



Ecophysiological and ecosystem processes in old-growth forests

Processi ecofisiologici ed ecosistemici nei boschi vetusti

Roberto Tognetti

Libera Università di Bolzano, Piazza Università - 39100, Bolzano, Italia. roberto.tognetti@unibz.it
Gruppo di Lavoro sui Boschi Vetusti (SISEF).

Abstract: Old-growth forests are highly relevant today for forest management, conservation, and climate change mitigation. They store large amounts of carbon, host specialized biodiversity, and sustain ecological processes that are absent or less evident in young or managed forests. Understanding how they function helps predict forest stability and their capacity to respond to drought, rising temperatures, and other environmental stresses. As trees age and increase in size, they face constraints that differ from those experienced by young or small plants. They must transport water over greater heights, maintain a larger living biomass, and support complex crowns. These factors can reduce growth and productivity at both the individual-tree and stand levels. At the individual level, growth decline may result from higher respiratory costs, hydraulic limitations, and reduced photosynthetic efficiency. At the stand level, it may be associated with lower nutrient availability and greater allocation of resources to non-woody components. However, it remains unclear to what extent these processes cause the observed decline in productivity. Age, size, genetics, environmental conditions, and climatic stresses interact in ways that are still poorly understood, limiting our ability to predict how old-growth forests will respond to global change.

Key words: growth; resource; aging; productivity; ecophysiology.

Citation: Tognetti, R. (2026). Processi ecofisiologici ed ecosistemici nei boschi vetusti. *L'Italia Forestale e Montana*, 81(2s), 222–240. <https://dx.doi.org/10.36253/ifm-1206>

Received: 29/01/2026 **Revised version:** 15/06/2026 **Published online:** 25/09/2026

1. IL DECLINO DELLA CRESCITA NELLE FORESTE VETUSTE

La biomassa legnosa forestale rappresenta un importante serbatoio di carbonio a livello globale, per cui è fondamentale comprenderne le dinamiche di accumulo nei popolamenti. Le foreste mostrano un'enorme varietà di caratteristiche, dalla ricchezza di specie alle quantità

di carbonio che immagazzinano (Liang et al., 2022). Alcune proprietà possono essere generalizzate in base alle condizioni ambientali, ma quasi nessuna risulta uniforme nella grande diversità degli ecosistemi forestali. Una caratteristica che sembra invece universale è il marcato calo dei tassi di accrescimento nelle foreste più vecchie (Bukoski et al., 2022), un fenomeno che di solito inizia quando la chioma ha rag-

giunto il suo pieno sviluppo. È comunemente accettato, infatti, che il tasso di accumulo della biomassa a livello di popolamento raggiunga il suo massimo nelle prime fasi di sviluppo, di solito in corrispondenza della chiusura della canopea o del picco dell'area fogliare, per poi diminuire successivamente (Ryan et al., 1997). Questo declino legato all'età degli alberi, che può superare il 30% rispetto ai valori massimi osservati nelle foreste giovani (Binkley, 2023), è stato osservato in diversi studi empirici e può ridurre la capacità delle foreste di funzionare come pozzi di carbonio (e.g., Hurtt et al., 2002). Al momento, non esiste ancora una spiegazione che chiarisca esaurientemente questa universale riduzione della crescita nelle foreste mature.

Le foreste vetuste rimuovono CO_2 dall'atmosfera a tassi che dipendono dal clima e dalle deposizioni azotate. Il carbonio assorbito viene immagazzinato nei tessuti legnosi vivi e nella materia organica in lenta decomposizione presente nella lettiera e nel suolo. L'accumulo di biomassa di un popolamento è il risultato netto della produzione e della mortalità. Pertanto, il declino dell'accumulo di biomassa legato all'età può essere attribuito a una riduzione della produzione, a un aumento della mortalità, oppure a entrambi questi fattori. Kira e Shidei (1967) sono stati i primi a elaborare una teoria secondo cui la produttività primaria netta (NPP) delle foreste diminuisce con l'età perché la respirazione autotrofa aumenta in risposta all'accumulo di biomassa legnosa, mentre la produttività primaria lorda (GPP) rimane pressoché costante. Analogamente, Odum (1969) ha proposto che la respirazione dell'ecosistema (somma della respirazione autotrofa e di quella eterotrofa) aumenti con l'età fino a eguagliare la GPP, portando il bilancio netto di carbonio dell'ecosistema a valori prossimi allo zero in uno stato stazionario dinamico (Figura 1). L'assunto di base, simile

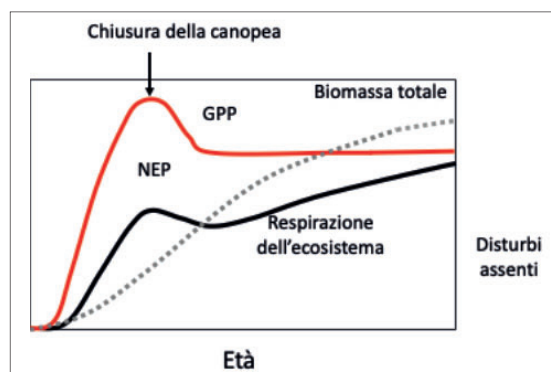


Figura 1 - Teoria convenzionale della successione ecosistemica (adattato da Odum, 1969). Secondo l'ipotesi tradizionale, le foreste giovani sequestrano più carbonio rispetto ai popolamenti maturi e vetusti, in quanto caratterizzate da elevata produzione legnosa e rapido accumulo di biomassa. Con l'avanzare della successione, l'aumento della respirazione dell'ecosistema tenderebbe progressivamente a compensare la produzione primaria lorda, portando le foreste di vecchia crescita verso una condizione prossima alla neutralità del carbonio, in cui *produzione e respirazione risultano approssimativamente in equilibrio*. La GPP (*Gross Primary Production*, produzione primaria lorda) è rappresentata dalla linea rossa; la respirazione dell'ecosistema dalla linea nera; la NEP (*Net Ecosystem Production*, produzione netta dell'ecosistema) corrisponde all'area compresa tra GPP e respirazione dell'ecosistema.

in entrambe le teorie, è che la differenza tra assorbimento e rilascio di carbonio diminuisca con l'età principalmente a causa dell'aumento delle perdite respiratorie. L'idea della neutralità carbonica è stata utilizzata per giustificare interventi di gestione forestale finalizzati al ringiovanimento delle foreste vetuste attraverso il prelievo di legname. Più recentemente, in contrapposizione alla visione tradizionale che le considera in equilibrio, è stato proposto che le foreste vetuste possano continuare ad accumulare carbonio (Luyssaert et al., 2008). Tuttavia, gran parte di questo carbonio, incluso quello nel suolo, ritorna in atmosfera in seguito agli effetti dei disturbi (Figura 2). L'intensificazione dei disturbi può ridurre o annullare l'efficacia delle strategie di gestione orientate

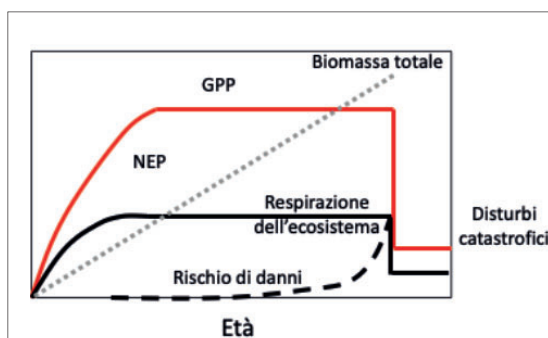


Figura 2 - Teoria alternativa del bilancio del carbonio nelle foreste vetuste (adattato da Luyssaert et al., 2008). Secondo questa interpretazione, lo stoccaggio del carbonio può continuare ad aumentare con l'età della foresta, grazie alla crescente complessità strutturale, funzionale e biotica dell'ecosistema. Le foreste mature e vetuste non sono quindi necessariamente sistemi neutrali rispetto al carbonio, ma possono mantenere un bilancio positivo, accumulando carbonio nella biomassa viva, nel legno morto, nella lettiera e nel suolo. Una quota rilevante di questo carbonio può tuttavia essere rilasciata in atmosfera qualora il popolamento venga interessato da disturbi naturali o antropici. In questa prospettiva, il declino funzionale delle foreste vetuste non dipende dall'età in sé, ma dall'aumento della probabilità di danni associati a siccità, incendi, tempeste, attacchi biotici e altri disturbi ambientali. La GPP (*Gross Primary Production*, produzione primaria lorda) è rappresentata dalla linea rossa; la respirazione dell'ecosistema dalla linea nera; la NEP (*Net Ecosystem Production*, produzione netta dell'ecosistema) corrisponde all'area compresa tra GPP e respirazione dell'ecosistema.

ad accrescere il ruolo delle foreste come serbatoio di carbonio (Patacca et al., 2023). Zhou et al. (2006) hanno evidenziato che il ciclo del carbonio nei comparti ipogei delle foreste vetuste cambia in risposta ai disturbi ambientali, mettendo in discussione il tradizionale concetto di equilibrio del bilancio del carbonio negli ecosistemi forestali e sottolineando la necessità di un quadro concettuale che consideri la complessità dei processi epigei e ipogei.

