01913 USA). La misurazione di concentrazione di CO₂ è stata condotta in una camera di incubazione, di forma cilindrica, della capacità di 1171 mL, con superficie aperta pari a 78 cm²; le pareti della camera sono opache per bloccare l'ingresso della radiazione solare e impedire che si inneschino le reazioni di fotosintesi. Lo strumento è dotato di una sonda per misurare la temperatura del suolo che viene posizionata a 5 cm di profondità ogni volta che viene eseguita una misurazione. La stima delle emissioni di ogni plot è stata calcolata utilizzando la differenza di concentrazione di CO₂ (iniziale e finale) registrate nella camera di incubazione durante la misura applicando la legge dei gas perfetti ($pV=nRT$) al tasso di variazione della CO₂ per stimare i flussi di CO₂ espressi come g m⁻² h⁻¹, ai quali è stato applicato un modello a regressione lineare per ricavare i valori della respirazione ecosistemica in ogni plot. Le misurazioni sono state effettuate durante le seguenti date: 12 luglio, 25 luglio, 5 agosto, 20 agosto, 4 settembre, 15 settembre nella stagione sperimentale 2020.

4.3.5 Analisi statistiche

Le analisi statistiche che hanno permesso di verificare le ipotesi sono state condotte utilizzando il pacchetto lme che consente di generare modelli lineari ad effetti misti all'interno del programma R (Core Team, 2022).

Il modello che è stato utilizzato prevede come variabile risposta il tasso di emissione di anidride carbonica ovvero la respirazione ecosistemica espressa in g di CO₂ m⁻² h⁻¹. Come effetti fissi sono state utilizzate le seguenti variabili: il trattamento sperimentale (variabile a tre livelli: warming short, warming long e controllo), la comunità (variabile a due livelli: saliceto e politricheto) e le interazioni tra comunità e trattamento, mentre come effetto random è stato utilizzato il DOY (day of the year), in modo da tenere in considerazione che le misure sono effettuate nelle due comunità e nei plot sperimentali nella stessa data di misura. È stato in seguito costruito un secondo modello che ha permesso di valutare la risposta specifica delle due comunità sottoposte ai trattamenti sperimentali, come variabile risposta anche in questo modello è stato utilizzato il tasso di emissione di anidride carbonica, e come effetto fisso è stata creata una nuova variabile a sei livelli che combina trattamento e comunità. Gli assunti di entrambi i modelli sono stati valutati tramite ispezione visuale dei residui secondo Zuur *et al.* (2009).

4.4 Risultati

4.4.1 Effetto della manipolazione con OTC sulle temperature di suolo e aria

L'andamento stagionale delle temperature di aria e suolo mostra come i trattamenti di riscaldamento siano stati efficaci sia sulle temperature dell'aria sia su quelle del suolo

I valori medi della temperatura dell'aria registrati nel politricheto sono stati pari a: 8.7 ± 5.8 °C nei controlli e 11.5 ± 8.9 °C nei plot riscaldati mentre nei controlli del saliceto sono stati misurati valori medi pari a: 9.1 e 6.0 °C nei controlli e 11.2 ± 7.9 °C. La manipolazione sperimentale ha determinato un aumento della temperatura dell'aria pari a 2.8 °C e 2.0 °C nel politricheto e nel saliceto rispettivamente.

I valori medi della temperatura del suolo a cinque centimetri di profondità rilevati nei controlli sono stati pari a: 9.3 ± 3.0 °C nel politricheto e 9.6 ± 4.2 °C nel saliceto, mentre nei plot interessati dal riscaldamento sono stati misurati valori pari a: 10.7 ± 3.7 °C nel politricheto e 10.9 ± 3.2 °C questi valori indicano che nelle due comunità le OTC hanno generato un aumento medio di 1.4 °C e 1.3 °C

Tabella 4.1: medie stagionali delle temperature dell'aria misurate a livello della canopy erbacea e nel suolo misurate a -5 cm di profondità nel trattamento di warming e nel controllo.

	Media (°C)	Dev.st (°C)
Politricheto aria (control)	8.7	5.81
Saliceto aria (control)	9.1	6.11
Politricheto suolo (control)	9.3	3.12
Saliceto suolo (control)	9.6	4.24
Politricheto aria (warming)	11.5	8.91
Saliceto aria (warming)	11.2	7.93
Politricheto suolo (warming)	10.7	3.71
Saliceto suolo (warming)	10.9	3.22

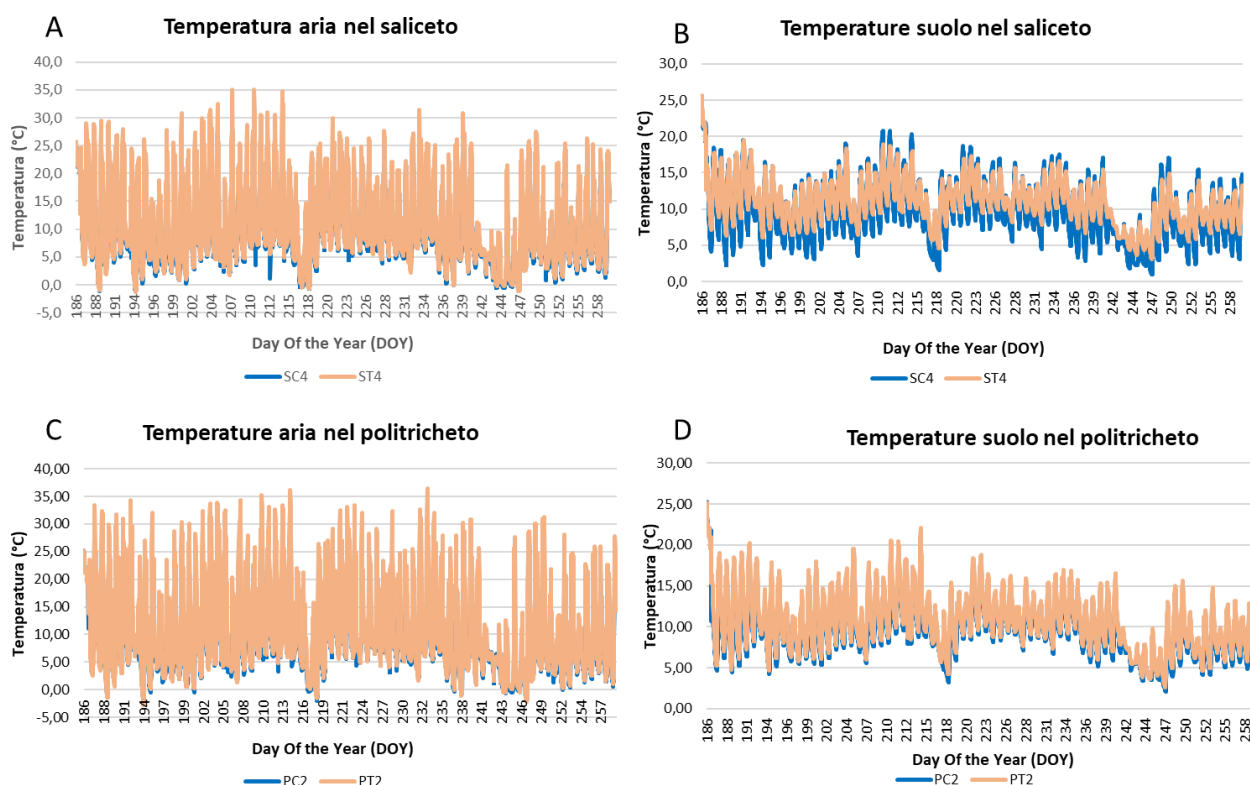


Figura 4.3: andamento delle temperature di aria (A e C) e di suolo (B e D) durante la stagione vegetativa 2020 nella comunità di saliceto (A e B) e politricheto (C e D)

4.4.2 Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO₂

Il trattamento di warming pluriennale nel 2020 ha fatto registrare un valore medio di emissioni di CO₂ pari a 0.9590 ± 0.3319 g (CO₂) m⁻² h⁻¹, mentre il trattamento di warming annuale ha fatto registrare un valore medio di emissioni di CO₂ pari a 0.8882 ± 0.3016 g (CO₂) m⁻² h⁻¹; nel controllo è stato rilevato un valore medio di emissioni di CO₂ pari a 0.7658 ± 0.2799 g (CO₂) m⁻² h⁻¹. Le analisi statistiche hanno evidenziato un incremento significativo del valore medio delle emissioni di CO₂ misurate nei plot sottoposti a riscaldamento per 12 stagioni vegetative consecutive pari al 20.5% rispetto al controllo, con una differenza positiva in termini di emissioni al metro quadrato per ora pari a 0.1933 g di CO₂ m⁻² h⁻¹ ($p < 0.01$). Il trattamento di warming annuale ha prodotto un aumento significativo della respirazione ecosistemica pari al 13.8% rispetto al controllo con un incremento di 0.1225 g di CO₂ m⁻² h⁻¹.

Tabella 4.2: respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming annuale, warming pluriennale e nel controllo C. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹

	Media g (CO ₂) m ⁻² h ⁻¹	Dev.st.
1 year warming	0.8882	0.3016
12years warming	0.9590	0.3319
Control	0.7658	0.2799

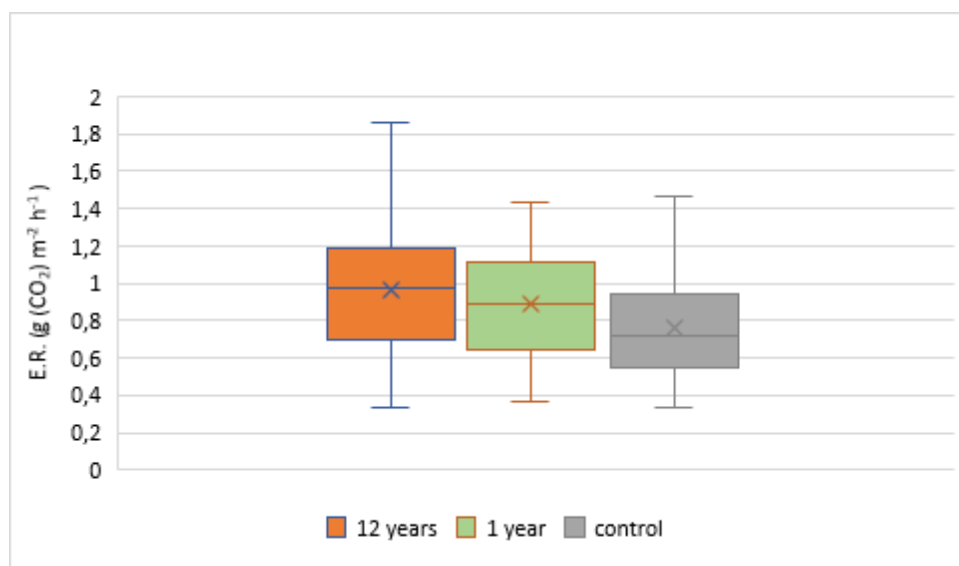


Figura 4.4: respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming annuale, warming pluriennale e nel controllo. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹; il simbolo X indica il valore medio.

4.4.3 Effetto delle comunità vegetali sull'emissione di CO₂

I plot appartenenti alla comunità dominata dal muschio hanno fatto registrare valori medi pari a $0.9367 \pm 0.3122 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, mentre nella comunità dominata dal salice nano sono state misurate emissioni di CO₂ minori con un valore medio pari a $0.8051 \pm 0.3032 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Nello specifico, nel politricheto è stata rilevata una respirazione ecosistemica maggiore del 14% rispetto al saliceto; questa differenza di $0.1316 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ è risultata statisticamente significativa ($p < 0.01$).

Tabella 4.3: respirazione ecosistemica misurata nella comunità vegetale di politricheto e di saliceto. I dati sono espressi in $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

	Media $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$	Dev.st.
Politricheto	0.9367	0.3122
saliceto	0.8051	0.3032

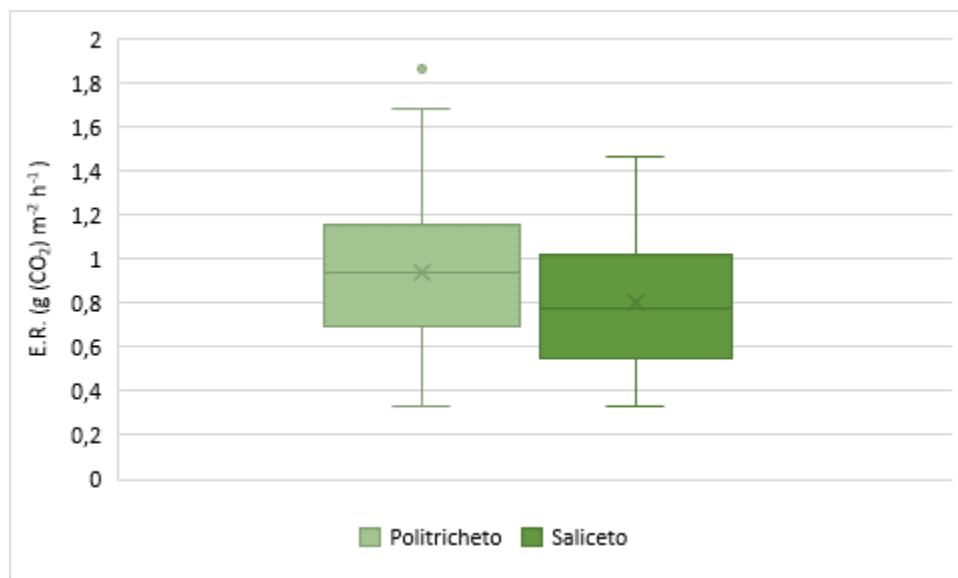


Figura 4.5: respirazione ecosistemica misurata nella comunità vegetale di politricheto e di saliceto. I dati sono espressi in $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

4.4.4 Effetto dell'interazione tra comunità vegetali e riscaldamento sull'emissione di CO₂

Dall'analisi statistica emerge un effetto dell'interazione tra trattamento di warming e comunità vegetale, indicando che le due comunità non rispondono allo stesso modo ai due trattamenti di warming ($p < 0.05$). Al fine di indagare la differente risposta delle comunità ai due trattamenti è stata condotta una analisi che combina l'effetto sulla respirazione ecosistemica di trattamenti e comunità. Da questa analisi emerge che il politricheto è la comunità in cui l'aumento delle emissioni è risultato

maggiore con valori medi di 1.1023 ± 0.3105 e 0.9335 ± 0.2823 nei plot sottoposti a warming rispettivamente per 12 anni e un anno, indicando un aumento statisticamente significativo che in percentuale è maggiore del 29.7% ($p < 0.001$) e del 17% ($p < 0.005$), rispettivamente, rispetto al proprio controllo. Nel saliceto i valori di emissioni di CO₂ medi registrati sono stati pari a 0.8157 ± 0.2918 nei plot riscaldati per 12 stagioni vegetative e pari a 0.8429 ± 0.3180 nei plot sottoposti a warming annuale, facendo rilevare un aumento della media della respirazione ecosistemica che non è risultato statisticamente significativo rispetto al proprio controllo.

Tabella 4.4: respirazione ecosistemica misurata nel politricheto e nel saliceto sottoposti ai trattamenti di warming annuale, pluriennale e nei controlli. I dati sono espressi in g (CO₂) m⁻² h⁻¹.

