



La vita dopo la morte dell'albero: il necrobiota del legno

1. Introduzione

Gli ecosistemi forestali ospitano una grande porzione della biodiversità terrestre e svolgono un ruolo cruciale nei cicli biogeochimici degli elementi, influenzando il clima e fornendo servizi ecosistemici per il benessere della socie-

tà. Il mantenimento delle foreste rappresenta quindi uno strumento importante per la conservazione della biodiversità e il funzionamento dell'ecosistema (FICHTNER, HÄRDTLE, 2021). La gestione forestale sostenibile (GFS) è diventato un importante principio guida a sostegno della biodiversità e della funzionalità degli eco-



Figura 1– Legno morto costituito da resti d'alberi un tempo viventi: alberi morti ancora in piedi o al suolo, tronchi spezzati, piccoli e grandi rami, e ceppaie (Vincigliata, Toscana).

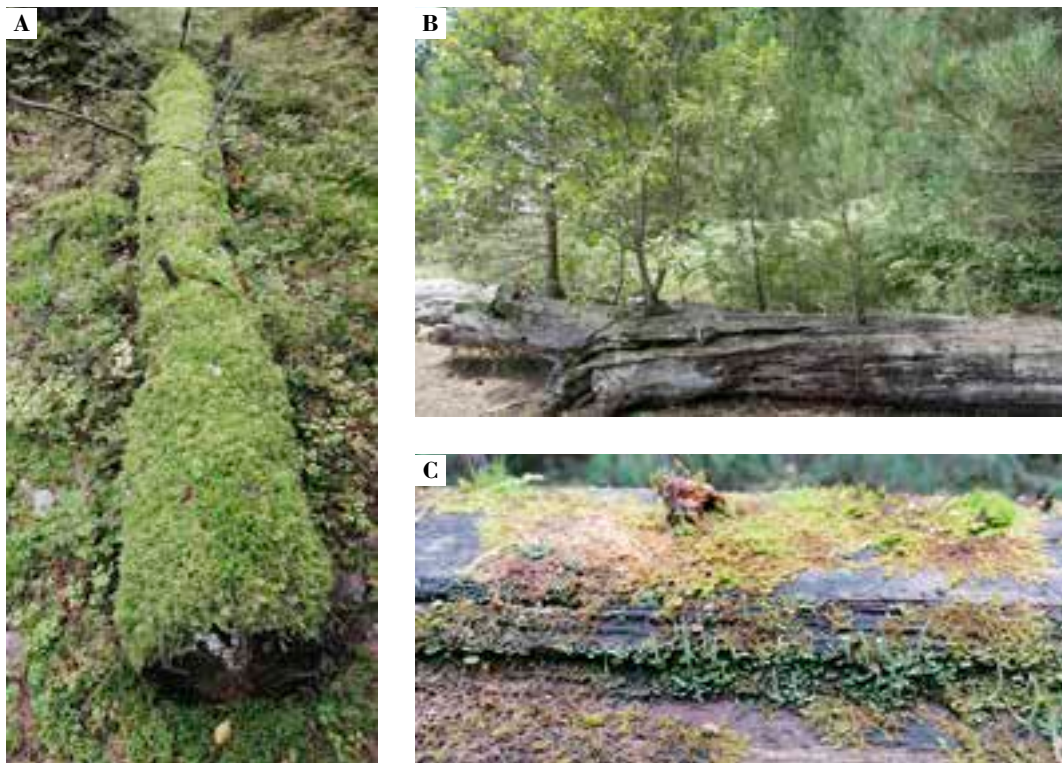


Figura 2 – Il legno morto come habitat e fonte di nutrienti per altri organismi vegetali: (A) muschi (Hyytiälä, Finlandia); (B) piante vascolari (Riserva naturale I Giganti della Sila, Calabria); (C) licheni (Hyytiälä, Finlandia).

sistemi forestali, consentendo la diffusione di pratiche di gestione volte a considerare tutti le componenti del bosco, compreso il legno morto (Figura 1) (PALETTO *et al.*, 2012). In particolare, nella gestione forestale naturalistica (*close-to-nature forest management*), il legno morto è considerato una componente fondamentale in quanto supporta gli habitat e la diversità di numerose specie animali e vegetali (Figura 2) (MÜLLER, BÜTLER, 2010).

Negli ultimi decenni, la percezione dell'importanza del legno morto negli ecosistemi forestali è gradualmente cambiata. Nel passato, infatti, la sua presenza era considerata come un fenomeno di disturbo sia per motivi sanitari (LA FAUCI *et al.*, 2006) che per il maggior rischio d'incendi (CAMIA *et al.*, 2006), recentemente invece è stata riconosciuta come uno degli indicatori più idonei di gestione forestale sostenibile e per valutare lo stato di naturalità di una foresta (PALETTO *et al.*, 2012). Gli studi

riguardanti la sua abbondanza, la tipologia ed i meccanismi coinvolti nella sua decomposizione rivestono pertanto un sempre crescente interesse.