Il declino dell'NPP legato all'età degli alberi è stato ampiamente osservato e studiato

(Ryan et al., 1997) ed è risultato, in alcuni casi, il principale responsabile della diminuzione del tasso di accumulo della biomassa nei popolamenti forestali. Poiché in questi studi la produzione degli alberi sopravvissuti nelle foreste vetuste risultava generalmente molto inferiore rispetto a quella dei popolamenti giovani, Ryan et al. (1997) conclusero che i bassi tassi di crescita netta nelle foreste vetuste deriverebbero dal calo di crescita degli alberi sopravvissuti, non dall'elevata mortalità. Studi di lungo periodo su diverse foreste vetuste hanno, tuttavia, mostrato che la mortalità può essere pari o superiore alla produzione degli alberi sopravvissuti, con conseguente accumulo di biomassa prossimo allo zero o negativo (e.g., DeBell & Franklin, 1987). In alcune foreste vetuste di conifere, ad esempio, è emerso che la mortalità può essere anche il fattore principale del diminuito accumulo di biomassa (Acker et al., 2002). L'importanza relativa della produttività e della mortalità degli alberi nel determinare il declino dell'accumulo di biomassa con l'età non è ancora chiara, e i meccanismi responsabili di questo fenomeno rimangono incerti.

Sono state sviluppate numerose ipotesi per spiegare questo fenomeno come risultato di vincoli fisiologici legati all'età o alla dimensione, che conducono a una riduzione della crescita degli alberi, tra cui:

1. uno squilibrio tra fotosintesi e respirazione;
2. un aumento delle limitazioni nutrizionali;
3. una maggiore resistenza idraulica del sistema conduttore;
4. una minore allocazione della biomassa al fusto.

Inoltre, Ryan et al. (1997) e Bond (2000) hanno suggerito che modificazioni genetiche associate ai meristemi più vecchi possano limitare la crescita degli alberi con l'avanzare dell'età, anche se ciò non trova ancora conferme sperimentali. Un'interpretazione alternativa considera il declino dell'NPP con l'età

come una proprietà intrinseca alla dinamica di popolamento, legata ai cambiamenti della struttura. Binkley (2004) ha proposto che, in prossimità della chiusura delle chiome, la crescente dominanza degli alberi più grandi comporti una diminuzione dell'efficienza d'uso delle risorse da parte degli alberi subordinati, a causa dell'intensificarsi della competizione, con conseguente riduzione della crescita complessiva del popolamento. Nelle fasi successive di sviluppo, secondo questa ipotesi, il declino del popolamento sarebbe dovuto all'incapacità degli alberi più grandi e vecchi di mantenere la crescita, nonostante la loro dominanza sull'uso delle risorse. Verificare queste ipotesi è difficile perché i dati di crescita di lungo periodo delle foreste vetuste sono rari. Di conseguenza, la maggior parte degli studi che affrontano ipotesi legate alla struttura del popolamento può verificare solo alcuni aspetti.

Una distinzione cruciale riguarda la scala alla quale viene valutata la crescita. Il declino della produttività nei popolamenti forestali maturi e vetusti non implica necessariamente una riduzione della capacità di accrescimento dei singoli alberi di grandi dimensioni. Al contrario, evidenze recenti indicano che, per molte specie, il tasso assoluto di incremento in massa continua ad aumentare con la dimensione dell'albero, anche in individui molto grandi e longevi (Stephenson et al., 2014; Begović et al., 2023). Ne consegue che gli alberi vetusti non devono essere interpretati semplicemente come serbatoi passivi di carbonio in fase di senescenza, ma come componenti strutturali ancora attivamente coinvolte nella fissazione di quantità rilevanti di carbonio atmosferico, spesso superiori a quelle accumulate annualmente da alberi più piccoli (Lutz et al., 2018). L'apparente contraddizione tra elevato accrescimento individuale dei grandi alberi e minore produttività netta del popolamento deriva dal fatto che i processi ecofisiologici non si

esprimono nello stesso modo alle diverse scale di organizzazione. A scala di singolo albero, l'aumento della superficie fogliare totale, del volume del fusto e della capacità complessiva di intercettare risorse può compensare il declino della produttività per unità di superficie fogliare. A scala di popolamento, invece, la produttività netta può diminuire per effetto di mortalità episodica o cronica, riduzione della densità degli individui, maggiore eterogeneità strutturale, aumento della quota di biomassa non fotosintetica e diversa allocazione delle risorse tra crescita, mantenimento, riproduzione e difesa. In questo quadro, la mortalità degli alberi grandi e dominanti assume un ruolo centrale nella dinamica del carbonio delle foreste vetuste. Sebbene Ryan et al. (1997) abbiano suggerito che la mortalità non si verifichi con una frequenza tale da ridurre sistematicamente la produttività delle foreste vetuste, la perdita di biomassa associata alla morte di pochi individui di grandi dimensioni può incidere in modo sproporzionato sul bilancio complessivo del popolamento. Tale perdita non è necessariamente compensata dall'accrescimento degli alberi più piccoli, che dispongono di minore superficie assimilante, minore volume legnoso incrementabile e spesso occupano posizioni subordinate nella struttura verticale del bosco. Di conseguenza, come proposto da Berger et al. (2004), la dinamica delle foreste vetuste può essere dominata non tanto da un progressivo esaurimento della capacità fisiologica degli alberi superstiti, quanto dal bilancio tra l'elevato accumulo di carbonio nei grandi individui vivi e la perdita discreta, ma rilevante, di biomassa dovuta alla loro mortalità. Il cosiddetto paradosso della crescita nelle foreste vetuste si risolve quindi separando nettamente l'accrescimento individuale dalla produttività del popolamento. Un grande albero può continuare ad accumulare molto carbonio, mentre il popolamento nel suo insieme può mostra-

re una minore produttività netta a causa della ridotta densità degli individui, della maggiore mortalità dei dominanti, della complessità strutturale e della riallocazione delle risorse verso tessuti di sostegno e funzioni di mantenimento. In questa prospettiva, il declino della biomassa epigea a livello di popolamento potrebbe dipendere principalmente dalla mortalità degli alberi grandi e dominanti, più che da una riduzione generalizzata della NPP attribuibile alla fisiologia degli individui, alla loro capacità di crescita o alla sola struttura del popolamento (Xu et al., 2012).

L'osservazione che l'accumulo di carbonio continuerebbe ad aumentare con l'incremento della dimensione e dell'età degli alberi, piuttosto che diminuire con la maturazione, è però in contrasto con altre evidenze secondo cui la dimensione dell'albero spiega le variazioni, apparentemente legate all'età, dei tassi di accrescimento in altezza e di assimilazione netta (Mencuccini et al., 2005). Le discrepanze possono inoltre derivare dagli aspetti metodologici legati all'adattamento delle curve di crescita (Paine et al., 2012). La crescita degli alberi prosegue per molti anni attraverso un incremento continuo sia del diametro sia dell'altezza, sebbene non sia chiaro se gli alberi maturi seguano traiettorie diametro-altezza lineari o curvilinee in relazione agli effetti della competizione con gli alberi vicini (Henry & Aarssen, 1999). Inoltre, la relazione allometrica tra il diametro del fusto a petto d'uomo e l'altezza dell'albero non sempre rappresenta in modo accurato il modello di crescita della massa del fusto (Sillett et al., 2010). I meccanismi che regolano l'altezza massima che gli alberi sono in grado di raggiungere coinvolgono sia sfide biomeccaniche sia fisiologiche (Larjavaara, 2014). È stata, infatti, osservata una riduzione della capacità di produrre fotoassimilati negli alberi maturi (Bond, 2000; Kenzo et al., 2006), così come l'emergere di vincoli meccanici alla

crescita (Meng et al., 2006; Feldpausch et al., 2011). La componente idrostatica del potenziale idrico, che diminuisce dal suolo verso le foglie situate nelle porzioni superiori e distali della chioma degli alberi alti (Figura 3), può ridurre l'efficienza fotosintetica, gli scambi gassosi e l'assimilazione del carbonio (Murty et al., 1996; Koch et al., 2004; Woodruff et al., 2004; Ryan et al., 2006; Ambrose et al.,