	Media g (CO ₂) m ⁻² h ⁻¹)	Dev.st.
Politricheto control	0.7748	0.2597
Politricheto warming 1 year	0.9335	0.2822
Politricheto warming 12 years	11.023	0.3105
Politricheto control	0.7567	0.3029
Politricheto warming 1 year	0.8429	0.3180
Politricheto warming 12 years	0.8157	0.2918

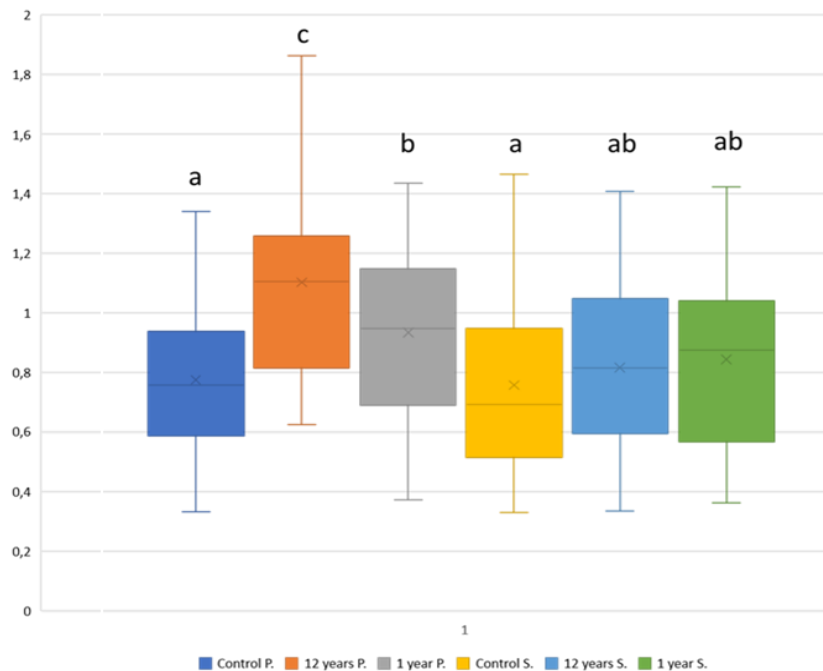


Figura 4.6: respirazione ecosistemica misurata nella comunità vegetale di politricheto e di saliceto sottoposti ai trattamenti di warming annuale, pluriennale e nei controlli. I dati sono espressi in $\text{g} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio. Lettere uguali indicano differenze non significative.

4.5 Discussione

Dai risultati emerge che il trattamento di warming con OTC ha determinato un incremento significativo della respirazione ecosistemica in entrambi i periodi di applicazione, confermando il ruolo di primaria importanza della temperatura nel regolare il processo della respirazione a livello ecosistemico indipendentemente dalla durata del trattamento in termini di stagioni vegetative successive. Le risposte ottenute in questo studio forniscono anche un'ulteriore prova della elevata sensibilità dei suoli degli ambienti freddi alle variazioni delle condizioni microclimatiche determinate dai cambiamenti climatici (Conant et al., 2011; Davidson and Janssens, 2006; Kirschbaum, 2006), soprattutto negli habitat di valletta nivale. L'applicazione del primo modello nell'analisi statistica rivela che il trattamento in grado di generare il maggiore incremento di respirazione ecosistemica è il warming pluriennale, che ha determinato un incremento del 7.4% rispetto al valore medio registrato nei plot interessati dal warming annuale. Questo incremento potrebbe essere spiegato dal fatto che una manipolazione prolungata potrebbe aver generato, come già osservato in altri ambienti di tundra, una maggiore concentrazione di nutrienti nel suolo dovuti ad una maggiore mineralizzazione (Johnson et al., 2000; Arens et al., 2008; Huemrich et al., 2010) e un incremento della produzione primaria con un conseguente aumento della quantità di lettiera che potrebbe aver

determinato un aumento dell'attività dei decompositori, il cui effetto è appunto un aumento della respirazione del suolo (Heskel et al., 2013; Shaver et al., 2001; Weintraub & Schimel, 2005; Heskel et al., 2012).

L'effetto della comunità indica come nel polित्रicheto la respirazione ecosistemica sia maggiore rispetto a quella della comunità dominata da *S. herbacea*: questo potrebbe essere spiegato dalla maggiore disponibilità di nutrienti in questa comunità, maggiore disponibilità che era stata dimostrata in uno studio condotto nel 2011 in cui l'analisi elementale del suolo dei plot non manipolati aveva evidenziato nella comunità dominata dal muschio una più elevata quantità di carbonio, azoto e fosforo (Carbognani, 2011). L'abbondanza relativa di questi nutrienti potrebbe inoltre aver stimolato la produzione primaria sia epigea che ipogea, e quest'ultima in particolare potrebbe aver determinato un incremento della componente autotrofa della respirazione ecosistemica. Al contrario, nel saliceto, il minor contenuto di nutrienti e in particolare dell'azoto potrebbe essere risultato limitante per l'attività degradativa dei microorganismi, come già riscontrato nei suoli di tundra (Mack et al., 2004; Wallenstein et al., 2009; Sistla et al., 2012).

La significatività riscontrata nell'interazione tra trattamento e comunità ($p < 0.05$) ci ha spinto ad un approfondimento, per un livello di dettaglio maggiore: per questo motivo abbiamo analizzato l'effetto della combinazione tra trattamenti e comunità. Da questa analisi emerge che il significativo incremento di respirazione riscontrato nei due trattamenti di warming nella prima analisi è in gran parte dipendente dalla risposta del polित्रicheto: infatti, i trattamenti di controllo delle due comunità non mostrano differenze statisticamente significative tra loro, mentre il confronto fra gli incrementi di respirazione ottenuti nei due trattamenti con OTC rispetto al controllo della stessa comunità mette in luce che le quantità di CO₂ emesse sono maggiori nel polित्रicheto, nonostante in entrambe le comunità si sia verificato un incremento di respirazione in risposta al warming. Il maggiore aumento della respirazione si è verificato nel riscaldamento pluriennale, in cui sono state misurate emissioni maggiori del 29.7% rispetto al controllo e del 15.3% rispetto al trattamento di warming annuale (che a sua volta ha generato un aumento del 17% rispetto al controllo).

Nella comunità dominata dal salice nano i trattamenti di warming hanno fatto registrare valori di respirazione pari a quelli misurati nel trattamento di warming annuale nel polित्रicheto. Questa maggiore attività respiratoria potrebbe dipendere dalla combinazione di una maggior quantità di nutrienti nel suolo con le temperature più elevate generate dal trattamento, una sinergia che potrebbe aver stimolato contemporaneamente sia la crescita radicale dei vegetali che l'attività metabolica dei decompositori. Va inoltre osservato che nei saliceti la minore densità della copertura

lascia diverse porzioni di suolo scoperte, a differenza di quanto avviene nei politricheti, dove il muschio forma un tappeto continuo ed uniforme; questa condizione di discontinuità potrebbe aver generato, in combinazione con il riscaldamento indotto artificialmente e la radiazione solare (che non venendo intercettata dalla vegetazione raggiunge il suolo e ne aumenta temperatura ed evaporazione), una riduzione della disponibilità idrica che potrebbe aver inibito l'attività dei microrganismi determinando un minore aumento della respirazione ecosistemica rispetto a quanto avvenuto nel politricheto. Infatti, per innescare un aumento del tasso di decomposizione della lettiera, oltre che un aumento della temperatura è necessario che allo stesso tempo il contenuto idrico nel suolo sia adeguato (Aerts, 2006; Zona et al., 2022).

Un altro elemento che emerge da questa analisi è l'effetto della durata della manipolazione sulla respirazione, che ha agito diversamente nelle due comunità: infatti, al contrario di quanto misurato nel saliceto dove l'incremento di respirazione non è risultato diverso nei trattamenti di warming di 1 o 12 anni, nella comunità dominata dal muschio il trattamento pluriennale ha fatto registrare un aumento di emissione di CO₂ maggiore rispetto a quello indotto dal trattamento di warming annuale.

In un esperimento condotto in ambiente di tundra sub-artica dominata da arbusti nani in cui è stato confrontato l'incremento di respirazione generato da trattamenti di warming con OTC su breve (due anni) e lungo periodo (13 anni), il maggiore incremento è stato osservato nel trattamento di breve periodo (+63%), mentre nel lungo periodo l'aumento di emissioni è risultato più contenuto (+37%) (Finderup Nielsen et al., 2019). I nostri dati sembrano non essere completamente allineati con quanto riportato in questo studio, poichè nella valletta nivale, sebbene entrambi i trattamenti abbiano indotto un aumento delle emissioni di CO₂, i pattern indotti dalla manipolazione di lungo e breve termine sembrano invertiti. Una possibile spiegazione di questo risultato apparentemente contrastante deriva dalle caratteristiche dei suoli dei due siti; infatti, il suolo della valletta nivale è caratterizzato da una minore dotazione di sostanza organica nei primi 20 cm, con valori prossimi al 20% (Carbognani, 2011), mentre nel sito norvegese la sostanza organica si attesta su valori compresi tra l'80 ed il 95%. La maggiore disponibilità di sostanza organica potrebbe quindi aver determinato un maggiore aumento di respirazione nei plot trattati nel breve periodo, mentre l'aumento dell'attività dei decompositori potrebbe averne ridotto negli anni la disponibilità. In accordo con questa ipotesi troviamo i dati relativi alle misurazioni condotte nel politricheto, dove la dotazione di sostanza organica iniziale è quasi un quarto e dove infatti l'aumento della respirazione verificatosi nel primo anno di warming è risultata cinque volte inferiore rispetto al sito norvegese. Al contrario,

l'incremento maggiore osservato dopo dodici stagioni vegetative successive sottoposte a manipolazione potrebbe essere il risultato di un cambiamento della comunità vegetale: è infatti noto che le briofite dei biomi freddi sono maggiormente sensibili alle alterazioni della temperatura rispetto alle piante vascolari, e numerosi studi hanno riportato una loro diminuzione in favore di un aumento delle dicotiledoni erbacee e delle graminoidi (Chapin et al., 1995; Molau & Alatalo, 1998; Robinson et al., 1998; Cornelissen et al., 2004; Hollister et al., 2005). Essendo le piante vascolari caratterizzate sia da una maggiore biomassa, che in seguito alla senescenza entra a far parte della lettiera, sia dalla presenza di radici, che incrementano direttamente la respirazione ipogea ed alterano l'attività degli eterotrofi del suolo attraverso la deposizione di essudati, la loro presenza nella comunità vegetale favorisce sensibilmente sia il trasferimento di materia organica e nutrienti, grazie alla presenza di radici fini caratterizzate da un rapido turnover, sia un aumento dell'ossigenazione del suolo, favorendo i processi ossidativi che velocizzano il trasferimento del carbonio all'atmosfera.

5 Effetti dell'incremento della temperatura e della riduzione delle precipitazioni in una prateria alpina d'alta quota dominata da *Carex curvula*

5.1 Introduzione

L'aumento delle temperature previsto per i prossimi decenni porterà anche ad un aumento della frequenza e dell'intensità degli eventi meteorologici estremi, il cui impatto sugli ecosistemi terrestri determinerà numerose alterazioni degli stessi (Rahmstorf & Coumou, 2011; Clarke *et al.*, 2022). L'osservazione di eventi sia stagionali, come avvenuto nell'anno 2003 (Ciais *et al.*, 2005), che di portata temporale maggiore, come nella decade 2000-2009 (Zhao & Running, 2010), ha dimostrato come eventi siccitosi estremi siano in grado di ridurre l'assimilazione del carbonio a livello globale, soprattutto se in concomitanza con temperature particolarmente elevate. Si stima inoltre che un ulteriore effetto sia quello di portare ad una ulteriore accelerazione del riscaldamento globale attraverso il trasferimento di parte del carbonio stoccato nei suoli e nella biomassa vegetale all'atmosfera, generando a cascata un feedback positivo (Reichstein *et al.*, 2013; Crowther *et al.*, 2016).

Nello specifico, la riduzione delle precipitazioni è in grado di indurre negli ecosistemi terrestri risposte altamente variabili e dipendenti dalla natura dei componenti del sistema stesso. Possono verificarsi alterazioni ad ogni livello di organizzazione dell'ecosistema: da quello individuale, ad esempio con modifiche dei tratti funzionali, a quello di specie, in cui i cambiamenti dei cicli fenologici e di comunità alterano la composizione delle fitocenosi (Anderegg *et al.*, 2019; Reyer *et al.*, 2013; Vicente-Serrano *et al.*, 2013). Nonostante la validità generale di queste previsioni, i cambiamenti di maggiore intensità sono attesi negli ecosistemi che si trovano ad elevate latitudini ed altitudini (Tingley & Huybers, 2013), in cui alterazioni della comunità vegetale e del bilancio del carbonio sono già state osservate e riportate in diversi studi (Pauli *et al.*, 2012; Virkkala *et al.*, 2018; Bjorkman *et al.*, 2020; Fu *et al.*, 2015). In particolare è stato osservato un aumento delle piante vascolari a fronte di una diminuzione delle briofite (Heijmans *et al.*, 2013; Buttler *et al.*, 2015), nonché un incremento degli arbusti (Mekonnen *et al.*, 2021). Questi cambiamenti a livello di gruppi funzionali della comunità vegetale alterano la composizione chimica della lettiera (Hájek *et al.*, 2011), che si traduce in una modificazione della comunità dei decompositori che a sua volta determina variazioni nel tasso di decomposizione, avendo come risultato un'ulteriore perturbazione del ciclo del carbonio (Jassey *et al.*, 2013; Bragazza *et al.*, 2015; Robroek *et al.*, 2016). Anche dal punto di vista dei flussi e dello stock di carbonio l'aumento di temperatura genererà le maggiori alterazioni proprio negli ambienti freddi (Karhu *et al.*, 2014). È stato inoltre riportato un aumento della produzione primaria vegetale in praterie alpine maggiore rispetto alle stime della media globale (Fu *et al.*, 2015). In ambienti di tundra artica e alpina una recente meta-analisi non ancora pubblicata in cui sono raccolti i dati provenienti da 28 aree di studio indica un aumento della respirazione ecosistemica media del 30% (Maes *et al.*, 2022 unpublished) rispetto al 9% stimato sulla media globale (Lu *et al.*, 2013).

5.2 Obiettivi sperimentali

L'obiettivo specifico di questa parte dello studio è valutare la risposta in termini di flussi di carbonio generata dalla manipolazione sperimentale della temperatura e dalla riduzione delle precipitazioni in una comunità vegetale di curvuleto.

In particolare, sono stati individuati tre obiettivi sperimentali:

4. verificare e quantificare le alterazioni della respirazione ecosistemica, dell'assimilazione e dello scambio netto dell'ecosistema come risposta all'incremento della temperatura di aria e suolo;

5. verificare e quantificare le alterazioni della respirazione ecosistemica, dell'assimilazione e dello scambio netto dell'ecosistema come risposta alla riduzione delle precipitazioni.