Negli ecosistemi forestali la maggior parte della biodiversità, anche a livello intraspecifico, si trova tra batteri, funghi, protozoi, licheni e artropodi che vivono principalmente nel suolo ma che si trovano abbondanti anche nella necromassa (legno, lettiera, carcasse di animali) dove sono attori essenziali nei processi di decomposizione. La necromassa legnosa è un'importante fonte di materia organica per il suolo, fondamentale per il riciclo dei nutrienti. Infatti, attraverso la decomposizione della necromassa i composti presenti nel legno sotto forma di polimeri strutturali vengono demoliti e trasferiti al suolo, così da rendere i nutrienti in essi contenuti disponibili per i microrganismi del suolo e per l'assorbimento da parte delle radici delle piante.

2. Il necrobiota del legno

Il termine necrobiota era originariamente utilizzato per descrivere “*la comunità di specie (sia procariotiche che eucariotiche) associate a resti in decomposizione di biomassa eterotrofa, includendo carogne di animali e cadaveri umani*” (BENBOW *et al.*, 2013). Questo termine, incentrato quindi principalmente sulle carogne dei vertebrati, è stato successivamente ampliato da BENBOW *et al.* (2018) per includere qualsiasi altra forma di necromassa come foglie, legno, e sterco. Il termine necrobiota può essere quindi associato alla decomposizione della necromassa sia vegetale che animale. Nell’azione decompositrice del necrobiota alcuni aspetti sono da considerarsi universali, come la disintegrazione dei tessuti, l’attività microbica, il rilascio ed il riciclo dei nutrienti all’interno dell’ecosistema, mentre altri sono caratteristici delle diverse forme di necromassa, come le dinamiche della comunità, i tassi di decomposizione e gli specifici taxa decompositori (BENBOW *et al.*, 2018).

Il legno morto è una fonte notevole di materia organica costituita da zuccheri semplici, acidi organici e biopolimeri strutturali complessi quali cellulosa, emicellulosa e lignina. Il suo tasso di decomposizione è determinato principalmente dalla refrattarietà dei complessi lignino-cellulosici che solo un numero limitato di funghi e procarioti è capace di degradare in quanto hanno sviluppato gli enzimi necessari per demolirli. L’azione della pedofauna, costituita prevalentemente da invertebrati, come per esempio gli insetti xilofagi, è fondamentale perché attraverso l’apparato masticatore frammenta il legno, esponendo una più vasta superficie all’attacco dei microrganismi. L’azione di frammentazione della pedofauna favorisce inoltre il rimescolamento della componente organica del legno morto con la componente minerale del suolo (PARISI *et al.*, 2018). Recentemente è stato dimostrato come anche i protozoi unicellulari possano contribuire in modo significativo ai processi di mineralizzazione e al riciclo dei nutrienti contenuti nel legno morto (DOMONELL *et al.*, 2013).

Il necrobiota del legno è quindi costituito da un insieme di organismi appartenenti a regni diversi che si sono evoluti per utilizzare

la materia organica in decomposizione come risorsa di nutrienti o come habitat, interagendo tra di loro attraverso relazioni che possono essere di natura sinergica, antagonista e/o neutra (HO *et al.*, 2016). Attraverso tali interazioni le componenti del necrobiota influenzano i tassi di decadimento del legno morto e svolgono un ruolo cruciale nell’equilibrio tra la decomposizione della materia organica, il sequestro di carbonio e gli scambi gassosi (principalmente anidride carbonica) con l’atmosfera (LLADÓ *et al.*, 2017).

Il necrobiota colonizza i tessuti vegetali immediatamente dopo o prima della loro morte e possono avere un’origine interna (comunità endonecrotiche) o esterna (comunità epinecrotiche) (BENBOW *et al.*, 2018). I fattori climatici e la qualità del substrato legnoso (densità, pH, contenuto di umidità, contenuto di lignina totale e di cellulosa) sono gli elementi trainanti la decomposizione del legno morto in quanto influenzano la struttura del necrobiota e la velocità dei processi di decomposizione. Man mano che il materiale legnoso decade la sua struttura e composizione chimica cambiano gradualmente inducendo una successione di comunità microbiche, in quanto le specie vengono via via sostituite da altre che meglio si adattano al nuovo habitat (RAJALA *et al.*, 2015; MAGNÚSSON *et al.*, 2016; PURAHONG *et al.*, 2018; PASTORELLI *et al.*, 2017, 2020 e 2021). Tutti questi cambiamenti possono avere conseguenze sulle proprietà chimiche e biologiche del suolo forestale, in particolare sullo strato organico superficiale a causa dell’incorporazione di materiale legnoso a vari stadi di decomposizione.