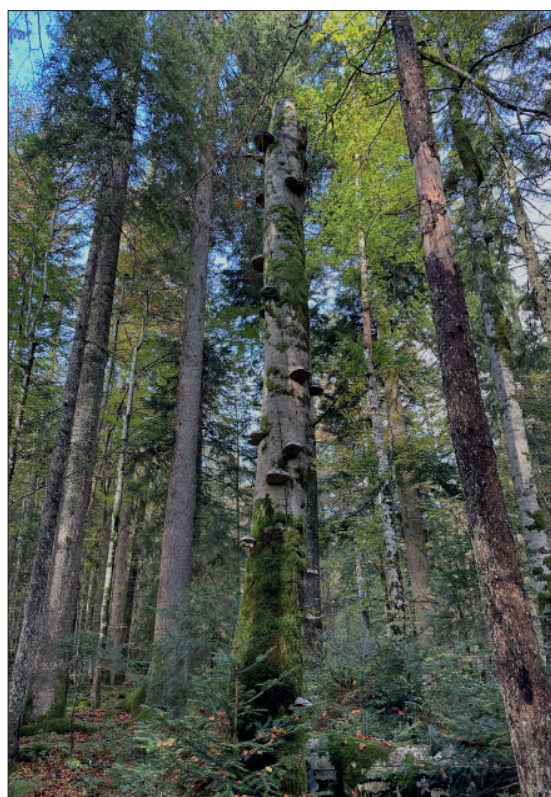


Figura 3 - Foresta di Lom, Bosnia ed Erzegovina (foto R. Tognetti). La foresta di Lom presenta caratteristiche strutturali tipiche dei boschi vetusti, tra cui marcata pluristratificazione verticale, presenza di alberi di grande diametro, elevata eterogeneità spaziale con alternanza, su ampie superfici, di fasi ottimali, stramature e di crollo, e abbondante legno morto, sia in piedi sia a terra. La componente arborea è dominata dal faggio (*Fagus sylvatica* L.), mentre tra le conifere prevale l'abete bianco (*Abies alba* Mill.) rispetto all'abete rosso (*Picea abies* (L.) Karst.). L'acero di monte (*Acer pseudo-platanus* L.) è presente in misura subordinata (Motta et al., 2024).

2010; Givnish et al., 2014). Tali effetti possono essere parzialmente compensati da adattamenti nel rapporto tra area fogliare e superficie del legno conduttore (McDowell et al., 2002). Tuttavia, questa relazione di tipo idraulico non è confermata (Barnard & Ryan, 2003; Ryan et al., 2004), e si è ipotizzato un possibile effetto dell'età dell'albero sulla crescita in altezza, sulla disponibilità di nutrienti e sul metabolismo del carbonio (Day et al., 2001; Mencuccini et al., 2005; Bond et al., 2007). Gli alberi più alti sono spesso anche i più vecchi e, di conseguenza, i tassi di assimilazione più bassi potrebbero essere ricondotti all'età dell'albero (Yoder et al., 1994; Gower et al., 1996; Bond, 2000; Day et al., 2001, 2002; Binkley et al., 2002). Tuttavia, i meristemi di rami prelevati da alberi maturi sono in grado di riprendere normalmente la crescita longitudinale se innestati su piante giovani (Mencuccini et al., 2005; Bond et al., 2007; Mencuccini et al., 2007; Petit et al., 2011). Inoltre, il declino della crescita con l'età può risultare reversibile quando gli alberi maturi vengono liberati dalla competizione attraverso interventi di diradamento (Martínez-Vilalta et al., 2007).

Mentre la crescita radiale non si arresta mai nel corso dell'intero ciclo di vita dell'albero, l'altezza può raggiungere un valore massimo, caratteristico di ciascuna specie arborea (Ryan & Yoder, 1997; Midgley, 2003; Koch et al., 2004). Poiché le caratteristiche di vetustà emergono man mano che gli alberi si avvicinano all'altezza massima, è difficile separare gli effetti dell'età da quelli della dimensione (Bond, 2000). Il dibattito sui fattori che determinano la riduzione dell'incremento in altezza con l'avanzare dell'età degli alberi ha importanti implicazioni pratiche, in quanto è strettamente connesso all'allometria degli alberi e alla dendrometria forestale (Marziliano et al., 2019). Nonostante le numerose ipotesi formulate per spiegare l'arresto dell'incremento in al-

tezza con l'avanzare dell'età negli alberi grandi e di elevata statura (per limitazioni idrauliche, perturbazioni meccaniche, vincoli termici), sono necessarie ulteriori ricerche per chiarire le regole allometriche a livello di singola specie ed esplorare i collegamenti meccanicistici tra la fisiologia degli alberi e il cambiamento climatico.

Il declino della crescita legato all'età può essere interpretato in termini di spazio teorico di crescita del volume effettivamente occupato dagli alberi, oppure di cambiamenti strutturali che modificano l'equilibrio tra tessuti fotosintetici e tessuti respiratori. Concettualmente, la crescita dipende dal tasso di utilizzo delle risorse da parte degli alberi (e.g., litri di acqua per anno), dall'efficienza di crescita per unità di risorsa utilizzata (e.g., grammi di biomassa prodotti per litro d'acqua), e dal modo in cui il carbonio fissato attraverso la fotosintesi viene ripartito tra tessuti e processi (e.g., biomassa allocata a radici o fusti, oppure persa per respirazione) (Binkley, 2021). Il declino della crescita può quindi derivare da una riduzione nell'uso delle risorse (come una minore intercettazione della luce o un ridotto assorbimento dei nutrienti), da una diminuzione dell'efficienza nell'utilizzo delle risorse (minore assimilazione di carbonio per unità di risorsa), oppure da uno spostamento nella ripartizione del carbonio verso la respirazione di mantenimento o verso flussi di carbonio diretti all'apparato radicale.

Nel presente contributo si analizzano le principali ipotesi ecofisiologiche proposte per interpretare il declino della crescita nei popolamenti forestali maturi e vetusti, distinguendo i meccanismi che operano a scala di singolo albero, di popolamento e di ecosistema. Particolare attenzione è rivolta ai processi che regolano l'acquisizione e l'allocazione del carbonio, le relazioni idriche, la disponibilità di nutrienti, la competizione intra- e interspecifica, la

struttura del soprassuolo e le interazioni tra produttività, senescenza e disturbo. L'obiettivo è fornire una sintesi critica e accessibile dello stato attuale delle conoscenze, evidenziandone le implicazioni per la conservazione, il monitoraggio e la gestione dei boschi vetusti in un contesto di cambiamento climatico e crescente pressione antropica.

2. ACQUISIZIONE DELLE RISORSE

La radiazione incidente su una foresta resta relativamente costante durante lo sviluppo del popolamento, ma cambia il modo in cui la copertura intercetta la luce. L'intercettazione luminosa dipende dalla quantità di area fogliare e dalla sua disposizione nello spazio. Diversi studi riportano una diminuzione dell'indice di area fogliare (LAI) con l'età, anche se l'andamento non è universale. Tuttavia, la riduzione dell'intercettazione luminosa è probabilmente inferiore alla diminuzione del LAI, perché una minore densità fogliare riduce anche l'auto-ombreggiamento.

La diminuzione del LAI può derivare da più cause: maggiore separazione tra chiome negli alberi alti, oscillazione dei rami, collisioni tra chiome adiacenti e minore disponibilità di nutrienti nei popolamenti maturi (Meng et al., 2006). Anche una riduzione del LAI di circa un terzo comporterebbe probabilmente una diminuzione dell'intercettazione luminosa solo del 10-20%, a causa della minore competizione tra strati fogliari (Binkley, 2023). La sola riduzione dell'area fogliare appare quindi insufficiente a spiegare il declino dell'accrescimento del fusto nelle foreste mature e vetuste.

Un secondo fattore è l'acqua. Negli alberi molto alti, il trasporto idrico avviene su distanze maggiori, con aumento della resistenza idraulica e degli effetti gravitazionali. Ne possono derivare potenziali idrici più negati-

vi nelle parti alte della chioma, con effetti su espansione fogliare, traspirazione e fotosintesi (Koch et al., 2004). Secondo l'ipotesi della limitazione idraulica, gli alberi più vecchi e alti dovrebbero quindi essere più sensibili al deficit di pressione di vapore atmosferico e alla siccità (Hubbard et al., 1999).

Questa risposta non è però uniforme. Gli alberi possono compensare parzialmente tali vincoli modificando struttura dello xilema, biomassa delle radici fini e rapporto tra area fogliare e area del legno conduttore (Fernández-de-Uña et al., 2023). Inoltre, specie e ambienti diversi mostrano strategie idrauliche differenti; nei grandi alberi di habitat umidi, ad esempio, l'elevata efficienza xilematica può associarsi a minore sicurezza idraulica, condotti più ampi e legno meno denso (Liu et al., 2025).

Se i bassi potenziali idrici fossero la causa principale del declino della crescita, ci si attenderebbe una riduzione dell'uso dell'acqua nelle foreste vetuste e un aumento dell'acqua residua nel suolo e del deflusso. Le evidenze non confermano pienamente questa previsione. Le limitazioni idrauliche alla fotosintesi sono frequenti, ma non è chiaro se riducano assimilazione e uso dell'acqua abbastanza da spiegare il declino dell'accrescimento (Ryan et al., 2006). Alcuni studi indicano anzi che le foreste giovani possono essere meno efficienti nell'uso dell'acqua e più sensibili alla siccità rispetto a foreste mature o vetuste (Farinacci et al., 2024).