5.3 MATERIALI E METODI

5.3.1 Area di studio

L'area di studio che comprende il sito sperimentale si trova al Passo di Gavia (46°20'57.8" N; 10°29'28.3 E), nelle Alpi Retiche Meridionali, ad un'altitudine di circa 2650 m s.l.m. ai piedi del Monte Gavia (3223 m s.l.m.), con esposizione est sud-est. Il sito è costituito da una prateria alpina d'alta quota dominata da *Carex curvula* che si sviluppa su substrato siliceo; il suolo ricade nella tipologia inceptisol, quindi giovane, e non profondo (Hiller et al., 2005).

Le praterie alpine dominate da *C. curvula* rappresentano la vegetazione climax dei versanti d'alta quota con esposizione nei quadranti meridionali e substrato siliceo caratterizzati da pH acido (4.3-5.0) (Landolt et al., 2010). Il curvuleto è una comunità vegetale di primaria importanza anche in termini di estensione, poiché oltre alle Alpi è largamente rappresentata anche in altre catene montuose europee come i Pirenei, i Carpazi e i Balcani, ad altitudini sempre superiori ai 2400 m s.l.m. e in condizioni di suolo acido ed esposizione favorevole (Reisigl & Keller, 1990) cioè nei versanti in cui a causa dell'esposizione o della morfologia l'accumulo della neve non è costante durante il periodo invernale e si possono formare delle discontinuità nella copertura nevosa.

Carex curvula è una specie a crescita lenta e con una bassa capacità di migrazione dovuta all'espansione orizzontale annuale di 0.4-1.0 mm (Grabherr, 1989; Steinger et al., 1996).

Le altre specie che compongono la comunità vegetale studiata sono: *Alchemilla pentaphyllea* L, *Leontodon helveticus* Mérat, *Ligusticum mutellina* L. Crantz, *Phyteuma hemisphaericum* L., *potentilla aurea* L., *Soldanella alpina* L., *Gnaphalium supinum* L., *Polygonum viviparum* L., *Leucanthemopsis alpina* L. Heywood, *Euphrasia minima* Jacq. ex DC., *Primula glutinosa* Wulfen., *Homogyne alpina* L. Cass, *Agrostis rupestris* All., *Poa alpina* L., *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Festuca halleri* All., *Avenula versicolor* Vill. Lainz, *Anthoxanthum alpinum* Löve et Löve, *Salix herbacea* L., *Vaccinium gaultherioides* Bigelow e *Loiseleuria procumbens* L. *Polytrichum juniperinum* Hedw. è il muschio più diffuso, mentre tra i licheni la specie più comune è *Cetraria islandica* L. Ach. (Grabherr, 1989).



Figura 5.1: area di studio, prateria alpina dominata da *Carex curvula*.

5.3.2 Disegno sperimentale

All'interno del sito sono stati individuati 20 plot di dimensioni 1 m x 1 m; ai plot individuati nel curvuleto sono stati successivamente assegnati i trattamenti del disegno sperimentale secondo uno schema a 5 blocchi randomizzati:

- 1- Warming (W), in cui la temperatura viene manipolata mediante l'utilizzo di Open Top Chambers (OTC) che attraverso il riscaldamento passivo dell'ambiente, inducono un innalzamento della temperatura dell'aria e del suolo durante la stagione vegetativa.
- 2- Drought (D), in cui le precipitazioni vengono manipolate attraverso l'uso di tettoie che riducono in modo passivo le precipitazioni del 40% e quindi riducono la disponibilità idrica.
- 3- Drought + Warming (DW), in cui viene testato l'effetto della manipolazione combinata di aumento di temperatura e riduzione delle precipitazioni.
- 4- Controllo (C), in cui non viene effettuato alcun trattamento di manipolazione.

Il disegno sperimentale prevede cinque repliche (blocchi) per ogni trattamento. Ogni blocco è costituito da un plot per ogni trattamento (D, W, DW) e un plot C.

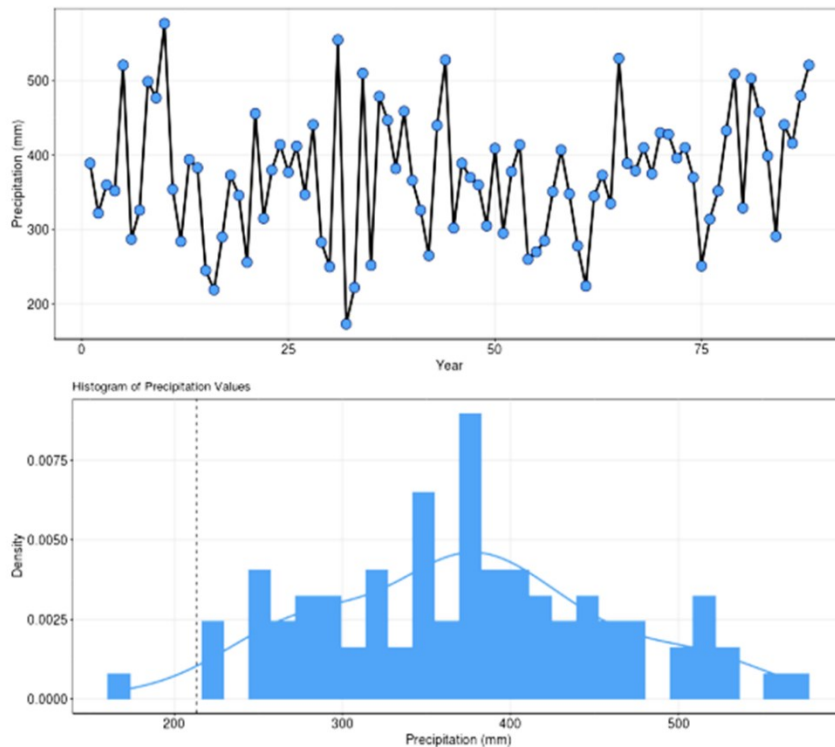
Le OTC, posizionate sui plot per indurre l'aumento della temperatura, sono camere esagonali di polimetilmetacrilato (PMMA) trasparente agli UV con apertura sulla sommità delle camere per evitare limitazione delle precipitazioni ricevute dal plot. Le OTC sono costruite secondo le specifiche

contenute nel protocollo di ITEX (Henry & Molau, 1997). Attraverso l'uso delle OTC è stato possibile generare in modo passivo un incremento di temperatura dell'aria all'interno delle camere pari a 1.5 °C. Con questa manipolazione è stato simulato un incremento della temperatura dell'aria e del suolo in linea con le previsioni future per i biomi freddi.

Il trattamento di *Drought* (D) è stato invece realizzato mediante il posizionamento di tettoie rimovibili ad esclusione parziale delle precipitazioni (*rain-out shelter*); le tettoie, di dimensioni di 3x3.5 m, sono dotate di 10 lastre in PMMA trasparente in modo da non interferire con la radiazione solare, con sezione a V, distanziate e sostenute da telai in alluminio. Le strutture hanno un'altezza dal suolo di circa 1 m al fine di minimizzare gli effetti sul microclima. I plot sperimentali sono stati collocati sotto le tettoie in posizione centrale rispetto alla loro superficie, per evitare effetti di disturbo dovuti alla penetrazione di pioggia che potrebbe cadere con elevata angolazione a causa del vento. Le tettoie sono state progettate per ridurre le precipitazioni durante la stagione vegetativa di una percentuale definita sulla base dei dati climatici registrati in specifiche serie temporali e ricadenti nel primo percentile. I dati sono stati ottenuti dalle due stazioni meteorologiche più vicine, situate ad una distanza di circa 15 km dal Passo di Gavia: la prima è posizionata nei pressi della diga Careser (46°25'21.5" N, 10°41'56.1" E; 2600 m s.l.m.), la seconda si trova al Passo del Tonale (46°15'47.9" N, 10°36'39.8" E; 1780 m s.l.m.) (Provincia Autonoma di Trento, Dipartimento Protezione Civile e Infrastrutture, Servizio Prevenzione Rischi, Ufficio Previsioni e Pianificazione 35). La percentuale della riduzione delle precipitazioni è stata calcolata attraverso il Precipitation Manipulation Tool fornito dalla rete di ricerca internazionale IDE (www.drought-net.colostate.edu) inserendo i dati delle serie temporali delle due stazioni meteorologiche per gli archi temporali 1930-2017 (diga Careser) e 1923-2004 (Passo Tonale).

This tool takes a .csv input of annual (or monthly) precipitation values and provides a user-specified quantile of rainfall. Requires at least 100 years of data. Precipitation file must follow format described in the right hand column.

Estimating quantiles in the tail of distributions (i.e. 1% or 99% quantiles) is inaccurate with small datasets. Data should include at least 100 years. Interpolated data of sufficient length can be downloaded from the Precipitation Trends tool.



Desired Precipitation Treatment

1% Quantile of Precipitation: 213 mm

This is 57% of mean precipitation

Note that CSV must be of the form:

Year	ann_precip
87	774.20
88	436.50
89	641.00
90	789.50
91	662.00
92	925.00
93	1228.30
94	446.60
95	874.00
96	649.50

Column names are unimportant. Column location matters: Year = 1st, Month = 2nd (if applicable), Precipitation = Last column. MONTHS MUST BE INTEGERS, NOT MONTH NAMES!

Figura 5.2: Output attraverso il Precipitation Manipulation Tool fornito dalla rete IDE (www.drought-net.colostate.edu) utilizzato per calcolare il 1° percentile della quantità di pioggia al fine di stimare la riduzione estrema delle precipitazioni specifica per il di studio. Sono riportati i dati storici delle precipitazioni (1930-2017; 88 anni) per il periodo di stagione vegetativa (giugno-settembre) raccolti dalla stazione meteorologica della diga Careser (2600 m s.l.m.).

Il trattamento Drought + Warming (DW) è il risultato della manipolazione combinata di precipitazioni e temperatura, ed è stato realizzato posizionando sui plot una OTC al di sotto delle tettoie. I plot di controllo (C) non sono stati sottoposti a trattamenti sperimentali di manipolazione. *Rain out shelters* e le OTC sono state installate all'inizio della stagione vegetativa, che coincide con il momento di completa fusione della neve, e sono state rimosse alla fine della stessa: per l'anno 2020 il trattamento si è protratto dal 13 giugno al 24 settembre, mentre per l'anno 2021 dal 18 giugno al 24 settembre. Durante il periodo di sperimentazione l'area di studio è stata recintata con una barriera elettrificata per impedire il pascolo degli animali.



Figura 5.3: strutture utilizzate per la manipolazione sperimentale nel curvuleto: rainout shelters e open top chambers.

5.3.3 Rilevamento delle variabili microclimatiche

In entrambe le stagioni vegetative 2020 e 2021 sono state registrate con cadenza oraria le variabili microclimatiche: precipitazioni, temperatura dell'aria e temperatura del suolo. I dati registrati dai sensori sono stati memorizzati per mezzo di data logger posti nelle immediate vicinanze dei plot. Sono stati utilizzati i seguenti sensori: Digital Rain Collector (Decagon Devices, Inc.) per misurare le precipitazioni (mm); EHT Temperature/RH Sensor (Decagon Devices, Inc.) per registrare la temperatura dell'aria (°C) a +5 cm dalla superficie del suolo; Teros21 (Decagon Devices, Inc. e HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger) per rilevare la temperatura del suolo a -5 cm di profondità.

Inoltre, è stata quantificata la percentuale di acqua presente nel suolo attraverso la misura del contenuto volumetrico di acqua nel suolo (VWC – *Volumetric water content*, %). Questa misura è stata effettuata manualmente attraverso lo strumento TDR100 (Spectrum Technologies Inc., Chicago, IL, USA) che utilizza la tecnica TDR (*Time Domain Reflectometry*). Con questo strumento è stato possibile misurare due diversi profili di suolo (uno compreso tra 0-3.8 cm e l'altro compreso tra 0-7.3 cm); in ciascun plot sono state fatte 4 misure (da cui poi si è ottenuto un valore medio) per entrambi i profili. Il valore del VWC è stato quantificato per ogni plot.

5.3.4 Misurazione dell'emissione di anidride carbonica

I flussi di anidride carbonica sono stati misurati con cadenza bisettimanale nelle ore centrali della giornata (10:30 – 16:00) in condizioni di assenza di copertura nuvolosa, utilizzando un analizzatore di gas portatile IRGA (Infra Red Gas Analyser) modello EGM-4 (PP-System 110 Haverhill Road, Suite 301 Amesbury, MA 01913 USA). Con lo stesso strumento è stata registrata anche la temperatura del suolo a -5 cm al momento di ogni misurazione. Le variazioni di concentrazione di CO₂ sono state registrate con la frequenza di una misurazione ogni 5 secondi, per un tempo totale di 60 secondi di rilevamento per ogni plot sperimentale. Le stime dei flussi di carbonio, calcolate come variazione di concentrazione di CO₂, sono state condotte in una camera di incubazione di forma cubica, della capacità di 27 l, con superficie alla base pari a 900 cm². Le pareti della camera sono trasparenti per consentire la misurazione della net ecosystem exchange (NEE), ma sono state coperte con un telo termico multi-riflettente per impedire l'ingresso della luce e di conseguenza bloccare le reazioni di assimilazione da parte dei produttori primari, consentendo la misurazione della Ecosystem Respiration (ER).

All'interno della camera è presente un sistema di ventole che garantiscono una continua miscelazione dell'aria; sempre all'interno della camera sono stati posizionati due sistemi di raffreddamento per prevenire l'aumento di temperatura generato dall'effetto serra che si manifesta durante la misura della NEE; i due sistemi di refrigerazione sono uno di tipo attivo (cella di Peltier della potenza di 45 w) e l'altro di tipo passivo (piastra eutettica). Per garantire una tenuta ottimale della camera ed evitare scambi gassosi tra l'interno e l'esterno durante le misurazioni è stato creato un solco nel suolo dello spessore di pochi millimetri in corrispondenza del punto in cui viene appoggiata la camera: all'interno del solco è stato inserito un collare di poliuretano espanso (memory foam) che funge da guarnizione, impedendo il passaggio di aria nell'interfaccia tra suolo e camera. I collari sono stati posizionati in ogni plot all'inizio della stagione vegetativa e rimossi al termine della stessa, e le misure sono state ripetute negli stessi punti in entrambi gli anni.

I flussi di CO₂ sono stati stimati in accordo con la legge di Clapeyron ed espressi come massa di CO₂ in g m⁻² h⁻¹. I valori di ER e NEE sono stati stimati per ciascun plot mediante regressione lineare. Valori positivi NEE indicano un'emissione di anidride carbonica mentre valori negativi indicano assimilazione di CO₂ (Chapin et al., 2006). Sottraendo alla Net Ecosystem Exchange la Ecosystem Respiration è stata calcolata la Gross Ecosystem Production, ovvero la produzione primaria lorda.

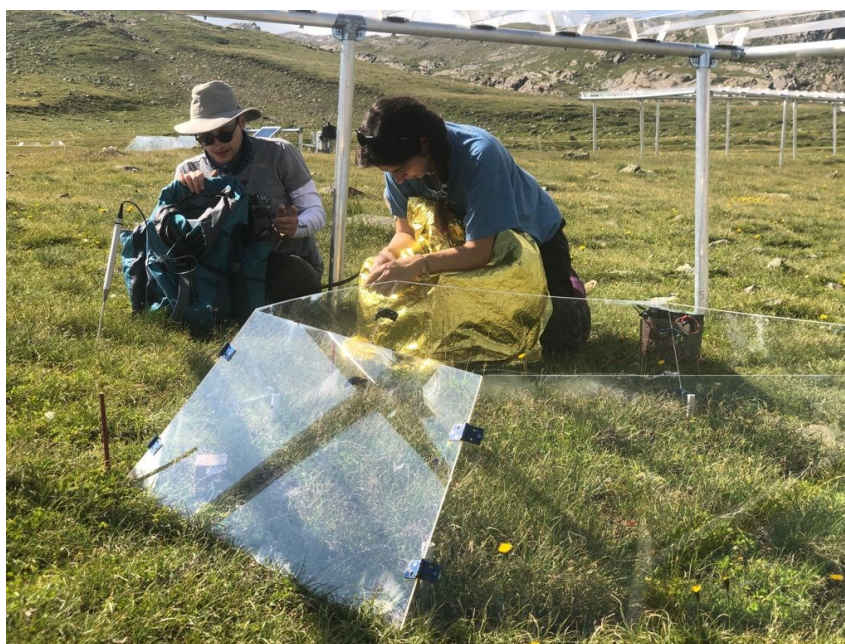


Figura 5.4: misurazione della respirazione ecosistemica nel curvuleto per mezzo di analizzatore di gas portatile IRGA.

Le misurazioni sono state effettuate durante le seguenti date: 20 luglio, 6 agosto, 19 agosto, 4 settembre, 15 settembre nella stagione sperimentale 2020; 29 giugno, 10 luglio, 23 luglio, 6 agosto, 17 agosto, 1° settembre, 23 settembre nella stagione vegetativa 2021.

5.3.5 Analisi statistiche

I risultati di questo esperimento sono stati analizzati per ridurre il numero di variabili considerate, al fine di semplificare l'analisi statistica. Sono state prese in considerazione la manipolazione sperimentale della precipitazione (P) e della temperatura (T) come trattamenti. In questo modo, i trattamenti che hanno ricevuto una diminuzione delle precipitazioni (D e DW) sono stati confrontati con i trattamenti che non hanno ricevuto questo trattamento (C e W). Similmente, gli effetti del riscaldamento sono stati analizzati confrontando i trattamenti W e DW con i trattamenti privi di OTC (C e D). Una rappresentazione delle variabili considerate è riportata in figura 22.

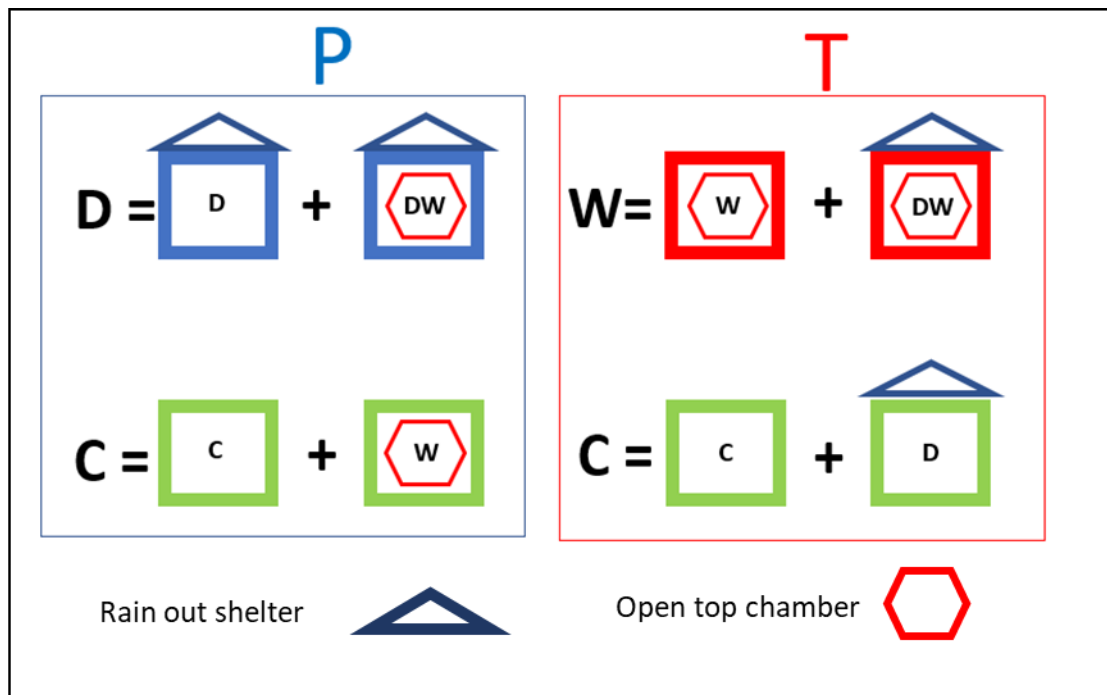


Figura 5.5: diagramma esplicativo della distribuzione dei trattamenti sperimentali utilizzata per realizzare l'analisi statistica.

I dati relativi alle misurazioni dei flussi di carbonio sono stati analizzati utilizzando il pacchetto lmer, che consente di generare modelli lineari ad effetti misti all'interno del programma R (Core Team 2022), al fine di verificare le ipotesi di i) aumento della respirazione ecosistemica e dell'assimilazione in risposta all'incremento della temperatura; ii) diminuzione della respirazione in risposta alla riduzione delle precipitazioni.

Nello specifico, è stato utilizzato un modello che prevede come variabile risposta il tasso di emissione di anidride carbonica, ovvero la respirazione ecosistemica espressa in g di CO₂ m⁻² h⁻¹; come effetti fissi sono state considerate le seguenti variabili: i trattamenti sperimentali, due variabili a due livelli (warming vs controllo; precipitazione vs controllo), mentre come effetti random sono state utilizzate le variabili Plot e Doy, in modo da tenere in considerazione che le misure sono ripetute negli stessi plot sperimentali e nello stesso periodo in entrambi gli anni di studio. Il modello iniziale è stato semplificato tramite selezione dei fattori fissi secondo Crawley (2013), gli assunti del modello sono stati valutati tramite ispezione visuale dei residui secondo Zuur et al. (2009).

5.4 Risultati

5.4.1 Effetto della manipolazione con OTC sulla temperatura, e della manipolazione con rain-out shelter sull'umidità del suolo

L'esperimento ha mostrato che a seguito dei trattamenti di riduzione delle precipitazioni e del posizionamento delle OTC le variabili climatiche che si intendeva modificare sono state effettivamente alterate. Per quanto riguarda la temperatura dell'aria misurata a livello della copertura erbacea (5 cm dal suolo), i plot di controllo hanno mostrato una media stagionale di 8.9 ± 0.3 °C, i plot su cui sono state utilizzate solo le rain-out shelters (D) una media di 9.3 ± 0.3 °C; i plot su cui sono state posizionate le OTC trattamento (W) hanno fatto registrare temperature maggiori 0.8 ± 0.3 °C rispetto alla media dei plot di controllo, e un aumento medio di 1.4 ± 0.4 °C nei plot con trattamento combinato drought+warming (DW).

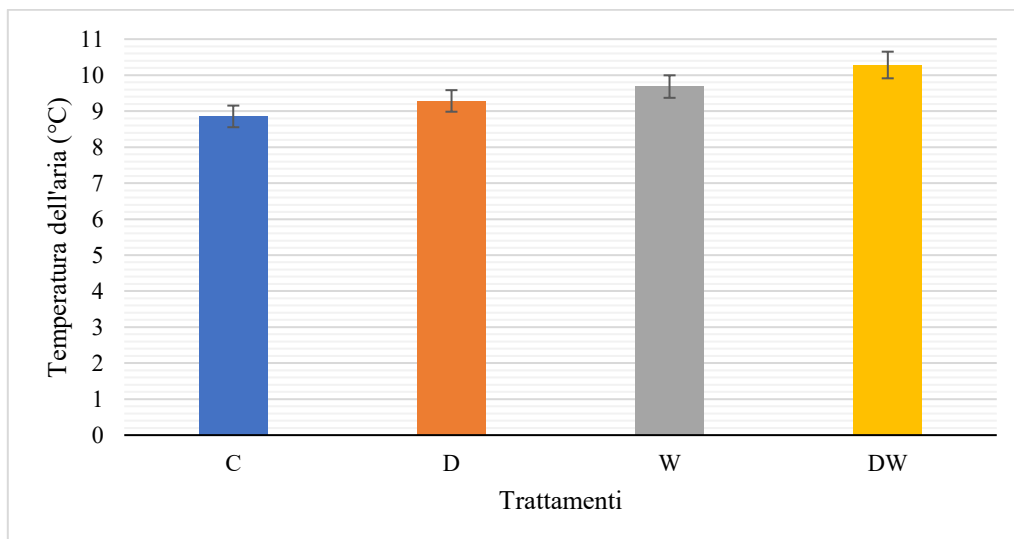


Figura 5.6: grafico in cui sono riportate le medie stagionali delle temperature dell'aria misurate a livello della canopy erbacea per ciascun trattamento: controllo (C), drought (D), warming (W), drought + warming (DW).

La temperatura media stagionale a 5 cm di profondità nel suolo registrata nei plot di controllo è stata di 10.3 ± 0.2 °C, mentre nei plot D è stata di $10,5 \pm 0,2$ °C. I plot sottoposti al riscaldamento hanno mostrato una temperatura media di 10.8 ± 0.2 superiore di 0.6 °C rispetto ai plot di controllo, mentre nei plot con manipolazione sia della temperatura che delle precipitazioni la temperatura misurata è stata superiore di 0.8 °C rispetto al controllo mostrando un valore pari a 11.1 ± 10.2 .

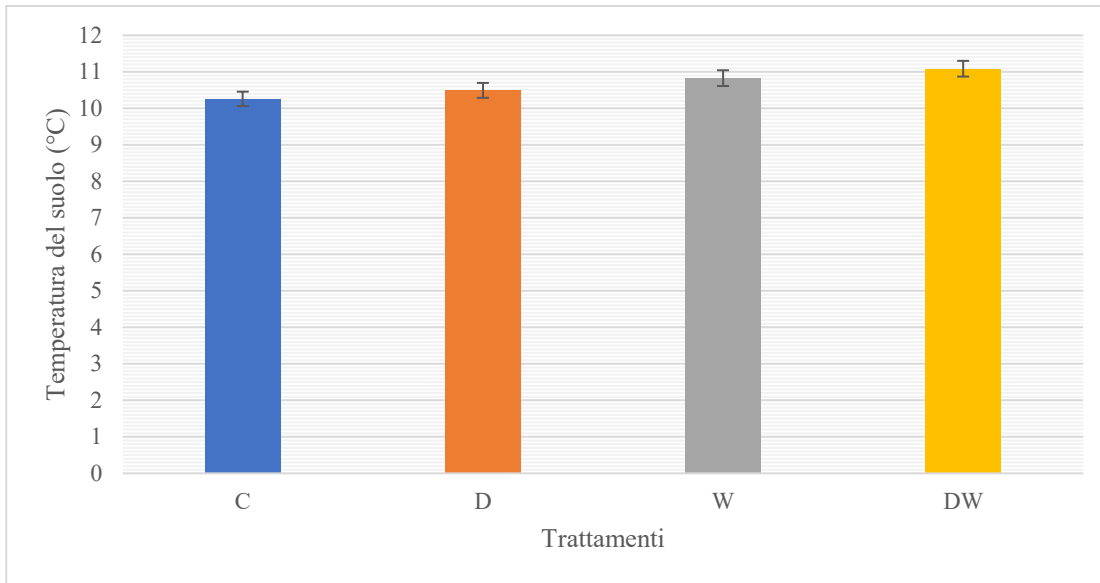


Figura 5.7: grafico in cui sono riportate le medie stagionali delle temperature (\pm errore standard) del suolo misurate a 5 cm di profondità per ciascun trattamento: controllo (C), drought (D), warming (W), drought + warming (DW)

I dati raccolti con la tecnica TDR (time domain reflectometry) durante la stagione sperimentale 2021 mostrano che la media di umidità del suolo (Volumetric Water Content, VWC) è diversa a seconda della profondità del suolo. In generale, i livelli di umidità sono più alti nei profili più profondi (0-7.6 cm) rispetto a quelli meno profondi (0-3.8 cm). I plot D e DW hanno mostrato percentuali medie di umidità del $30.9 \pm 1.8\%$ e del $25.3 \pm 1.7\%$ nei profili superficiali rispettivamente e del $34.6 \pm 1.7\%$ e del $30.8 \pm 1.8\%$ nei profili più profondi. Questo è dovuto al fatto che i profili più superficiali sono maggiormente influenzati dalla diminuzione delle precipitazioni rispetto ai profili più profondi dove sono presenti maggiori riserve idriche.

I dati acquisiti mostrano che la manipolazione delle precipitazioni realizzate con rain-out shelters ha causato una diminuzione dell'umidità nei plot interessati rispetto ai plot di controllo (Figura 5.8). Le misurazioni effettuate durante la stagione sperimentale 2021 indicano un'umidità media pari al $34.2 \pm 1.5\%$ nella parte superficiale dei plot di controllo (profilo 0-3.8 cm), e al $37.4 \pm 1.6\%$ nella parte più profonda (0-7.2 cm). Come atteso, l'umidità del suolo è aumentata in stretta correlazione con le precipitazioni in tutti i trattamenti, risultando poi soggetta a significative diminuzioni durante i periodi di siccità: ad esempio, l'incremento registrato all'inizio di agosto è stato causato da abbondanti precipitazioni anche a carattere nevoso, così come la misurazione del 23 settembre ha

rilevato valori di idratazione maggiori nella parte superficiale del suolo a causa della fusione della neve avvenuta nei giorni immediatamente precedenti.