Anche i nutrienti possono contribuire al declino della produttività, ma le evidenze sono contrastanti. Alcuni studi riportano diminuzioni con l'età della foresta, altri non rilevano tendenze chiare o osservano aumenti (Ryan et al., 1997; Binkley & Fisher, 2020). Le foreste mature possono rispondere alla fertilizzazione, ma anche popolamenti fertilizzati continuano spesso a mostrare una riduzione dell'accresci-

mento del fusto nel tempo (Stape et al., 2010). L'apporto di nutrienti rimane quindi importante per la crescita forestale, ma non sembra spiegare in modo generale il declino dell'accrescimento con l'età (Ryan et al., 2004).

Nel complesso, luce, acqua e nutrienti influenzano la crescita, ma le variazioni nel loro uso totale non bastano a spiegare il declino della produttività nelle foreste mature e vetuste. Il problema sembra quindi spostarsi dall'acquisizione delle risorse alla loro conversione in biomassa legnosa.

3. EFFICIENZA DI CONVERSIONE DELLE RISORSE

Poiché le variazioni nell'acquisizione totale delle risorse non spiegano pienamente il declino dell'accrescimento, l'attenzione si sposta sull'efficienza con cui luce, acqua e nutrienti vengono convertiti in crescita legnosa. Alberi e popolamenti possono differire fortemente nell'accrescimento del fusto per unità di risorsa utilizzata. In generale, tassi più elevati di uso delle risorse a livello di popolamento tendono ad associarsi a efficienze d'uso costanti o crescenti (Binkley, 2011), ma questo schema può cambiare con l'età e con la struttura del popolamento.

Alcuni studi indicano una diminuzione dell'efficienza della crescita del fusto con l'età, sia nei singoli alberi sia nei popolamenti. Le evidenze disponibili, pur limitate, mostrano riduzioni sostanziali in diversi tipi forestali, comparabili alle differenze osservate tra suoli o specie (Binkley, 2023). Questa diminuzione dell'efficienza appare più coerente delle sole variazioni nell'uso totale delle risorse e suggerisce cambiamenti legati a regolazione della crescita, struttura della chioma, funzionalità idraulica e bilancio del carbonio.

La riduzione dell'efficienza consente anche di collegare scala individuale e scala di popolamen-

to. Il declino della produttività non implica che tutti gli alberi riducano la crescita nello stesso modo. Gli alberi dominanti possono mantenere elevati tassi assoluti di accrescimento, ma convertire una quota minore delle risorse acquisite in nuovo fusto. Gli alberi subordinati possono invece subire una riduzione più marcata dell'accesso a luce, acqua o nutrienti, contribuendo al calo della crescita media del popolamento.

La struttura del popolamento diventa quindi centrale. In foreste complesse, come quelle vetuste, la produttività dipende non solo dalla quantità complessiva di risorse disponibili, ma anche dalla loro distribuzione tra individui dominanti, codominanti e subordinati. L'uniformità dimensionale può influenzare la crescita nelle piantagioni monoclinali o nei popolamenti monospecifici, ma non sempre nei popolamenti multispecifici (Torresan et al., 2020; Forrester, 2021). Gli individui più grandi possono intercettare una quota crescente delle risorse, mentre la riduzione dell'accrescimento può concentrarsi negli alberi più piccoli (Sillett et al., 2021).

Nel complesso, le foreste più vecchie sembrano mantenere elevati livelli di uso delle risorse, mentre l'accrescimento del fusto diminuisce. Il nodo principale non è quindi necessariamente una minore acquisizione di luce, acqua o nutrienti, ma una minore efficienza nella loro conversione in biomassa legnosa.

4. RIPARTIZIONE DELLE RISORSE

Il declino dell'accrescimento nelle foreste mature è stato spesso interpretato attraverso la ripartizione del carbonio tra respirazione, crescita del fusto, radici, chioma e altri comparti. Una spiegazione classica attribuiva la riduzione della crescita all'aumento dei costi respiratori: alberi più grandi avrebbero più massa da mantenere e destinerebbero quindi una quota

crescente dei fotoassimilati alla respirazione, lasciando meno carbonio disponibile per l'accrescimento del fusto (Ryan et al., 1997).

Le evidenze non supportano pienamente questa ipotesi. La diminuzione della NPP sembra derivare soprattutto dalla riduzione della GPP, mentre il rapporto NPP/GPP rimane relativamente costante con l'età (Tang et al., 2014). La respirazione autotrofa segue quindi le variazioni della GPP, ma non aumenta abbastanza da spiegare da sola il declino della crescita. Inoltre, una parte rilevante della respirazione è associata ai processi di crescita; se la crescita diminuisce, anche questa componente tende a ridursi. Poiché gran parte del legno accumulato non è costituita da cellule viventi, le foreste vetuste non presentano necessariamente una massa molto superiore di tessuti metabolicamente attivi, soprattutto quando l'area fogliare diminuisce.

Anche la ripartizione del carbonio verso i comparti ipogei non fornisce una spiegazione univoca. I pochi studi disponibili indicano che il flusso di carbonio verso il suolo tende spesso a diminuire insieme alla crescita epigea del fusto, sebbene questa tendenza non sia universale (Drake et al., 2011). Il declino della crescita non può quindi essere interpretato semplicemente come uno spostamento generalizzato del carbonio dal fusto alle radici o al suolo.

La ripartizione delle risorse va però considerata insieme alla struttura del popolamento. Una riduzione dell'area fogliare complessiva può accompagnarsi a un aumento dell'area fogliare negli alberi più grandi, compensando solo in parte la perdita di foglie negli individui subordinati. Analogamente, acqua e nutrienti possono essere intercettati in misura crescente dagli alberi dominanti, con effetti negativi sulla crescita degli alberi più piccoli.

Gli eventi estremi mostrano che la ripartizione può cambiare rapidamente in risposta a stress idraulici. In grandi individui vetusti

di abete rosso, la siccità del 2018 in Europa centrale ha causato rapidi cali della pressione xilematica fino alla perdita completa della conduttanza idraulica (Arend et al., 2021). Nel faggio, lo xilema embolizzato non ha recuperato completamente la funzionalità nella stagione successiva, ma la disfunzione idraulica è stata compensata da una marcata riduzione dell'area fogliare (Arend et al., 2022). Questi casi indicano che gli alberi possono modificare la ripartizione tra chioma, fusto e apparati conduttori per mitigare stress estremi, con possibili conseguenze sull'accrescimento.

La ripartizione delle risorse contribuisce quindi al declino dell'accrescimento, ma non attraverso un solo meccanismo dominante. Non basta invocare maggiore respirazione, maggiore allocazione alle radici o minore area fogliare. La risposta dipende dall'interazione tra disponibilità di risorse, vincoli idraulici, struttura del popolamento, classe dimensionale e strategie specie-specifiche.

5. VINCOLI MULTIPLI ALLA CRESCITA OLTRE L'ASSIMILAZIONE DEL CARBONIO

Le sezioni precedenti indicano che il declino dell'accrescimento non può essere spiegato solo da una minore disponibilità di risorse o da una diversa allocazione del carbonio. Occorre quindi considerare la crescita come processo regolato da vincoli multipli, non come semplice risultato dell'assimilazione fotosintetica.

Molte interpretazioni del declino della produttività partono dall'idea che la crescita dipenda direttamente dalla quantità di carbonio prodotti attraverso la fotosintesi. Tuttavia, crescita e assimilazione del carbonio non sono sempre sincrone. Questo disaccoppiamento sembra aumentare con la variabilità interannuale del VPD, suggerendo che i modelli climatici possano sovrastimare lo stoccaggio

di carbonio forestale nel lungo periodo (Rao et al., 2026). Inoltre, gli alberi possono non massimizzare l'assimilazione, ma ridistribuire carbonio verso radici, suolo o altri comparti quando acqua o nutrienti limitano l'uso del carbonio disponibile (Prescott et al., 2021).

Se la crescita non è sempre direttamente limitata dalla disponibilità di carboidrati, le inferenze basate solo su GPP, NPP o respirazione sono incomplete. Il declino dell'accrescimento può dipendere anche dalla capacità dei meristemi di utilizzare il carbonio, dalla disponibilità di acqua per l'espansione cellulare, dai vincoli idraulici, dallo stato nutrizionale e da segnali regolativi legati allo sviluppo e alla fitness.

In questo quadro, le limitazioni idrauliche non agiscono solo attraverso la fotosintesi. Yoder et al. (1994) hanno ipotizzato che le differenze nelle prestazioni fotosintetiche tra alberi giovani e maturi dipendano dall'aumento della resistenza idraulica negli alberi più alti. Tuttavia, la longevità dipende anche dalla capacità di compensare questi vincoli. Nelle Pinaceae, diverse morfologie dei rami possono ridurre gli effetti dello stress idrico e mantenere l'acquisizione di carboidrati: alcune specie riducono la lunghezza media del percorso verso la foglia terminale, come in *Pseudotsuga*, mentre altre riducono il numero medio di restringimenti nodali, come in *Abies* (Kennedy et al., 2010).

La crescita va quindi interpretata come il risultato di compromessi tra acquisizione di risorse, sicurezza idraulica, esposizione della chioma, stabilità meccanica, sopravvivenza e riproduzione. La selezione naturale non favorisce necessariamente la massima crescita, ma la capacità di sopravvivere, riprodursi e mantenere una posizione competitiva. In popolamenti maturi, gli alberi dominanti potrebbero non trarre vantaggio dal massimizzare ulteriormente la propria dimensione; una volta raggiunta la dominanza, la fitness può dipendere soprattutto da mantenimento della posizione,

resistenza ai disturbi e longevità. Per gli alberi soppressi, la strategia più vantaggiosa può essere la sopravvivenza prolungata in attesa di aperture nella copertura, più che una crescita rapida (Binkley, 2023).

Questa prospettiva è rilevante anche per il rapporto tra crescita, longevità e accumulo di carbonio. Brien et al. (2020) hanno evidenziato che l'aumento dei tassi di crescita può ridurre la longevità degli alberi. Di conseguenza, incrementi recenti degli stock di carbonio forestale potrebbero essere transitori se una maggiore mortalità neutralizzasse nel tempo il carbonio accumulato. Le osservazioni di elevata mortalità dopo eventi climatici estremi rafforzano questa possibilità, anche se mancano ancora dati sufficienti per stabilire se si tratti di una tendenza generalizzata. Hartmann et al. (2022) hanno comunque documentato episodi improvvisi e inattesi di aumento della mortalità in ecosistemi forestali considerati tolleranti o poco esposti al rischio.

Nel complesso, lo scenario più coerente è quello di una progressiva riduzione dell'efficienza nell'uso delle risorse. Le foreste mature e vetuste continuano ad acquisire luce, acqua e nutrienti, ma convertono una quota minore di queste risorse in nuovo accrescimento del fusto. Tale riduzione sembra legata a vincoli idraulici, cambiamenti nell'allocazione del carbonio, struttura gerarchica del popolamento, mortalità differenziale e strategie di fitness non orientate alla massima crescita. Il declino della produttività non rappresenta quindi una semplice senescenza degli alberi, ma una proprietà emergente di ecosistemi complessi, strutturalmente maturi e fisiologicamente vincolati.

6. DIREZIONI FUTURE

Se le foreste fossero in grado di sostenere i tassi di crescita osservati nel periodo in cui

viene raggiunta la piena area fogliare, i tassi di crescita e di accumulo di carbonio potrebbero aumentare del 30% o più. È improbabile che questo limite venga effettivamente raggiunto, ma alcuni progressi potrebbero essere possibili qualora si riuscissero a identificare con maggiore precisione i fattori responsabili del declino. Un primo punto chiave è riconoscere che le spiegazioni attuali di questa perdita di crescita restano incomplete e spesso basate su foreste modello, non sempre rappresentative della complessità delle foreste mature e vetuste. Un secondo punto riguarda la necessità di analizzare in modo più dettagliato le diverse componenti della produzione forestale lungo gradienti di età. Servono, in particolare, studi sui cambiamenti della respirazione epigea e dei flussi ipogei in foreste non gestite. Le evidenze disponibili indicano che queste due componenti difficilmente spiegano da sole la maggior parte del declino della crescita, ma conclusioni più solide richiedono una base di dati più ampia.

Una questione ancora aperta riguarda il modo in cui gli alberi regolano la destinazione del carbonio. Se la crescita dei singoli alberi non è semplicemente limitata dall'acquisizione di carbonio, occorre comprendere come venga "decisa" la destinazione del carbonio: se verso le diverse componenti della crescita, verso la respirazione o altre vie di smaltimento, oppure attraverso una riduzione della fotosintesi. È inoltre necessario attribuire correttamente cause ed effetti ai cambiamenti concomitanti nelle diverse componenti del bilancio del carbonio di un popolamento. Gli alberi dominanti limitano la propria crescita per mantenere uno status sociale stabile rispetto ai vicini, anziché massimizzare le dimensioni? Se lo status sociale influenza la crescita indipendentemente dagli effetti diretti sull'approvvigionamento di carbonio, in che modo gli alberi percepiscono tale status? La selezione genetica o la modificazione genetica diretta potrebbero alterare

eventuali meccanismi di regolazione negativa dei fattori che limitano la crescita? Per rispondere a queste domande sono necessarie ricerche sperimentali mirate.

Tuttavia, il declino della crescita non esaurisce il significato ecologico e gestionale delle foreste vetuste. Valutare questi ecosistemi soltanto in termini di produttività legnosa o di accumulo netto di carbonio rischia di ridurre la complessità funzionale. Le foreste vetuste differiscono da quelle più giovani non solo per l'età, ma anche per struttura verticale e orizzontale, continuità ecologica, presenza di grandi alberi, legno morto, microhabitat, stratificazione delle chiome, eterogeneità del sottobosco e capacità di modulare il microclima. Queste caratteristiche influenzano biodiversità, stabilità ecosistemica, disponibilità di habitat, resilienza agli stress climatici e persistenza di specie sensibili. Di conseguenza, la gestione delle foreste mature e vetuste non dovrebbe essere orientata esclusivamente alla massimizzazione della crescita o del sequestro di carbonio, ma anche alla conservazione dei processi ecologici che ne sostengono la funzionalità di lungo periodo.

Le foreste vetuste differiscono dalle foreste più giovani anche per struttura e microclima. Frey et al. (2016) riportano che la forte influenza della struttura della vegetazione sul microclima offre l'opportunità di gestire gli ecosistemi forestali in modo da favorire la persistenza della biodiversità (Figura 4). Conservando o creando condizioni forestali in grado di attenuare gli effetti del riscaldamento sugli organismi, o di rallentare la velocità con cui essi devono adattarsi a un clima in cambiamento, potrebbe essere possibile mitigare alcuni effetti negativi del cambiamento climatico. Le caratteristiche della vegetazione delle foreste vetuste sembrano infatti esercitare un effetto isolante: le temperature massime mensili primaverili diminuiscono di circa 2,5 °C,



Figura 4 - Foresta di Perućica, Bosnia ed Erzegovina (foto R. Tognetti). La foresta di Perućica è un bosco vetusto misto dominato da faggio (*Fagus sylvatica* L.), abete bianco (*Abies alba* Mill.) e abete rosso (*Picea abies* (L.) Karst.), con presenza sporadica di altre latifoglie. Il popolamento è caratterizzato da elevata biomassa viva, abbondante legno morto, marcata eterogeneità spaziale e verticale, e da un mosaico di chiarie generate da disturbi di piccola scala (Motta et al., 2024).

con effetti di raffreddamento lungo un ampio gradiente strutturale di entità comparabile alle proiezioni a 50 anni dell'*Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC). Tali condizioni hanno quindi il potenziale di mitigare il riscaldamento climatico su scala locale.

Il microclima in foresta può differire fortemente dal clima esterno. Nonostante il suo potenziale impatto sulle risposte degli ecosistemi forestali ai cambiamenti globali, la comprensione di come l'ambiente all'interno e al di sotto delle chiome moduli le risposte biotiche a livello di specie, comunità ed ecosistema rimane ancora limitata (De Frenne et al., 2021). Il microclima forestale è modulato dall'interazione tra disponibilità idrica e copertura arborea. Durante i periodi di siccità, la riduzione

dell'umidità del suolo limita l'evapotraspirazione e indebolisce la capacità della foresta di attenuare le temperature; questo effetto si accentua quando stress idrico, defogliazione o mortalità riducono progressivamente la copertura vegetale. La complessa stratificazione verticale della vegetazione nelle foreste vetuste influenza la quantità e la qualità della radiazione solare a onda corta in ingresso, della radiazione a onda lunga in uscita e degli scambi di umidità e carbonio (Chen et al., 2009). Disturbi che aumentano la mortalità degli alberi o modificano le dinamiche successionali possono creare aperture nella copertura arborea, determinando variazioni locali del microclima. Le riduzioni stagionali della copertura durante periodi freschi o secchi aumentano l'esposi-

zione dell'interno della foresta alle condizioni esterne. Al contrario, foreste strutturalmente complesse attenuano la variabilità temporale della temperatura, diurna, stagionale e interannuale, più efficacemente dei sistemi meno complessi. Questo effetto tampone dipende dall'altezza e dalla struttura della vegetazione ed è generalmente ridotto nelle foreste secondarie rispetto alle foreste vetuste.

Gestire le foreste per le caratteristiche di vetustà significa quindi favorire strutture complesse, non soltanto mantenere alberi vecchi. Le foreste vetuste hanno un profilo della canopea articolato che promuove elevata turbolenza meccanica, maggiore accoppiamento con l'atmosfera e bassa resistenza dello strato limite. Chiome alte e irregolari, con superfici discontinue, generano più turbolenza rispetto a chiome basse, continue e uniformi. Il grado di accoppiamento con l'atmosfera influenza le risposte allo stress idrico: i sistemi più accoppiati dipendono maggiormente dalla conduttanza stomatica, mentre quelli più disaccoppiati risentono meno direttamente delle condizioni atmosferiche esterne. Il flusso d'aria attraverso la vegetazione genera vortici e favorisce lo scambio d'aria tra chiome e atmosfera sovrastante. L'aumento della rugosità della copertura arborea può determinare un uso più efficiente della luce e tassi più elevati di traspirazione e fotosintesi.