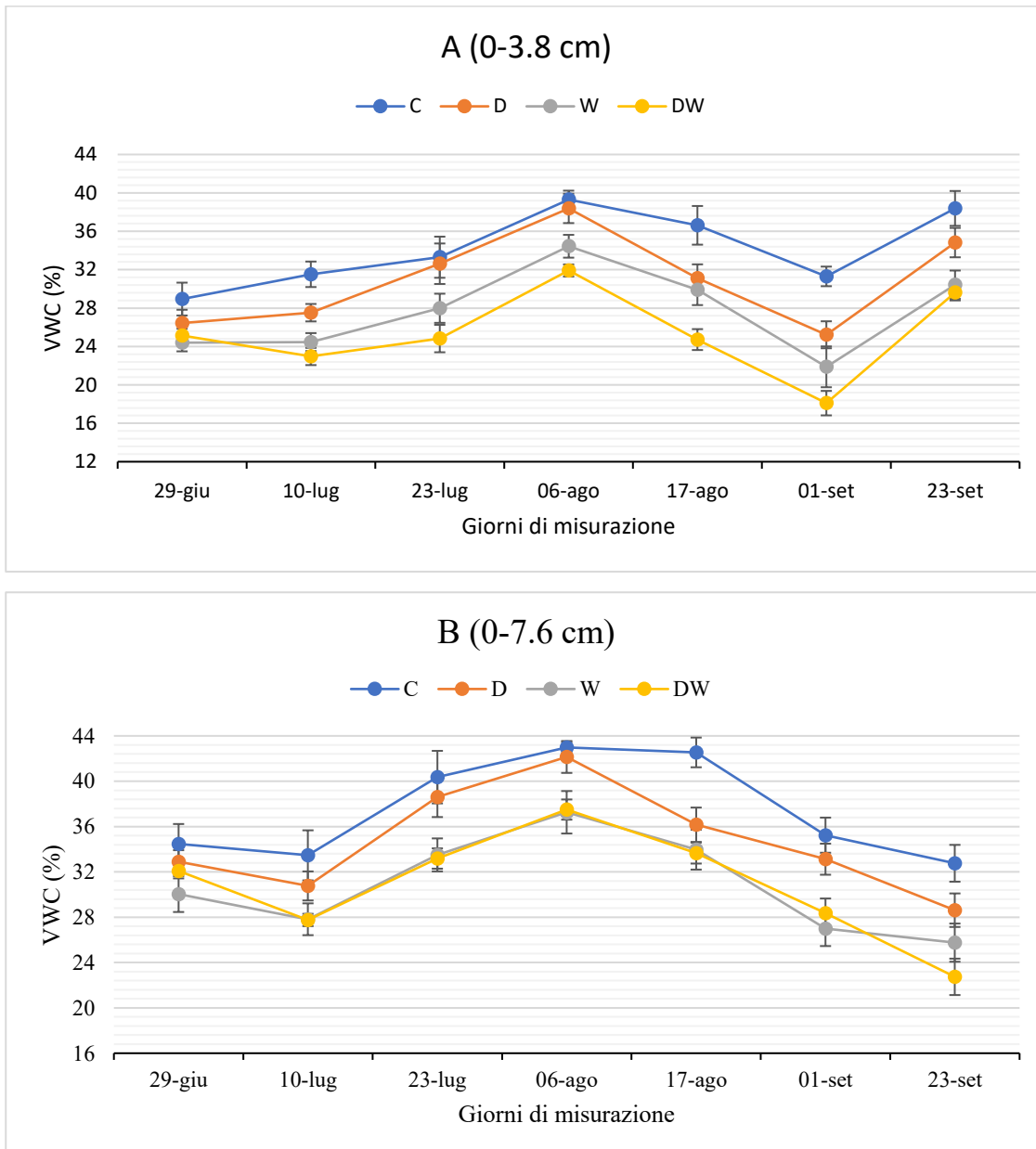


Figura 5.8: valori medi di VWC (%) in ogni data di misurazione. A: profilo 0-3.8 cm ; B: profilo 0-7.6 cm

5.4.2 Effetto della manipolazione con OTC sui flussi di CO₂

I plot sottoposti al trattamento di warming hanno fatto registrare valori di Ecosystem respiration significativamente più elevati rispetto a quelli registrati nei plot non riscaldati ($p < 0.05$). Il trattamento ha determinato un incremento del valore medio pari al 4.7% rispetto al controllo nei due anni presi in esame, con una differenza positiva in termini di emissioni al metro quadrato per ora pari a $+0.0604$ g di CO_2 . I valori medi registrati sono risultati essere pari a $1.30 \text{ g } (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nei plot sottoposti a riscaldamento e $1.24 \text{ g } (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nel controllo.

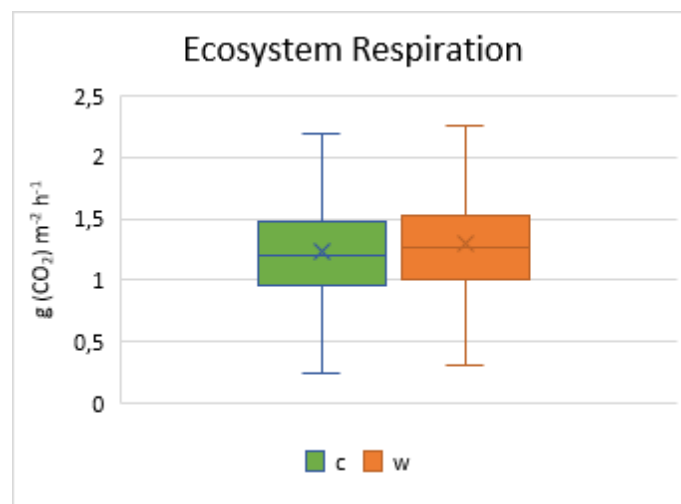


Figura 5.9: respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g } (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

Tabella 5.1: respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g } (\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

E.R.	Control	Warming	sign.
media	1.2397	1.3001	*
dev.st	0.4083	0.4902	

'NS' non significativo; '****' $p < 0.001$; '**' $p < 0.01$; '*' $p < 0.05$; '.' $p < 0.1$

Nei plot riscaldati sono stati misurati valori di Net Ecosystem Exchange significativamente inferiori rispetto ai plot non sottoposti al trattamento realizzato con OTC ($p < 0.05$). Il valore medio di NEE registrato nei plot riscaldati ha subito un decremento pari al 19.8% rispetto ai plot che non hanno ricevuto la manipolazione della temperatura, i valori medi rilevati nel trattamento di warming sono

risultati essere pari a $-1.28 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, mentre i valori registrati nei plot non sottoposti al trattamento con OTC sono risultati pari a $-1.01 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ con una differenza di $0.27 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

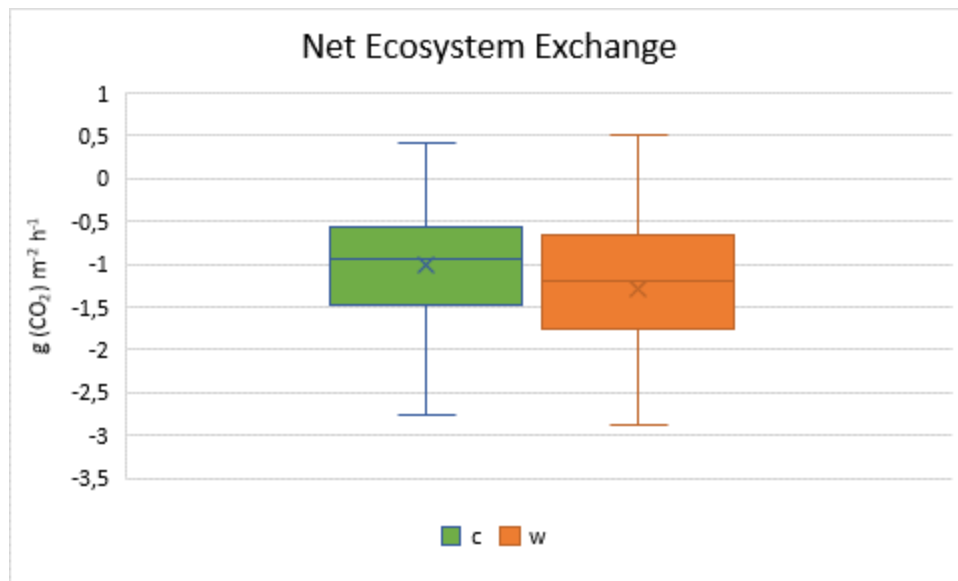


Figura 5.10: Net ecosystem exchange misurato nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

Tabella 5.2: Net ecosystem exchange misurato nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $\text{g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$

N.E.E	Control	Warming	sign.
media	-1.01415	-1,2807	*
dev.st	0.619032	0.796292	

'NS' non significativo; '***' $p < 0.001$; '**' $p < 0.01$; '*' $p < 0.05$; '.' $p < 0.1$

Per quanto riguarda la Gross Ecosystem Production, sono stati osservati valori inferiori nei plot sottoposti al trattamento di warming rispetto a quelli misurati nei plot non interessati dall'incremento di temperatura, con una differenza stimata pari al 12%. I valori medi riscontrati nei due trattamenti sono risultati essere $-2.58 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nei plot riscaldati e $-2.27 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nei plot non riscaldati, con una differenza di CO_2 assorbita pari a $0.2875 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

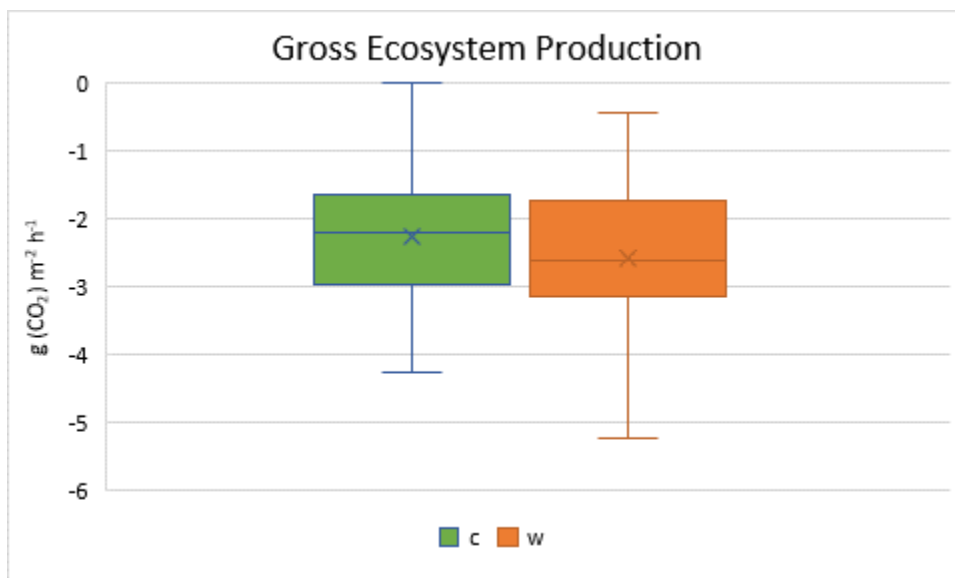


Figura 5.11: Gross ecosystem production misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

Tabella 5.3: Gross ecosystem production misurata nei plot sottoposti a trattamento di warming W (W + DW) e nel controllo C (C+D) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$

G.E.P	Control	Warming	sign.
Media	-2.2742	-2.5810	*
dev.st	0.8552	1.0807	

'NS' non significativo; '***' $p < 0.001$; '**' $p < 0.01$; '*' $p < 0.05$; '.' $p < 0.1$

5.4.3 Effetto della manipolazione con *rain-out shelter* sui flussi di CO_2

Il trattamento di drought ha determinato una diminuzione della respirazione ecosistemica pari al - 8.4% nei plot sottoposti a questo trattamento rispetto ai plot non coperti da tettoie ($p < 0.05\%$); la differenza in termini di emissioni al metro quadrato per ora è risultata pari a $-0.1020 g$ di CO_2 . I valori medi misurati sono risultati essere pari a $1.21 g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$ nei plot sottoposti alla riduzione delle precipitazioni e $1.32 g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$ nel controllo (Tabella 1).

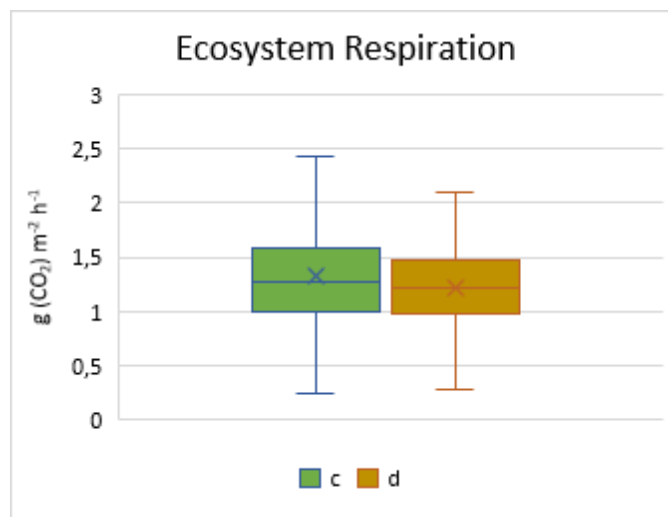


Figura 5.12: Respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di drought D (D + DW) e nel controllo C (C+W) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$; il simbolo X indica il valore medio.

Tabella 5.4: Respirazione ecosistemica misurata nei plot sottoposti a trattamento di drought D (D + DW) e nel controllo C (C+W) negli anni 2020-2021. I dati sono espressi in $g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$

E.R.	Control	Warming	sign.
media	1.321008	1.218942	
dev.st	0.49487	0.39853	*

'NS' non significativo; '***' $p < 0.001$; '**' $p < 0.01$; '*' $p < 0.05$; '.' $p < 0.1$

Tabella 5.5: Sintesi delle risposte, in termini di flussi di carbonio, generate dalla manipolazione sperimentale e risultate significative all'analisi statistica. I dati sono espressi in $g (CO_2) m^{-2} h^{-1}$.

Manipolazione sperimentale	Differenza % rispetto al controllo	Differenza	Flusso di carbonio
Incremento temperatura	+4.7%	+0.0604	Respirazione ecosistemica (ER)
Riduzione precipitazioni	-8.4%	-0.1020	Respirazione ecosistemica (ER)
Incremento temperatura	-19.8%	- 0.2665	Scambio netto ecosistemico (NEE)
Incremento temperatura	-12%	-0.2875	Produzione primaria lorda (GEP)

Il trattamento di manipolazione sperimentale della temperatura ha quindi indotto un'alterazione statisticamente significativa della Ecosystem Respiration, della Net Ecosystem Exchange e della Gross Ecosystem Production, mentre i plot sottoposti a tettoie hanno mostrato una riduzione statisticamente significativa della respirazione ecosistemica.

5.5 Discussione

Come già discusso nel precedente capitolo, anche in questo studio condotto in un ambiente di prateria alpina le OTC si sono dimostrate un affidabile metodo di riscaldamento, che permette di generare un incremento adeguato alla simulazione delle condizioni previste dai modelli climatici per il prossimo futuro in ambienti di tundra. Allo stesso modo le tettoie si sono dimostrate in grado di realizzare la diminuzione di precipitazione per cui sono state progettate (-40%), diminuzione che ha efficacemente generato una condizione di riduzione del contenuto idrico del suolo. I plot sottoposti a manipolazione (D e D+W) hanno fatto rilevare percentuali medie di contenuto idrico pari a $28.1 \pm 1.75\%$ nel profilo superficiale e $32.6 \pm 1.75\%$ nel profilo più profondo rispetto ai plot sui quali non sono state posizionate le tettoie (C e W) i cui valori medi sono risultati essere pari a $30.9 \pm 1.55\%$ nel profilo 0-3.8 cm e $34.1 \pm 1.55\%$ nel profilo 0-7.6 cm, indicando una riduzione media di circa il 2% in entrambi gli orizzonti.

Tuttavia, il dato principale che emerge dallo studio è la significativa alterazione dei flussi di carbonio nel curvuleto prodotta dalle condizioni ambientali generate sia dal trattamento di warming che da quello di drought, così come messo in evidenza dall'analisi condotta sfruttando i modelli statistici appositamente costruiti.