Parallelamente, l'incremento dell'età del popolamento è spesso associato a un aumento della profondità dell'apparato radicale, che consente l'esplorazione di nuove risorse nel sottosuolo. La successione ecologica da specie eliofile a specie tolleranti l'ombra comporta modifiche del LAI e dei tratti fogliari, con possibili effetti sulla capacità di acquisizione netta di carbonio per unità di investimento fogliare. La struttura delle foreste vetuste può inoltre potenziare l'intercettazione della radiazione, aumentare la resilienza della produttività agli

stress idrici, influenzare la perdita e la concentrazione locale dei nutrienti e favorire la disponibilità di habitat per flora e fauna. Disturbi di piccola entità, longevità delle specie arboree dominanti e continuità strutturale generano un ambiente del sottobosco eterogeneo, complesso e imprevedibile, che agisce come filtro selettivo per adattamenti propri di specie specializzate.

Da questa prospettiva, le foreste vetuste assumono un valore che non coincide con la sola produttività. Anche quando l'accrescimento del fusto diminuisce, tali ecosistemi possono mantenere funzioni essenziali, i.e., conservazione di carbonio accumulato nel lungo periodo, protezione di habitat rari, regolazione microclimatica, mantenimento della biodiversità, continuità dei processi biogeochimici e maggiore resilienza rispetto a perturbazioni climatiche. Il passaggio dalla produttività alla resilienza è quindi cruciale: una foresta meno produttiva in termini di nuovo legno non è necessariamente meno funzionale dal punto di vista ecologico. Al contrario, molte proprietà che emergono con la vetustà, come complessità strutturale, mitigazione climatica e diversificazione degli habitat, non possono essere rapidamente ricreate attraverso popolamenti giovani o artificiali.

In questo contesto, è fondamentale distinguere tra foreste giovani originate dalla sostituzione di popolamenti esistenti e foreste che si instaurano attraverso processi di afforestazione. L'afforestazione rappresenta un'espansione della copertura forestale, mentre la sostituzione dei popolamenti comporta la rimozione di foreste preesistenti, riducendone il potenziale di stoccaggio del carbonio a lungo termine (Keeton et al., 2007). Sebbene l'afforestazione possa contribuire ad aumentare il sequestro di carbonio, la sua efficacia dipende fortemente dal tipo di foresta (Forster et al., 2021). Le foreste piantate e strutturalmente omogenee of-

frono benefici inferiori in termini di stoccaggio del carbonio, biodiversità e resilienza rispetto alle foreste a rinnovazione naturale (Figura 5). Benché l'entusiasmo per la messa a dimora di alberi sia elevato, la rinnovazione naturale delle foreste può comportare costi inferiori e sequestrare carbonio in modo più rapido e stabile rispetto alle piantagioni (Cook-Patton et al., 2021). Le giovani foreste in ricrescita contribuiscono temporaneamente ad aumentare l'assorbimento di carbonio, ma non sono in grado di sostituire la capacità di stoccaggio a lungo termine delle foreste vetuste (Besnard et al., 2025). Le foreste, a scala globale, stanno evolvendo verso popolamenti sempre più giovani e di minore statura, riducendo il loro potenziale di stoccaggio del carbonio (McDowell et al., 2022).

Oltre allo stoccaggio del carbonio, le foreste vetuste forniscono benefici ecosistemici e sociali difficilmente sostituibili dai popolamenti artificiali (Marchetti et al., 2010). Ne deriva la necessità di politiche di conservazione e gestione forestale mirate, capaci di bilanciare la tutela delle foreste vetuste con strategie di utilizzazione sostenibile, rinnovazione naturale e adattamento climatico (Heinrich et al., 2023). La protezione delle foreste vetuste non dovrebbe essere interpretata come alternativa alla gestione forestale, ma come parte di una strategia più ampia che riconosce funzioni diverse, i.e., produzione, conservazione, stoccaggio del carbonio, regolazione microclimatica, biodiversità, protezione del suolo e continuità ecologica.

In tal senso, le strategie di gestione e conservazione devono tenere conto dell'età, della struttura e della tipologia forestale, affinché le foreste vetuste rimangano ecosistemi funzionali e capaci di contribuire alla mitigazione del cambiamento climatico di origine antropica. Hilmers et al. (2019), ad esempio, hanno analizzato particelle sperimentali in foreste mature miste di abete rosso, faggio e abete bianco in

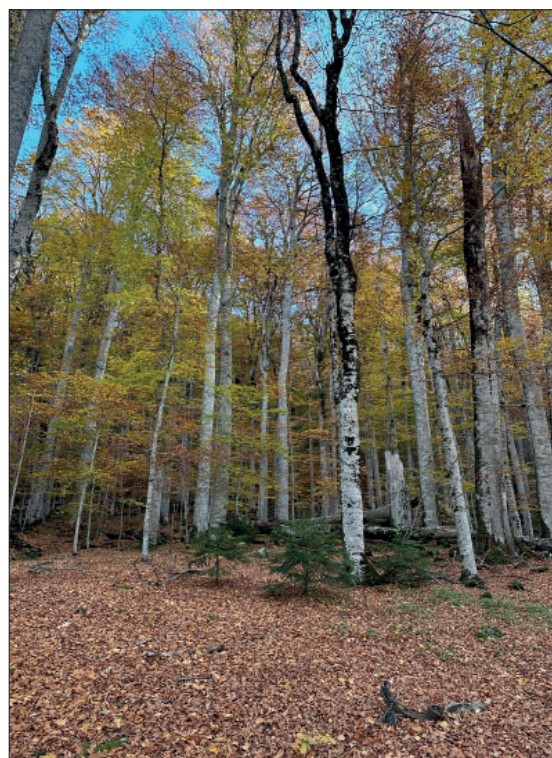


Figura 5 - Parco Nazionale di Biogradska Gora, Montenegro (foto R. Tognetti). La foresta di Biogradska Gora rappresenta un popolamento vetusto misto a dominanza di faggio (*Fagus sylvatica* L.), abete bianco (*Abies alba* Mill.) e abete rosso (*Picea abies* (L.) Karst.), con presenza accessoria di altre latifoglie. La struttura del bosco è definita da un'elevata quantità di biomassa viva, abbondante legno morto in diversi stadi di decomposizione, forte eterogeneità spaziale e verticale, e da aperture nella copertura originate da disturbi localizzati di bassa intensità (Motta et al., 2024).

diverse aree montane europee. Nonostante un aumento significativo della temperatura media annua, l'incremento medio annuo periodico di volume (PAI) non ha mostrato variazioni significative negli ultimi 30 anni. Tuttavia, a livello di singola specie, sono emersi cambiamenti rilevanti: il faggio ha mantenuto il PAI nel periodo 1980-2010, l'abete rosso ha mostrato una diminuzione significativa, mentre l'abete bianco ha registrato un aumento rilevante. Questi risultati indicano che la risposta delle foreste mature al cambiamento climatico non è uniforme e di-

pende dalla composizione specifica, dalla struttura e dal contesto ambientale.

Nonostante il cambiamento climatico sia destinato a spingere molte aree forestali verso trasformazioni su larga scala, pratiche di gestione adattativa possono contribuire ad agevolare la transizione verso strutture miste multispecifiche più resilienti e a minimizzare la perdita di servizi ecosistemici (Tognetti et al., 2022). La priorità non è quindi soltanto aumentare la superficie forestale o massimizzare la crescita, ma mantenere e ricostruire complessità (Tognetti & Torresan, 2026). La priorità non è quindi soltanto aumentare la superficie forestale o massimizzare la crescita, ma mantenere e ricostruire la complessità attraverso foreste con più specie, più classi d'età, maggiore stratificazione verticale, continuità del legno morto, microhabitat diversificati e capacità di tamponare gli estremi climatici. In questa prospettiva, le foreste vetuste rappresentano non solo archivi di carbonio, ma modelli funzionali per orientare conservazione, restauro ecologico e gestione adattativa in un clima in rapido cambiamento.

Ringraziamenti

L'autore ringrazia gli amici e colleghi Marco Marchetti e Renzo Motta per avergli aperto le porte del mondo dei boschi vetusti.

RIASSUNTO

I boschi vetusti rappresentano oggi un riferimento essenziale per orientare strategie adattative di gestione, conservazione e ripristino degli ecosistemi forestali: conservano grandi quantità di carbonio, ospitano biodiversità e mostrano processi ecologici che nei boschi giovani o gestiti sono assenti o meno evidenti. Capire come funzionano aiuta a prevedere la stabilità futura delle foreste e la loro capacità di rispondere a siccità, aumento delle temperature e altri stress. Con l'aumento dell'età e delle dimensioni, gli alberi affrontano vincoli

diversi da quelli delle piante giovani. Devono trasportare acqua più in alto, mantenere una maggiore massa viva e sostenere chiome complesse. Questi fattori possono ridurre la crescita e la produttività, sia del singolo albero sia dell'intero popolamento. A livello individuale, il rallentamento può dipendere da maggiori costi respiratori, limiti idraulici e minore efficienza fotosintetica. A livello di popolamento, può essere associato a minore disponibilità di nutrienti e a una maggiore allocazione di risorse verso componenti non legnose. Resta però incerto quanto questi processi causino davvero il declino produttivo osservato. Età, dimensioni, genetica, ambiente e disturbi interagiscono in modi ancora poco chiari, limitando la capacità di prevedere la risposta delle foreste vetuste al cambiamento globale.

BIBLIOGRAFIA

- Acker, S. A., Halpern, C. B., Harmon, M. E., & Dyrness, C. T. (2002). Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiology*, 22(2-3), 213–217. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.213>
- Ambrose, A. R., Sillett, S. C., Koch, G. W., Van Pelt, R., Antoine, M. E., & Dawson, T. E. (2010). Effects of height on treetop transpiration and stomatal conductance in coast redwood (*Sequoia sempervirens*). *Tree Physiology*, 30(10), 1260–1272. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq079>
- Arend, M., Link, R. M., Patthey, R., Hoch, G., Schuldt, B., & Kahmen, A. (2021). Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(16), e2025251118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2025251118>
- Arend, M., Link, R. M., Zahnd, C., Hoch, G., Schuldt, B., & Kahmen, A. (2022). Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist*, 234(4), 1195–1205. <https://doi.org/10.1111/nph.18065>
- Barnard, H. R., & Ryan, M. G. (2003). A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. *Plant, Cell & Environment*, 26(8), 1235–1245. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01046.x>
- Begović, K., Schurman, J. S., Svitok, M., Pavlin, J., Langbehn, T., Svobodová, K., ... & Svoboda, M. (2023). Large old trees increase growth under shift-

- ing climatic constraints: Aligning tree longevity and individual growth dynamics in primary mountain spruce forests. *Global Change Biology*, 29(1), 143–164. <https://doi.org/10.1111/gcb.16466>
- Berger, U., Hildenbrandt, H., & Grimm, V. (2004). Age-related decline in forest production: modelling the effects of growth limitation, neighbourhood competition and self-thinning. *Journal of Ecology*, 92(5), 846–853. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00914.x>
- Besnard, S., Heinrich, V. H. A., Carvalhais, N., Ciais, P., Herold, M., Luijkx, I., ... & Yang, H. (2025). Global covariation of forest age transitions with the net carbon balance. *Nature Ecology & Evolution*, 9, 1848–1860. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02511-7>
- Binkley, D. (2004). A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *Forest Ecology and Management*, 190(2-3), 265–271. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.10.016>
- Binkley, D. (2011). Understanding the role of resource use efficiency in determining the growth of trees and forests. In *Forests in development: A vital balance* (pp. 13–26). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2232-3_2
- Binkley, D. (2021). *Forest Ecology: An evidence-based approach*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781119762812>
- Binkley, D. (2023). Acorn review: The persistent mystery of declining growth in older forests. *Forest Ecology and Management*, 538, 121004. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121004>
- Binkley, D., & Fisher, R. F. (2020). *Ecology and management of forest soils*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781119455653>
- Binkley, D., Stape, J. L., Ryan, M. G., Barnard, H. R., & Fownes, J. (2002). Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, 5(1), 58–67. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0055-7>
- Bond, B. J. (2000). Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science*, 5(8), 349–353. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01691-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01691-5)
- Bond, B. J., Czarnomski, N. M., Cooper, C., Day, M. E., & Greenwood, M. S. (2007). Developmental decline in height growth in Douglas-fir. *Tree Physiology*, 27(3), 441–453. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.3.441>
- Brienen, R. J., Caldwell, L., Duchesne, L., Voelker, S., Barichivich, J., Baliva, M., ... & Gloor, E. (2020). Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nature Communications*, 11(1), 4241. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17966-z>
- Bukoski, J. J., Cook-Patton, S. C., Melikov, C., Ban, H., Chen, J. L., Goldman, E. D., ... & Potts, M. D. (2022). Rates and drivers of aboveground carbon accumulation in global monoculture plantation forests. *Nature Communications*, 13(1), 4206. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31380-x>
- Chen, B., Black, T. A., Coops, N. C., Krishnan, P., Jassal, R., Bruemmer, C., & Nesic, Z. (2009). Seasonal controls on interannual variability in carbon dioxide exchange of a near-end-of rotation Douglas-fir stand in the Pacific Northwest, 1997–2006. *Global Change Biology*, 15(8), 1962–1981. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01832.x>
- Cook-Patton, S. C., Drever, C. R., Griscom, B. W., Hamrick, K., Hardman, H., Kroeger, T., ... & Ellis, P. W. (2021). Protect, manage and then restore lands for climate mitigation. *Nature Climate Change*, 11(12), 1027–1034. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01158-1>
- Day, M. E., Greenwood, M. S., & Diaz-Sala, C. (2002). Age- and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. *Tree Physiology*, 22(8), 507–513. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.8.507>
- Day, M. E., Greenwood, M. S., & White, A. S. (2001). Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology*, 21(16), 1195–1204. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.16.1195>
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., ... & Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279–2297. <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>
- DeBell, D. S., & Franklin, J. F. (1987). Old-growth Douglas-fir and western hemlock: a 36-year record of growth and mortality. *Western Journal of Applied Forestry*, 2(4), 111–114. <https://doi.org/10.1093/wjaf/2.4.111>
- Drake, J. E., Davis, S. C., Raetz, L. M., & Delucia, E. H. (2011). Mechanisms of age-related changes in forest production: the influence of physiological and successional changes. *Global Change Biology*, 17(4), 1522–1535. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02342.x>

- Farinacci, M. D., Jones, J., & Silva, L. C. (2024). Carbon-water tradeoffs in old-growth and young forests of the Pacific Northwest. *AGU Advances*, 5(4), e2024AV001188. <https://doi.org/10.1029/2024AV001188>
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S. L., Quesada, C. A., ... & Lloyd, J. (2011). Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8(5), 1081–1106. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1081-2011>
- Fernández-de-Uña, L., Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Mencuccini, M., & McDowell, N. G. (2023). The role of height-driven constraints and compensations on tree vulnerability to drought. *New Phytologist*, 239(6), 2083–2098. <https://doi.org/10.1111/nph.19130>
- Forrester, D. I. (2021). Does individual-tree biomass growth increase continuously with tree size?. *Forest Ecology and Management*, 481, 118717. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118717>
- Forster, E. J., Healey, J. R., Dymond, C., & Styles, D. (2021). Commercial afforestation can deliver effective climate change mitigation under multiple decarbonisation pathways. *Nature Communications*, 12(1), 3831. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24084-x>
- Frey, S. J., Hadley, A. S., Johnson, S. L., Schulze, M., Jones, J. A., & Betts, M. G. (2016). Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. *Science Advances*, 2(4), e1501392. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501392>
- Givnish, T. J., Wong, S. C., Stuart-Williams, H., Holloway-Phillips, M., & Farquhar, G. D. (2014). Determinants of maximum tree height in *Eucalyptus* species along a rainfall gradient in Victoria, Australia. *Ecology*, 95(11), 2991–3007. <https://doi.org/10.1890/14-0245.1>
- Gower, S. T., McMurtrie, R. E., & Murty, D. (1996). Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9), 378–382. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10042-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10042-2)
- Hartmann, H., Bastos, A., Das, A. J., Esquivel-Muelbert, A., Hammond, W. M., Martínez-Vilalta, J., ... & Allen, C. D. (2022). Climate change risks to global forest health: emergence of unexpected events of elevated tree mortality worldwide. *Annual Review of Plant Biology*, 73(1), 673–702. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-102820-012804> [1]
- Heinrich, V. H., Vancutsem, C., Dalagnol, R., Rosan, T. M., Fawcett, D., Silva-Junior, C. H., ... & Aragão, L. E. (2023). The carbon sink of secondary and degraded humid tropical forests. *Nature*, 615(7952), 436–442. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05679-w>
- Henry, H. A. L., & Aarssen, L. W. (1999). The interpretation of stem diameter–height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions?. *Ecology Letters*, 2(2), 89–97. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.22059.x>
- Hilmers, T., Avdagić, A., Bartkiewicz, L., Bielak, K., Binder, F., Bončina, A., ... & Pretzsch, H. (2019). The productivity of mixed mountain forests comprised of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, and *Abies alba* across Europe. *Forestry*, 92(5), 512–522. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz035>
- Hubbard, R. M., Bond, B. J., & Ryan, M. G. (1999). Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 19(3), 165–172. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.3.165>
- Hurt, G. C., Pacala, S. W., Moorcroft, P. R., Caspersen, J., Shevliakova, E., Houghton, R. A., & Moore III, B. (2002). Projecting the future of the US carbon sink. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(3), 1389–1394. <https://doi.org/10.1073/pnas.032471699>
- Keeton, W. S., Kraft, C. E., & Warren, D. R. (2007). Mature and old-growth riparian forests: Structure, dynamics, and effects on Adirondack stream habitats. *Ecological Applications*, 17(3), 852–868. <https://doi.org/10.1890/06-1172>
- Kennedy, M. C., Ford, E. D., & Hinckley, T. M. (2010). Defining how aging *Pseudotsuga* and *Abies* compensate for multiple stresses through multi-criteria assessment of a functional–structural model. *Tree Physiology*, 30(1), 3–22. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp096>
- Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y., Yoneda, R., Nomiya, I., & Koike, T. (2006). Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, 26(7), 865–873. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.7.865>
- Kira, T., & Shidei, T. (1967). Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*, 17(2), 70–87.
- Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., & Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428(6985), 851–854. <https://doi.org/10.1038/nature02417>
- Larjavaara, M. (2014). The world's tallest trees grow in