5.5.1 Effetto dell'incremento di temperatura

I tassi di ER nei plot sottoposti al riscaldamento sono risultati essere più elevati in modo statisticamente significativo rispetto ai tassi di ER misurati nei plot che non hanno ricevuto il trattamento con le OTC. La media dei valori misurati nei plot sottoposti al trattamento di warming è in accordo con i risultati ottenuti in diversi esperimenti condotti in diverse praterie alpine. In un esperimento condotto in due praterie alpine nell'Himalaya è stato misurato un aumento della emissione di CO₂ del 33% nel sito dominato da specie erbacee e del 28% in quello dominato da

ciperacee, a seguito di un aumento di temperatura generato attraverso OTC (Tiwari et al., 2021). Tuttavia, l'entità dell'incremento della respirazione ecosistemica nelle due praterie tibetane è risultata essere maggiore rispetto a quella osservata nel nostro sito sperimentale: questo potrebbe dipendere dalla diversità delle comunità vegetali, che potrebbero mostrare differenze nelle risposte al riscaldamento a livello di produzione primaria, di qualità e di quantità della lettiera prodotta, generando quindi un substrato organico più abbondante e più facilmente attaccabile dai decompositori perché maggiormente ricco di composti organici semplici. Questa osservazione è coerente con i dati ottenuti nelle due comunità di valletta nivale a seguito dello stesso tipo di riscaldamento tramite OTC e riportati nel primo capitolo. Confrontando i due ecosistemi si può osservare che l'aumento di respirazione ecosistemica era risultata maggiore (+29.3%) rispetto a quello verificatosi nel curvuleto (+4.7%): in questo caso oltre alla diversa composizione della comunità di decompositori del suolo e alla diversa composizione della lettiera si potrebbe considerare anche il maggiore pool di carbonio stoccato nei suoli della valletta nivale come conseguenza di una stagione vegetativa più corta dovuta sia alla maggiore continuità e della copertura nevosa che alle minori temperature raggiunte durante la stagione estiva, causate da una minore esposizione alla radiazione solare in termini temporali causate dalle differenti caratteristiche orografiche proprie del sito.

Il tasso di assorbimento di CO₂ (GEP) riscontrato nei plot riscaldati è risultato essere maggiore del 12% rispetto ai plot di controllo, indicando che il riscaldamento ha prodotto una risposta nelle piante che ha generato un incremento nell'attività fotosintetica. Questo dato è coerente con una meta-analisi condotta su 27 studi condotti su praterie alpine dell'altopiano tibetano sottoposte a trattamenti manipolativi della temperatura (Fu et al., 2015) che ha dimostrato un aumento di produzione primaria in termini di assimilazione fotosintetica netta pari al 13.6 %. Nella stessa meta-analisi sono stati poi indagati i molteplici parametri fisiologici degli organismi vegetali che possono essere potenzialmente alterati dal riscaldamento e che potrebbero aver determinato l'incremento dell'assimilazione di CO₂ tra i quali la concentrazione dei pigmenti fotosintetici, la fluorescenza della clorofilla, la conduttanza stomatica (g_s), la concentrazione di anidride carbonica intracellulare, il tasso di carbossilazione massimo (V_{max}), la resa quantica, la concentrazione di perossido di idrogeno e di malondialdeide, la cui alterazione in risposta al trattamento di warming è direttamente associata all'incremento di alcuni tratti funzionali nelle specie vegetali (altezza della pianta, diametro basale, lunghezza dei germogli, area e lunghezza fogliare) e più in generale un aumento della biomassa (Ruiz-Vera et al., 2013; Yang et al., 2013). Fu e coautori concludono però attribuendo

all'incremento del contenuto in clorofille e della resa quantica il ruolo di maggiore responsabilità nel determinare l'aumento della produzione primaria osservato.

5.5.2 Effetto della diminuzione delle precipitazioni

Sulla base dei dati ottenuti con la manipolazione delle precipitazioni nel trattamento di drought è possibile affermare che la diminuzione della respirazione ecosistemica registrata conferma il ruolo cardine della disponibilità idrica nel regolare la decomposizione della lettiera (Bryant et al., 1998), e dunque nella modulazione della respirazione ecosistemica in ambienti di tundra (Sjögersten et al., 2006). Numerosi studi riportano un calo dell'attività dei decompositori e, relativamente a questa, una diminuzione della respirazione ecosistemica attribuita proprio alla diminuzione della disponibilità idrica del suolo (Christiansen et al., 2017; Brigham et al., 2018; Sarneel et al., 2020; Liu et al., 2021), poiché l'attività microbica dipende strettamente dalla quantità d'acqua nel sistema (Bloor and Bardgett, 2012; Allison et al., 2013). I risultati di uno studio pluriennale condotto da Zhao et al. (2018) in una prateria alpina presso l'Altipiano del Tibet mostrano che la respirazione ecosistemica è aumentata a seguito dell'aumento delle temperature ottenute mediante trapianto ed è diminuita a seguito della riduzione della disponibilità idrica; l'aumento della respirazione ecosistemica in risposta al riscaldamento si è verificato solamente nelle condizioni di idratazione del suolo sufficienti, mentre nei momenti in cui oltre riscaldamento, i plot sperimentali hanno subito anche condizioni di siccità l'aumento di emissioni di CO₂ dall'ecosistema non si è verificato. Non è tuttavia possibile verificare questa ipotesi in tutti gli ambienti di tundra: in particolare esperimenti condotti in zone umide di tundra, in cui il suolo si trova in condizioni di saturazione, indicano che il drought induce, all'opposto di quanto osservato in questo studio, un aumento della respirazione ecosistemica (Lee et al., 2012; Schädel et al., 2016; Kwon et al., 2019) permettendo all'ossigeno di permeare negli spazi vuoti tra particelle di suolo che in precedenza erano occupati dall'acqua spostando il sistema da una condizione anaerobica ad una condizione aerobica, in cui la degradazione della sostanza organica avviene più rapidamente (Oberbauer et al., 1992). Inoltre anche le specie capaci di tollerare condizioni di saturazione idrica come quelle presenti nelle comunità vegetali di questi ambienti umidi, beneficiano della riduzione della saturazione idrica e rispondono aumentando sia l'assimilazione che la respirazione (Chapin et al., 2012; Saltmarsh, 2006).

6 Conclusioni generali

Gli ecosistemi alpini di tundra non solo sono considerati un insieme di habitat unici e altamente variabili tra loro, in cui le comunità vegetali, i cicli biogeochimici e l'attività dei microorganismi del suolo sono strettamente interlacciati tra loro, ma possono rappresentare laboratori naturali estremamente utili per lo studio degli effetti del cambiamento climatico. Per questo motivo gli ecosistemi di tundra sono da anni oggetto di studio da parte della comunità scientifica internazionale che si occupa di global warming. In questo contesto si inserisce il gruppo di lavoro di Geobotanica ed ecologia vegetale dell'università di Parma presso cui questo progetto di dottorato è stato svolto. I dati sperimentali raccolti durante le stagioni vegetative 2020 e 2021, in cui sono stati indagati gli effetti sul ciclo del carbonio, hanno permesso di contribuire alle indagini che ne quantificano gli effetti sugli ambienti di tundra a livello globale attraverso la rete ITEX. In particolare, sono stati valutati gli effetti dell'incremento di temperatura e della riduzione di precipitazioni nelle tre comunità vegetali studiate: due appartenenti ad un habitat di valletta nivale (saliceto e politricheto) ed una prateria alpina (curvuleto). I risultati di questo studio hanno permesso di mettere in luce diversi aspetti che modulano il ciclo del carbonio in risposta alle condizioni microclimatiche di questi ambienti. Le manipolazioni sperimentali realizzate in situ hanno efficacemente prodotto le modificazioni delle variabili climatiche per le quali sono state progettate ed hanno permesso di valutare gli effetti della temperatura e della disponibilità idrica nel regolare le emissioni e l'assorbimento della CO₂ negli ecosistemi alpini d'alta quota. Si conferma il ruolo della temperatura come driver fondamentale nel modulare i flussi di carbonio: infatti l'aumento di temperatura ha prodotto delle alterazioni in tutte le comunità indagate, dove è stato osservato sia un incremento della respirazione ecosistemica (saliceto, politricheto e curvuleto) che dell'assorbimento (curvuleto). L'entità dell'alterazione è tuttavia risultata variabile nelle tre comunità: il maggior incremento è stato registrato nella valletta nivale, dove l'esposizione e la morfologia dei rilievi determinano le condizioni estreme a cui queste comunità si sono adattate e dove le basse temperature e la breve stagione vegetativa hanno prodotto un accumulo di carbonio che, in risposta all'incremento di temperatura, viene velocemente rilasciato. Il confronto tra i plot riscaldati per 12 stagioni vegetative consecutive e i plot sottoposti a warming per la prima volta ha permesso di evidenziare differenze nelle risposte di breve e lungo periodo, mostrando che la comunità dominata dal muschio è quella dove il global warming realisticamente produrrà le

maggiori alterazioni. Nel curvuleto, dove le condizioni ambientali hanno selezionato una comunità vegetale meno estrema, l'incremento di respirazione ecosistemica è risultato più contenuto e accoppiato ad un aumento dell'assimilazione di CO₂. In questa comunità è stato anche testato l'effetto di una riduzione delle precipitazioni, che ha determinato una significativa riduzione della respirazione ecosistemica. Le risposte di segno opposto generate dalle due manipolazioni sul bilancio del carbonio dell'ecosistema provano la necessità di ulteriori indagini finalizzate alla comprensione dei meccanismi alla base dei due processi che determineranno se questi ecosistemi in futuro saranno sink o source di carbonio.

7 Bibliografia

Aerts, R. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *J Ecol*, 2006, 94, 713-724 doi: 10.1111/j.1365-2745.2006. 01142.x .

Albertini R. (1955). Contributo alla conoscenza della morfologia crionivale del Gruppo Ortles-Cevedale. In: Studi sui fenomeni crionivali delle Alpi Italiane. Fondazione per i problemi montani dell'Arco Alpino, n.11.

Allison, S.D., Lu, Y., Weihe, C., Goulden, M.L., Martiny, A.C., Treseder, K.K. et al. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. *Ecology*, 2013, 94, 714–725. DOI:10.1890/12-1243.1

AMAP (2021). AMAP Arctic Climate Change Update 2021: Key Trends and Impacts. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Tromsø, Norway. viii+148pp

Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Bowling, D.R., Salvucci, G., Tuttle, S.E. Plant functional traits and climate influence drought intensification and land-atmosphere feedbacks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116, 14071-14076. DOI: 10.1073/pnas.1904747116

Andreatta, C. La val di Pejo e la catena Vioz-Cevedale. *Acta Geologica Alpina*, 1954, n. 5. Bologna. 336 pp.

Arens, S.J.T., Sullivan, P.F., Welker, J.M. Nonlinear responses to nitrogen and strong interactions with nitrogen and phosphorus additions drastically alter the structure and function of a high arctic ecosystem. *J Geophys Res: Biogeosciences*, 2008, 113, G03S09 doi:10.1029/2007JG000508.

Arft, A.M., Walker, M.D., Gurevitch, J., Alatalo, J.M., Bret-Harte, M.S., Dale, M. et al. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Eco Monogr*, 1999, 69, 491–511 doi:10.1890/0012-9615.

Aronson, E.L. and McNulty, S.G. Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agric Forest Meteorol*, 2009, 149, 1791– 1799 doi: 10.1016.

Atkin, O.K and Tjoelker, M.G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends Plant Sci*, 2003, 8, 343-51. doi:10.1016/S1360-1385(03)00136-5

Barnosky, A., Matzke, N., Tomiya, S. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471, 51–57. doi:10.1038/nature09678

Belshe, E.F., Schuur, E.A.G., Bolker, B.M. Tundra ecosystems observed to be CO₂ sources due to differential amplification of the carbon cycle. *Ecology Letters*, 2013, 16, 1316–1324 doi:10.1111/ele.12164.

Beniston, M., Diaz, H.F. and Bradley, R.S. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 1997, 36, 233–251. doi:10.1023/A:1005380714349

Billings, W.D. and Mooney, H.A. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol Rev*, 1968, 43, 481-529. doi:10.1111/j.1469-185X.1968.tb00968.x

Bjorkman, A.D., Criado, M.G., Myers-Smith, I.H. et al. Status and trends in Arctic vegetation: evidence from experimental warming and long-term monitoring. *Ambio* 2020, 49, 678–92 doi:10.1007/s13280-019-01161-6.

Bliss, L.C. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic*, 1962, 15, 117-144.

Blunden, J. and Arndt, D. S., eds., 2020, 'State of the Climate in 2019', *Bull American Meteorol Soc*, 101(8), pp. S1-S429. doi: 10.1175/2020BAMSStateoftheClimate.1

Bloor, J.M. and Bardgett, R.D. Stability of above-ground and below-ground processes to extreme drought in model grassland ecosystems: interactions with plant species diversity and soil nitrogen availability. *Persp Plant Ecol Evol Syst*, 2012, 14, 193-204 doi:10.1016/j.rhisph.2021.100382.

Bojko, O. and Kabala, C. Organic carbon pools in mountain soils — Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *CATENA*, 2017, 149, 209-220, doi:10.1016/j.catena.2016.09.022

Bokhorst S., Bjerke, J.W., Street, L.E., Callaghan, T.V., Phoenix, G.K. Impacts of multiple extreme winter warming events on sub-Arctic heathland: phenology, reproduction, growth, and CO₂ flux responses. *Glob Change Biol*, 2011, 17, 2817-2830. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02424.x

Bokhorst S., Huiskes A. D., Aerts R., et al. Variable temperature effects of Open Top Chambers at polar and alpine sites explained by irradiance and snow depth. *Global Change Biology*, 2013, 19, 64-74 doi: 10.1111/gcb.12028.

Bowman, W.D., Fisk, M.C. (2001) Primary production. In: Structure and function of an alpine ecosystem. Eds Bowman, W.D., and Seastedt, T.R. (New York, NY: Oxford University Press), 177–197.

Bradford, M.A., Berg, B., Maynard, D.S., Wieder, W.R., Wood, S.A., Cornwell, W. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *J Ecol* 2016, 104, 229–238 doi:1365-2745.12507.

Bragazza, L., Bardgett, R.D., Mitchell, E.A.D., Buttler, A. Linking soil microbial communities to vascular plant abundance along a climate gradient. *New Phytol*, 2015, 105, 1175-1182. doi:10.1111/nph.13116

Briffa K. R., Van Der Schrier G., Jones P. D. Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought. *Int J Climatol*, 2009, 29, 1894-1905 doi: 10.1002/joc.1836

Brigham, L.M., Esch, E.H., Kopp, C.W., Cleland, E.E. Warming and shrub encroachment decrease decomposition in arid alpine and subalpine ecosystems. *Arct Antarct Alp Res*, 2018, 50,e1494941. doi:10.1080/15230430.2018.1494941

Bryant, D.M., Holland, E.A., Seastedt, T.R., Walker, M.D. Analysis of litter decomposition in an alpine tundra. *Can J Bot*, 1998, 76. 1295–1304.

Budge, K., Leifeld, J., Egli, M., Fuhrer, J. Soil microbial communities in (sub)alpine grasslands indicate a moderate shift towards new environmental conditions 11 years after soil translocation. *Soil Biol Biochem*, 2011, 43, 1148–1154 doi: 10.1016/j.soilbio.2011.02.001.

Buttler, A., Robroek, B.J.M., Laggoun-Défarge, F. et al. Experimental warming interacts with soil moisture to discriminate plant responses in an ombrotrophic peatland. *J Veg Sci*, 2015, 26, 964-974. doi:10.1111/jvs.12296

Calanca, P. Climate change and drought occurrence in the Alpine region: How severe are becoming the extremes? *Global and Planetary Change*, 2007, 57, 151-160. doi:10.1016/j.gloplacha.2006.11.001

Carbognani, M. (2011) Ecologia di due fitocenosi di Valletta nivale: caratteristiche strutturali e funzionali ed effetti del riscaldamento climatico. Tesi di Dottorato, Università degli Studi di Parma.

Carbognani, M., Bernareggi, G., Perucco, F., Tomaselli, M., Petraglia, A. Micro-climatic controls and warming effects on flowering time in alpine snowbeds. *Oecologia*, 2016, 182, 573–585. doi:10.1007/s00442-016-3669-3

- Carbognani, M., Petraglia, A., Tomaselli, M.** Influence of snowmelt time on species richness, density and production in a late snowbed community. *Acta Oecol*, 2012 43, 113–120. doi:10.1016/j.actao.2012.06.003
- Carbognani, M., Tomaselli, M., Petraglia, A.** Current vegetation changes in an alpine late snowbed community in the south-eastern Alps (N-Italy). *Alp Botany*, 2014, 124, 105–113. doi:10.1007/s00035-014-0135-x
- Carbognani, M., Tomaselli, M., Petraglia, A.** Different temperature perception in high-elevation plants: new insight into phenological development and implications for climate change in the alpine tundra. *Oikos*, 2018, 127, 1014-1023. doi:10.1111/oik.04908
- Cavicchioli, R., Ripple, W.J., Timmis, K.N. et al.** Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nat Rev Microbiol*, 2019, 17, 569–586. doi:10.1038/s41579-019-0222-5
- Chapin, F.S. III, Lovcraft, A.L., Zavaleta, E.S. et al.** Policy strategies to address sustainability of Alaskan boreal forests in response to a directionally changing climate. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2006, 103, 16637–16643 doi:10.1073/pnas.0606955103PNAS.
- Chapin, F.S. III, Matson, P. A., Vitousek, P.** (2012). Plant carbon budgets. Principles of terrestrial ecosystem ecology (pp. 157–182). New York: Springer.
- Chapin, F.S., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J., Laundre, J.A.** Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 1995, 76, 694–711 doi:10.2307/1939337 .
- Christiansen, C.T., Haugwitz, M.S., Priemé, A., Nielsen, C.S., Elberling, B.O. et al.** Enhanced summer warming reduces fungal decomposer diversity and litter mass loss more strongly in dry than in wet tundra. *Global Change Biol*, 2017, 23, 406-420 doi: 10.1111/gcb.13362.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N. et al.** Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 2005, 437, 529-33. doi:10.1038/nature03972
- Clarke, B., Otto, F., Stuart-Smith, R., Harrington, L.** Extreme weather impacts of climate change: an attribution perspective. *Environ Res: Climate*, 2022, 1 012001 doi:10.1088/2752-5295/ac6e7d
- Conant, R.T., Ryan, M.G., Ågren, G.I. et al.** Temperature and soil organic matter decomposition rates – synthesis of current knowledge and a way forward. *Glob Change Biol*, 2011, 17, 3392-3404. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x
- Cornelissen, J.H.C., Callaghan, T.V., Alatalo, J.M.** Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *J Ecol*, 2004, 89, 984-994. doi:10.1111/j.1365-2745.2001.00625.x
- Coûteaux, M.M., Bottner, P., Berg, B.** Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10, 63-66 doi:10.1016/S0169-5347(00)88978-8.
- Crist, E., Mora, C., Engelman, R.** The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science*, 2017, 356, 260-264. doi:10.1126/science.aal2011
- Crowther, T.W., Todd-Brown, K.E.O., Rowe, C.W. et al.** Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 2016, 540: 104–108 doi:10.1038/nature20150.
- Crawley M.J.** (2013). The R books. John Wiley & Sons, New York.
- Davidson, E.A. and Janssens, I.A.** Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440, 165–173. doi:10.1038/nature04514

- De Boeck, H.J., De Groote, T., Nijs, I.** Leaf temperatures in glasshouses and open-top chambers. *New Phytologist*, 2012, 194, 1155-1164. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04117.x
- Denman, K.L., et al.** (2007) Couplings between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. In: Solomon, S., et al., Eds., Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, 500-587.
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A. et al.** An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *Bioscience*, 2017, 67, 534-545. doi: 10.1093/biosci/bix014
- Doak, D.F., and Morris, W.F.** Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, 2010, 467, 959–962 doi:10.1038/nature09439.
- Dye, D.G.** Variability and trends in the annual snow-cover cycle in Northern Hemisphere land areas. *Hydrological Processes*, 2002, 16, 3065–3077 DOI: 10.1002/hyp.1089.
- Elmendorf, S., Henry, G., Hollister, R. et al.** Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, 2012, 2, 453–457. doi:10.1038/nclimate1465
- Elmendorf, S., Henry, G., Hollister, R. et al.** Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 2012, 15, 164–175 doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01716.x.
- Finderup Nielsen, T., Ravn, N.R., Michelsen, A.** Increased CO₂ efflux due to long-term experimental summer warming and litter input in subarctic tundra – CO₂ fluxes at snowmelt, in growing season, fall and winter. *Plant Soil*, 2019, 444, 365–382. doi:10.1007/s11104-019-04282-9
- Fisk, M.C., Brooks, P.D., Schmidt, S.K.** (2001). Nitrogen cycling. In: Structure and Function of an Alpine Ecosystem: Niwot Ridge, Colorado (eds Bowman W. D., Seastedt T. R.): 237-253.
- Flanagan, L.B. and Johnson, B.G.** Interacting effects of temperature, soil moisture and plant biomass production on ecosystem respiration in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 130, 237-253 doi:10.1016/j.agrformet.2005.04.002.
- Forbes, B.C., Macias Fauria, M., Zetterberg, P.** Russian Arctic warming and ‘greening’ are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, 2010, doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02047.x
- Forte, T.** (2021) Alpine tundra and climate change: effects of summer warming and reduced precipitation on ecosystem function in a *Carex curvula* grassland. Tesi di Dottorato, Università degli Studi di Ferrara.
- Fu, G., Sun, W., Li, S.W. et al.** Response of community above-ground parts carbon and nitrogen content to experimental warming in an alpine meadow at three elevations in the Northern Tibet. *Ecology and Environmental Science*, 2015, 24, 1093–1097 doi:10.1371/journal.pone.0165643.
- Gavazov, K.S.** Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 2010, 337, 19-32 doi 10.1007/s11104-010-0477-0.
- Giardina, C., Litton, C., Crow, S. et al.** Warming-related increases in soil CO₂ efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nature Climate Change* 2014, 4, 822–827. doi:10.1038/nclimate2322
- Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., Stoffel, M.** 21st century climate change in the European Alps—A review. *Science of the Total Environment*, 2014, 493, 1138-1151. doi:10.1016/j.scitotenv.2013.07.050
- Grabherr, G.** On community structure in high alpine grasslands. *Vegetatio*, 1989, 83, 223-227.

- Grogan, P. and Chapin, F.S. III** Initial effects of experimental warming on above-and belowground components of net ecosystem CO₂ exchange in arctic tundra. *Oecologia*, 2000, 125, 512-520 doi 10.1007/S004420000490 .
- Hájek, T., Balance, S., Limpens, J., Zijlstra, M., Verhoeven, J.T.A.** Cell-wall polysaccharides play an important role in decay resistance of Sphagnum and actively depressed decomposition in vitro. *Biogeochemistry*, 2011, 103, 45–57. doi:10.1007/s10533-010-9444-3
- Hartley, I., Garnett, M., Sommerkorn, M. et al.** A potential loss of carbon associated with greater plant growth in the European Arctic. *Nature Clim Change*, 2012, 2, 875–879. doi:10.1038/nclimate1575
- Hashimoto, S., Carvalhais, N., Ito, A., Migliavacca, M., Nishina, K., Reichstein, M.** Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database, *Biogeosciences*, 2015, 12, 4121–4132. doi:10.5194/bg-12-4121-2015
- Heijmans, M.M.P.D., van der Knaap, Y.A., Holmgren, M., Limpens, J.** Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events, *Glob Change Biol*, 2013, 19, 2240–2250 doi: 10.1111/gcb.12202.
- Heim, R.R.** A review of twentieth-century drought indices used in the United States. *Bull Am Meteorol Soc*, 2002, 83, 1149–1165.
- Henry, G.H.R. and Molau, U.** Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, 1997, doi:10.1111/j.1365-2486.1997.
- Heskel, M.A., Anderson, O.R., Atkin, O.K., Turnbull, M.H., Griffin, K.L.** Leaf- and cell-level carbon cycling responses to a nitrogen and phosphorus gradient in two Arctic tundra species. *American J Bot*, 2012, 99, 1702– 1714 doi:10.3732/ajb.1200251.
- Heskel, M.A., Greaves, H.E., Kornfeld, A. et al.** Differential physiological responses to environmental change promote woody shrub expansion. *Ecol Evol*, 2013, 3, 1149– 1162 doi: 10.1002/ece3.525.
- Heywood, V.H. and Watson, R.T.** (1995) Global Biodiversity Assessment. Cambridge University Press.
- Hicks Pries, C.E., Castanha, C., Porras, R.C. and Torn, M.S.** The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 355, 1420–1423. doi:10.1126/science.aal1319, 2017
- Hinzman, L.D., Deal, C.J., McGuire, A.D., Mernild, S.H., Polyakov, I.V., Walsh, J.E.** Trajectory of the Arctic as an integrated system. *Ecol Appl*, 2013, 23, 1837-68. doi:10.1890/11-1498.1
- Hollister, R.D., Webber, P.J., Tweedie, C.E.** The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Glob Change Biol*, 2005, 11, 525-536. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.00926.x
- Hudson, J.M.G. and Henry, G.H.R.** Increased plant biomass in a High Arctic heath from 1981-2008. *Ecology*, 2009, 90, 2657– 2663.
- Huemmerich, K.F., Kinoshita, G., Gamon, J.A., Houston, S., Kwon, H., Oechel, W.C.** Tundra carbon balance under varying temperature and moisture regimes. *J Geophys Res: Biogeosciences*, 2010, 115, G00I02 doi:10.1029/2009JG001237, 2010
- Hugelius, G., Strauss, J., Zubrzyckiet , S. et al.** Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps. *Biogeosciences*, 2014, 11, 6573–6593. doi:10.5194/bg-11-6573-2014

- Immerzeel, W.W., Lutz, A.F., Andrade, M. et al.** Importance and vulnerability of the world's water towers. *Nature*, 2020, 577, 364–369. doi:10.1038/s41586-019-1822-y
- IPCC (2021).** *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*[Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. doi:10.1017/9781009157896
- Jassey, V.E.J., Chiapusio, G., Binet, P. et al.** Above and belowground linkages in Sphagnum peatland: climate warming affects plant–microbial interactions. *Glob Change Biol*, 2013, 19: 811–823 doi: 10.1111/gcb.12075.
- Johnson, C.N., Balmford, A., Brook, B.W., Buettel, J.C., Galetti, M., Guangchun, L., Wilmshurst, J.M.** Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 2017, 21, 356, 270-275. doi: 10.1126/science.aam9317
- Johnson, L., Shaver, G., Cades, D. et al.** Plant carbon–nutrient interactions control CO₂ exchange in Alaskan wet sedge tundra ecosystems. *Ecology*, 2000, 81, 453– 469 doi:10.2307/177439.
- Johnson, D., Vachon, J., Britton, A.J., Helliwell R.C.** Drought alters carbon fluxes in alpine snowbed ecosystems through contrasting impacts on graminoids and forbs. *New Phytol*, 2011, 190, 740-749. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03613.x
- Karhu, K., Auffret, M., Dungait, J. et al.** Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 2014, 513, 81–84. doi:10.1038/nature13604
- Keller, F., Goyette, S. and Beniston, M.** Sensitivity Analysis of Snow Cover to Climate Change Scenarios and Their Impact on Plant Habitats in Alpine Terrain. *Climatic Change*, 2005, 72, 299–319. doi:10.1007/s10584-005-5360-2
- Kennedy, A.D.** Simulated Climate-Change - are passive greenhouses a valid microcosm for testing the biological effects of environmental perturbations. *Glob Change Biol*, 1995, 1, 29–42. doi:10.1111/j.1365-2486.1995.tb00004.x
- Kirschbaum, M.U.F.** The temperature dependence of organic-matter decomposition – still a topic of debate. *Soil Biol Biochem*, 2006, 38, 2510–2518. doi:10.1016/j.soilbio.2006.01.030
- Klein, J. A., Harte, J. and Zhao, X.-Q.** Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. *Glob Change Biol*, 2005, 11, 1440–1451. DOI:10.1111/j.1365-2486.2005.00994.x
- Knapp, A.K., Ciais, P., and Smith, M.D.** Reconciling inconsistencies in precipitation–productivity relationships: implications for climate change. *New Phytol* 2017, 214, 41–47. doi:10.1111/nph.14381
- Körner, C.** (2003) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin. doi:10.1007/978-3-642-18970-8
- Körner, C., Paulsen, J. Spehn, E.M.** A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, 2011, 121, 73. doi 10.1007/s00035-011-0094-4 .
- Kullman, L.** Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *J Ecol*, 2002, 90, 68-77. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00630.x
- Kwon, M.J., Natali, S.M., Hicks Pries, C.E., Schuur, E.A.G., Steinhof, A., Crummer, K.G., Zimov, N., Zimov, S.A., Heimann, M., Kolle, O., Göckede, M.** Drainage enhances modern soil carbon contribution but reduces

old soil carbon contribution to ecosystem respiration in tundra ecosystems. *Glob Change Biol*, 2019, 25, 1315– 1325. Doi:10.1111/gcb.14578

Lee, H., Schuur, E.A.G., Inglett, K.S., Lavoie, M., Chanton, J.P. The rate of permafrost carbon release under aerobic and anaerobic conditions and its potential effects on climate. *Global Change Biology*, 2012, 18, 515– 527. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02519.x

Lal, P., Smith, P., Jungkunst, H.F. et al. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2018, 73, 145A-152A. doi:10.2489/jswc.73.6.145A

Landolt, E., Bäumler, B., Erhardt, A., Hegg Klözli, F., Lämmli, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer, K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J., Urmi, E., Vust, M., Wohlgemuth, T. (2010). Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen [in German: Ecological indicators and biological characteristics for the flora of Switzerland and the Alps]. Haupt Verlag.

Larsen, K.S., Ibrom, A., Beier, C., Jonasson, S., Michelsen, A. Ecosystem Respiration Depends Strongly on Photosynthesis in a Temperate Health. *Biogeochemistry*, 2007, 85, 201-213. doi:10.1007/s10533-007-9129-8.