- thermally similar climates. *New Phytologist*, 202(2), 344–349. <https://doi.org/10.1111/nph.12656>
- Liang, J., Gamarra, J. G., Picard, N., Zhou, M., Pijanowski, B., Jacobs, D. F., ... & Marcon, E. (2022). Co-limitation towards lower latitudes shapes global forest diversity gradients. *Nature Ecology & Evolution*, 6(10), 1423–1437. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01831-x>
- Liu, S., Brien, R. J., Fan, C., Hao, M., Zhao, X., & Zhang, C. (2025). Tree lifespans in a warming world: Unravelling the universal trade-off between growth and lifespan in temperate forests. *Global Change Biology*, 31(1), e70023. <https://doi.org/10.1111/gcb.70023>
- Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., ... & Zimmerman, J. K. (2018). Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27(7), 849–864. <https://doi.org/10.1111/geb.12747>
- Luyssaert, S., Schulze, E. D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., ... & Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210), 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Marchetti, M., Tognetti, R., Lombardi, F., Chiavetta, U., Palumbo, G., Sellitto, M., ... & Blasi, C. (2010). Ecological portrayal of old-growth forests and persistent woodlands in the Cilento and Vallo di Diano National Park (southern Italy). *Plant Biosystems*, 144(1), 130–147. <https://doi.org/10.1080/11263500903560470>
- Martínez-Vilalta, J., Vanderklein, D., & Mencuccini, M. (2007). Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia*, 150(4), 529–544. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0552-7>
- Marziliano, P. A., Tognetti, R., & Lombardi, F. (2019). Is tree age or tree size reducing height increment in *Abies alba* Mill. at its southernmost distribution limit? *Annals of Forest Science*, 76(1), 17. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0803-5>
- McDowell, N., Barnard, H., Bond, B., Hinckley, T., Hubbard, R., Ishii, H., ... & Whitehead, D. (2002). The relationship between tree height and leaf area: Sapwood area ratio. *Oecologia*, 132(1), 12–20. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0904-x>
- McDowell, N. G., Sapes, G., Pivovarov, A., Adams, H. D., Allen, C. D., Anderegg, W. R., ... & Xu, C. (2022). Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit. *Nature Reviews Earth & Environment*, 3(5), 294–308. <https://doi.org/10.1038/s43017-022-00272-1>
- Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H. A., Korakaki, E., Lee, S., & Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 8(11), 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00819.x>
- Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., Hamid, H. A., Korakaki, E., & Vanderklein, D. (2007). Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies. *Tree Physiology*, 27(3), 463–473. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.3.463>
- Meng, S. X., Lieffers, V. J., Reid, D. E., Rudnicki, M., Silins, U., & Jin, M. (2006). Reducing stem bending increases the height growth of tall pines. *Journal of Experimental Botany*, 57(12), 3175–3182. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl079>
- Midgley, J. J. (2003). Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), 5–6. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00016-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00016-2)
- Motta, R., Alberti, G., Ascoli, D., Berretti, R., Bilic, S., Bono, A., ... & Nola, P. (2024). Old-growth forests in the Dinaric Alps of Bosnia-Herzegovina and Montenegro: A continental hot-spot for research and biodiversity. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7, 1371144. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1371144>
- Murty, D., McMurtrie, R. E., & Ryan, M. G. (1996). Declining forest productivity in aging forest stands: A modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology*, 16(1-2), 187–200. <https://doi.org/10.1093/treephys/16.1-2.187>
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164(3877), 262–270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Paine, C. T., Marthews, T. R., Vogt, D. R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., & Turnbull, L. A. (2012). How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: An update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 245–256. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00155.x>
- Patacca, M., Lindner, M., Lucas-Borja, M. E., Cordonnier, T., Fidej, G., Gardiner, B., ... & Schelhaas, M. J. (2023). Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology*, 29(5), 1359–1376. <https://doi.org/10.1111/gcb.16531>
- Petit, G., Anfodillo, T., Carraro, V., Grani, F., & Carrer, M. (2011). Hydraulic constraints limit height

- growth in trees at high altitude. *New Phytologist*, 189(1), 241–252. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03455.x>
- Prescott, C. E., Grayston, S. J., Helmisaari, H. S., Kaštovská, E., Körner, C., Lambers, H., ... & Ostonen, I. (2021). Rhizosphere 'trade' is an unnecessary analogy: Response to Noë. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(3), 176–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.12.005>
- Rao, M. P., Pacheco-Solana, A., Li, R., Oryan, B., Jensen, J. E., Rodriguez-Caton, M., ... & Magney, T. S. (2026). Decoupled carbon assimilation and growth responses to aridity in temperate deciduous oaks. *Science Advances*, 12(4), eady7139. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ady7139>
- Ryan, M. G., & Yoder, B. J. (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47(4), 235–242.
- Ryan, M. G., Binkley, D., & Fownes, J. H. (1997). Age-related decline in forest productivity: Pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 27, 213–262. <https://doi.org/10.2307/1313077>
- Ryan, M. G., Binkley, D., Fownes, J. H., Giardina, C. P., & Senock, R. S. (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs*, 74(3), 393–414. <https://doi.org/10.1890/03-4037>
- Ryan, M. G., Phillips, N., & Bond, B. J. (2006). The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment*, 29(3), 367–381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01478.x>
- Sillett, S. C., Van Pelt, R., Koch, G. W., Ambrose, A. R., Carroll, A. L., Antoine, M. E., & Mifsud, B. M. (2010). Increasing wood production through old age in tall trees. *Forest Ecology and Management*, 259(5), 976–994. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.003>
- Sillett, S. C., Kramer, R. D., Van Pelt, R., Carroll, A. L., Campbell-Spickler, J., & Antoine, M. E. (2021). Comparative development of the four tallest conifer species. *Forest Ecology and Management*, 480, 118688. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118688>
- Stape, J. L., Binkley, D., Ryan, M. G., Fonseca, S., Loos, R. A., Takahashi, E. N., ... & Azevedo, M. R. (2010). The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, 259(9), 1684–1694. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.012>
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., ... & Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507(7490), 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>
- Tang, J., Luyssaert, S., Richardson, A. D., Kutsch, W., & Janssens, I. A. (2014). Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(24), 8856–8860.
- Tognetti, R., Smith, M., & Panzacchi, P. (2022). *Climate-Smart Forestry in Mountain Regions*. Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-80767-2>
- Tognetti, R., & Torresan, C. (2026). Scoping review of climate-smart forestry for carbon sequestration in boreal and temperate forests. *European Journal of Forest Research*, 145, 69. <https://doi.org/10.1007/s10342-026-01915-4>
- Torresan, C., del Río, M., Hilmers, T., Notarangelo, M., Bielak, K., Binder, F., ... & Pretzsch, H. (2020). Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. *Forest Ecology and Management*, 457, 117716. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117716>
- Woodruff, D. R., Bond, B. J., & Meinzer, F. C. (2004). Does turgor limit growth in tall trees? *Plant, Cell & Environment*, 27(2), 229–236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2003.01141.x>
- Xu, C. Y., Turnbull, M. H., Tissue, D. T., Lewis, J. D., Carson, R., Schuster, W. S., ... & Griffin, K. L. (2012). Age-related decline of stand biomass accumulation is primarily due to mortality and not to reduction in NPP associated with individual tree physiology, tree growth or stand structure in a *Quercus*-dominated forest. *Journal of Ecology*, 100(2), 428–440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01933.x>
- Yoder, B. J., Ryan, M. G., Waring, R. H., Schoettle, A. W., & Kaufmann, M. R. (1994). Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science*, 40(3), 513–527. <https://doi.org/10.1093/forestscience/40.3.513>
- Zhou, G., Liu, S., Li, Z., Zhang, D., Tang, X., Zhou, C., ... & Mo, J. (2006). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 314(5804), 1417–1417. <https://doi.org/10.1126/science.1130168>