Latenser, M., Schneebeli, M. Long-term snow climate trends of the Swiss Alps (1931-99). *Int J Climatol*, 2003, 23, 733-750. Doi: 10.1002/joc.912.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 2008, 320, 1768-71. doi:10.1126/science.1156831

Lewis, S.L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E.T.A., Laurance, W.F. Changing ecology of tropical forests: Evidence and drivers. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40: 529– 549. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345

Liu, H., Lin, L., Wang, H., Zhang, Z., Shangguan, Z., Feng, X., He, J.S. Simulating warmer and drier climate increases root production but decreases root decomposition in an alpine grassland on the Tibetan plateau. *Plant and Soil*, 2021, 458: 59-73. doi:10.1007/s11104-020-04551-y

Liu, J., Lu, Y., Hua, W., Last, R.L. A New Light on Photosystem II Maintenance in Oxygenic Photosynthesis *Front Plant Sci*, 2019, 10. doi:10.3389/fpls.2019.00975

Liu, H., Mi, Z., Lin, L. I., Wang, Y., Zhang, Z., Zhang, F., Wang, H., Liu, L., Zhu, B., Guangmin, C., Zhao, X., Sanders, N J., Classen, A.T., Reich, P.B., He, J.-S. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proc Nat Ac Sci*, 2018, 115, 4051-4056. doi: 10.1073/pnas.1700299114

López-Blanco, E., Lund, M., Williams, M., Tamstorf, M.P., Westergaard-Nielsen, A., Exbrayat, J.-F., Hansen, B.U., and Christensen, T.R. Exchange of CO₂ in Arctic tundra: impacts of meteorological variations and biological disturbance. *Biogeosciences*, 2017, 14, 4467–4483. doi:10.5194/bg-14-4467-2017.

Lu, M., Zhou, X., Yang, Q., Li, H., Luo, Y., Fang, C., Chen, J., Yang, X., Li, B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94, 726–738. doi:10.1890/12-0279.1

Luo, Y. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 2007, 38: 683-712. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095808

Mack, M.C., Schuur, E.A.G., Bret-Harte, M.S., Shaver, G.R., Chapin, F.S. III Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 2004, 431, 440– 443. doi:10.1038/nature02887.

Marion, G.M. (1996). Temperature enhancement experiments. In U. Molau, & P. Mølgaard (Eds.), ITEX manual (pp. 17– 22). Copenhagen, Denmark: Danish Polar Center.

- Marion, G.M., Henry, G.H.R., Freckman, D.W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M.H., Lévesque, E., Molau, U., Mølgaard, P., Parsons, A.N., Svoboda, J., Virginia, R.A.** Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 1997, 3(S1): 20-32. doi:10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x
- McGuire, A.D.,** Christensen, T R., Hayes, D., Heroult, A., Euskirchen, E., Kimball, J.S., Koven, C., Lafleur, P., Miller P.A., Oechel, W., Peylin, P., Williams, M., and Yiet, Y. An assessment of the carbon balance of arctic tundra: Comparisons among observations, process models, and atmospheric inversions, *Biogeosciences*, 2012, 9, 3185– 3204. doi:10.5194/bg-9-3185-2012.
- Mekonnen, Z.A., Riley, W.J., Berner, L.T. et al.** Arctic tundra shrubification: a review of mechanisms and impacts on ecosystem carbon balance. *Environ Res Lett*, 2021, 16, 053001. doi 10.1088/1748-9326/abf28b
- Molau, U. and Alatalo, J.M.** Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens, and vascular plants. *Ambio*, 1998, 27, 322-329.
- More, P.W., Hamlet, A.F., Clark, M.P. and Lettenmaier, D.P.** Declining mountain snowpack in western North America. *Bull Amer Meteor Soc*, 2005, 86, 39–49. doi: 10.1175/BAMS-86-1-39.
- Mountain Research Initiative EDW Working Group.** Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Clim Change*, 2015, 5, 424–430. doi:10.1038/nclimate2563
- Myeni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G. and Nemani, R.R.** Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 – 1991. *Nature*, 1997, 386, 698-702. doi:10.1038/386698a0
- Noormets, A., McNulty, S.G., DeForest, J.L., Sun, G., Li, Q. and Chen, J.** Drought during canopy development has lasting effect on annual carbon balance in a deciduous temperate forest. *New Phytol*, 2008, 179, 818-828. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02501.x
- Norby, R.J., Ledford, J., Reilly, C.D., Miller, N.E., O’Neill, E.G.** Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. *Proc Natl Acad Sci, USA* 2004, 101: 9689– 9693. doi:10.1073/pnas.0403491101
- Oberbauer, S.F., Tenhunen, J.D., Reynolds, J.F.** Environmental Effects on CO₂ Efflux from Water Track and Tussock Tundra in Arctic Alaska, U.S.A. *Arctic Alp Res*, 1991, 23, 162-169. doi:10.2307/1551380.
- Osterkamp, T.E.** Characteristics of the recent warming of permafrost in Alaska. *J Geophys Res*, 2007, 112, F02S02. doi:10.1029/2006JF000578
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S. et al.** Recent Plant Diversity Changes on Europe’s Mountain Summits. *Science*, 2012, 336, 353-355. doi:10.1126/science.1219033
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D. et al.** Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 2017, 355, eaai9214. doi: 10.1126/science.aai9214
- Rahmstorf, S. and Coumou, D.** Increase of extreme events in a warming world. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108, 17905-17909. doi:10.1073/pnas.1101766108
- Rantanen, M., Karpechko, A.Y., Lipponen, A. et al.** The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Commun Earth Environ* 2022, 3, 168. doi:10.1038/s43247-022-00498-3
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M.D., Seneviratne, S. I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D. C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., van der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., and Wattenbach, M.** Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500, 287–295, 2013. doi:10.1038/nature12350

- Reisigl, H. and Keller, R.** (1990). Fiori e ambienti delle Alpi. Arti Grafiche Saturnia.
- Reyer, C.P.O., Rammig, A., Brouwers, N., Langerwisch, F.** Forest resilience, tipping points and global change processes. *J Ecol*, 2015, 103, 1-4. doi:10.1111/1365-2745.12342
- Robinson, C.H., Wookey, P.A., Lee, J.A., Callaghan, T.V., Press, M.C.** Plant community responses to simulated environmental change at a high arctic polar semi-desert. *Ecology*, 1998, 79, 856-866. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0856:PCRTSE]2.0.CO;2
- Robroek, B.J.M., Albrecht, R.J.H., Hamard, A., Pulgarin, A., Bragazza, L., Buttler, A., Jassey, V.E.J.** Peatland vascular plant functional types affect dissolved organic matter chemistry. *Plant and Soil*, 2016, 407, 135-143. Doi: 10.1007/s11104-015-2710-3
- Ruiz-Vera, U.M., Siebers, M., Gray, S.B., Drag, D.W., Rosenthal, D.M., Kimball, B.A., Ort, D.R., Bernacchi, C.J.** Global warming can negate the expected CO₂ stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. *Plant Physiol*, 2013, 162, 410-23. doi:10.1104/pp.112.211938
- Saint-Elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A., Sobrino, E.** Changes in the high-mountain vegetation of the central iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Ann Bot*, 2003, 92, 273-280. doi:10.1093/aob/mcg130
- Saltmarsh, A., Mauchamp, A., Rambal, S.** Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 2006, 84, 191–198. doi: 10.1016/j.aquabot.2005.09.010
- Sarneel, J.M., Sundqvist, M.K., Molau, U., Björkman, M.P., Alatalo, J.M.** Decomposition rate and stabilization across six tundra vegetation types exposed to >20 years of warming. *Sci Total Environ*, 2020, 724, 138304. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.138304
- Sayer, E.J., Heard, M.S., Grant, H.K. et al.** Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *N Clim Change*, 2011, 1, 304–307. Doi: 10.1038/nclimate1190
- Schimel, J.P., Bilbrough, C., Welker, J., Welker, J.** Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two arctic tundra communities. *Soil Biol Biochem* 2004, 36, 217-227. doi:10.1016/j.soilbio.2003.09.008
- Schinner, F.** Litter decomposition, CO₂-release and enzyme activities in a snowbed and on a windswept ridge in an alpine environment. *Oecologia*, 1983, 59, 288-291.
- Schlesinger, W.H. and Lichter, J.** Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature*, 2001, 411, 466-9. doi:10.1038/35078060
- Schuur, E.A.G., Abbott, B.W., Commane, R. et al.** Permafrost and Climate Change: Carbon Cycle Feedbacks from the Warming Arctic. *Ann Rev Environ Res*, 2022, 47,343-371. doi: 10.1146/annurev-environ-012220-011847.
- Schuur, E., Vogel, J., Crummer, K. et al.** The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, 2009, 459, 556–559. doi:10.1038/nature08031
- Seastedt, T. R., Walker, M. D., Bryant, D. M.** (2001) Controls on decomposition processes in alpine tundra. Structure and function of an alpine ecosystem. In: Structure and Function of an Alpine Ecosystem: Niwot Ridge, Colorado (eds Bowman W.D., Seastedt T.R.), 222-236
- Seddon, A., Macias-Fauria, M., Long, P. et al.** Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature*, 2016, 531, 229–232. doi:10.1038/nature16986

- Schädel, C., Bader, M.-K.-F., Schuur, E.A.G., et al.** Potential carbon emissions dominated by carbon dioxide from thawed permafrost soils. *Nature Climate Change*, 2016, 6, 950. doi:10.1038/nclimate3054
- Shaver, G.R., Billings, W.D., Chapin III, F.S., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J., Oechel, W.C., Rastetter, EB.** Global change and the carbon balance of Arctic ecosystems. *Bioscience*, 1992, 42, 433-441.
- Shaver, G.R., Bret-Harte, M.S., Jones, M.H., Johnstone, J., Gough, L., Laundre, J., Chapin, F.S. III** Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*, 2001, 82, 3163–3181. Doi:10.1890/0012-9658(2001)082[3163:SCIWFT]2.0.CO;2
- Shaver, G.R., Canadell, J., Chapin, F.S. III, Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G. et al.** Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *Bioscience*, 2000, 50, 871–882
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., Siitonen, J.** Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *Forest Ecol Manag*, 2003, 172,339-353. doi:10.1016/S0378-1127(01)00811-8
- Sistla, S.A., Asao, S., Schimel, J.P.** Detecting microbial N-limitation in tussock tundra soil: Implications for Arctic soil organic carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55, 78–84. doi:10.1016/j.soilbio.2012.06.010
- Sjögersten, S., Van der Wal, R., Woodin, S.J.** Small-scale hydrological variation determines landscape CO₂ fluxes in the high Arctic. *Biogeochemistry*, 2006, 80, 205–216. doi 10.1007/s10533-006-9018-6
- Smith, M.D.** An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J Ecol*, 2011, 99, 656, 663. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x
- Sommer, C., Seehaus, T., Glazovsky, A., and Braun, M.H.** Brief communication: Increased glacier mass loss in the Russian High Arctic (2010–2017). *The Cryosphere*, 2022, 16, 35–42. doi:10.5194/tc-16-35-2022
- Steinger, T., Körner, C., Schmid, B.** Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia*, 1996, 105, 94-99.
- Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J.M., Oberbauer, S.F., Liston, G. et al.** Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *Bioscience*, 2005, 55, 17–26. Doi: 10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPHC]2.0.CO;2
- Tape, K. Sturm, M., Racine, C.** The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biol*, 2006, 12, 686-702. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x
- Tingley, M.P. and Huybers, P.** Recent temperature extremes at high northern latitudes unprecedented in the past 600 years. *Nature*, 2013, 496, 201-205. doi:10.1038/nature11969
- Tiwari, P., Bhattacharya, P., Rawat, G.S. et al.** Experimental warming increases ecosystem respiration by increasing above-ground respiration in alpine meadows of Western Himalaya. *Sci Rep* 2021, 11, 2640. doi:10.1038/s41598-021-82065-y
- van Gestel, N., Shi, Z., van Groenigen, K. et al.** Predicting soil carbon loss with warming. *Nature*, 2018, 554, E4–E5. doi:10.1038/nature25745
- van der Molen, M.K., Dolman, A.J., Ciais, P., Eglin, T., Gobron, N., Law, B.E. et al.** Drought and Ecosystem Carbon Cycling. *Agric. For. Meteorology* 2011., 151, 765–773. doi:10.1016/j.agrformet.2011.01.018
- Vicente-Serrano, S.M., Gouveia, C., Camarero, J.J., Beguería, S., Trigo, R., López-Moreno, J.I., Azorín-Molina, C., Pasho, E., Lorenzo-Lacruz, J., Revuelto, J., Morán-Tejeda, E. and Sanchez-Lorenzo, A.** Response

of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proc Natl Acad Sci*, 2012, 110, 52-57. doi:10.1073/pnas.1207068110

Virkkala, A.M., Virtanen, T., Lehtonen, A., Rinne, J., Luoto, M. The current state of CO₂ flux chamber studies in the Arctic tundra: a review. *Progress in Physical Geography, Earth and Environment*, 2018, 42, 162-184. doi: 10.1177/0309133317745784

Wallenstein M.D, McMahon, S.K., Schimel, J.P. Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils. *Glob Change Biol*, 2009, 15, 1631-1639. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01819.x

Walker, D.A. Hierarchical subdivision of Arctic tundra based on vegetation response to climate, parent material and topography. *Glob Change Biol*, 2000, 6, 19-34. doi:10.1046/j.1365-2486.2000.06010.x

Walker, D.A., Raynolds, M.K., Daniels, F.J.A., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W.A. et al. The circumpolar Arctic vegetation map. *J Veg Sci*, 2005, 16, 267–282. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x

Walker, M.D., Wahren, C.H., Hollister, R.D. et al. From the cover: plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006, 103:1342–1346. doi: 10.1073/pnas.050319810

Weintraub, M.N. and Schimel, J.P. Nitrogen cycling and the spread of shrubs control changes in the carbon balance of Arctic tundra ecosystems. *BioScience*, 2005, 55, 408– 415. doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0408:NCATSO]2.0.CO;2

Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Henry, G.H.R., O’Dea, K.W., Chimner, R.A. CO₂ exchange in three Canadian high arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Glob Change Biol*, 2004, 10, 1981–1995. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00857. x.

Winkler, A.J., Myneni, R.B., Alexandrov, G.A. et al. Earth system models underestimate carbon fixation by plants in the high latitudes. *Nat Commun*, 2019, 10, 885. doi:10.1038/s41467-019-08633-z

Yang, J., Gong, P., Fu, R. et al. The role of satellite remote sensing in climate change studies. *Nature Clim Change*, 2013, 3, 875–883. doi: 10.1038/nclimate1908

Yvon-Durocher, G., Caffrey, J., Cescatti, A. et al. Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature*, 2012, 487, 472–476. doi:10.1038/nature11205

Zhao, M. and Running, S.W. Drought-induced reduction in global terrestrial Net Primary Production from 2000 through 2009. *Science*, 2010, 329, 940-943. doi:10.1126/science.1192666

Zhao, J., Luo, T., Li, R., Wei, H., Li, X., Du, M., Tang, Y. Precipitation alters temperature effects on ecosystem respiration in Tibetan alpine meadows *Agric For Meteorol*, 2018, 252, 121-129. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.01.014

Zona, D. , Lafleur, P.M., Hufkens, K. et al. Pan-Arctic soil moisture control on tundra carbon sequestration and plant productivity. *Glob Change Biol*, 2022. doi:10.1111/gcb.16487

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media. doi: 10.1007/978-0-387-87458-6_5

Ringraziamenti:

Ringrazio il Prof. Alessandro Petraglia per avermi dato la possibilità di svolgere questo progetto di dottorato e per avermi coinvolto in innumerevoli avventure.

Ringrazio il Prof. Michele Carbognani per aver condiviso con me parte della sua esperienza e della sua creatività nel trovare sempre soluzioni che funzionano.

Ringrazio la Dr. T'ai Forte per avermi aiutato tutte le volte in cui ne ho avuto bisogno.

Ringrazio La Dr. Francesca Degola per la sua pazienza leggendaria!

Ringrazio i miei genitori per avermi insegnato ad amare la Natura.