Sebbene rimanga in gran parte poco chiaro quali fattori influenzino quale gruppo di organismi e in quale misura, non c’è dubbio che il legno morto offra un’ampia gamma di nicchie per molti organismi specializzati e che la sua decomposizione contribuisca ampiamente a sostenere la biodiversità forestale (ROCK *et al.*, 2008).

2.1 Funghi

I funghi, in particolare i Basidiomiceti (Figura 3) e Ascomiceti, sono da sempre considerati microrganismi pionieri del processo di decomposizione. Grazie alla loro capacità di



Figura 3: Il legno morto come substrato per la crescita di funghi Basidiomiceti decompositori (in alto a sinistra e a destra Hyytiälä, Finlandia; in basso a sinistra Zancona di Arcidosso, Toscana).

secernere vari enzimi che attaccano i biopolimeri strutturali del legno, i funghi possono prontamente colonizzare il legno morto e modulare la disponibilità di risorse nutritive per la loro crescita. Inoltre, essi contribuiscono già nelle prime fasi della decomposizione ad aprire la strada nel substrato recalcitrante per la colonizzazione da parte di altri microorganismi, inclusi i batteri (WEI, DAI, 2004).

I primi funghi colonizzatori sono per lo più endofiti, mentre nelle fasi successive subentrano anche taxa provenienti dall'esterno. I funghi utilizzano due principali strategie di colonizzazione: la dispersione delle spore nell'atmosfera e i filamenti miceliali nel suolo circostante (FUKAMI *et al.*, 2010). A seguito di questi eventi stocastici, la capacità di alcuni gruppi fungini di degradare diversi substrati porta a cambiamenti temporanei della composizione chimica del legno morto. Con

l'avanzamento dello stato di decadimento, un maggior numero di nicchie ecologiche si rende disponibile, tale da supportare la colonizzazione di una comunità microbica altamente diversificata. Infatti, man mano che il legno si decompone una maggiore varietà di substrati diventa gradualmente disponibile richiedendo una maggiore diversità metabolica all'interno delle comunità batteriche e fungine metabolicamente attive (GÓMEZ-BRANDÓN *et al.*, 2020).

Non tutte le specie fungine sono in grado di decomporre completamente il legno morto. I taxa fungini mostrano specifiche preferenze per il legno in una certa fase di decomposizione e sono comunemente classificati in base alle loro diverse strategie di degradazione in: funghi del marciume molle (*soft-rot fungi*), funghi del marciume bianco (*white-rot fungi*) e funghi del marciume bruno (*brown-rot fungi*). I funghi del

marciume molle sono perlopiù Ascomiceti e Deuteromiceti e sono tra i primi colonizzatori. Grazie alla loro abilità di degradare la cellulosa e l'emicellulosa creano dei varchi localizzati che permettono l'accesso alla necromassa ad altri microorganismi decompositori. Il termine marciume molle è stato originariamente proposto da Savory nel 1954 per descrivere il decadimento causato da questi funghi, che attaccano solo la cellulosa rendendo la superficie del legno molto morbida, e distinguerlo dall'azione dei funghi del marciume bianco e bruno che invece distruggono la struttura del legno (DANIEL, NILSSON, 1997). I funghi del marciume bianco e quelli del marciume bruno sono tassonomicamente classificati principalmente all'interno della suddivisione dei Basidiomiceti. I funghi del marciume bianco secernono una pleora di enzimi ossidativi extracellulari in grado di degradare tutti le componenti della parete cellulare del legno compresa la lignina (ALLEN *et al.*, 2000). Essi degradano efficacemente la lignina grazie all'azione di metalloenzimi ossidativi come la laccasi e la manganese perossidasi e ne riducono notevolmente il suo contenuto (SCHWARZE *et al.*, 2000). Alcune specie rimuovono preferenzialmente la lignina lasciando delle zone degradate bianche costituite prevalentemente da cellulosa, altre specie invece degradano la lignina e la cellulosa contemporaneamente (BLANCHETTE, 2000). Dopo una prima fase dominata dai funghi del marciume molle e da quelli del marciume bianco il processo di decadimento è guidato preferenzialmente dai funghi del marciume bruno che sono in grado di attaccare l'emicellulosa e la cellulosa, ma non sono in grado di degradare la lignina. Essi sono capaci di operare un'estesa demetilazione della lignina, mantenendo intatta la sua struttura polimerica e conferendo al residuo legnoso un aspetto brunastro. Inizialmente la loro azione non è di tipo enzimatico, essi infatti applicano uno speciale meccanismo che utilizza radicali idrossilici, prodotti dalla reazione di Fenton, che attaccano le pareti cellulari demolendo la cellulosa e l'emicellulosa in composti più piccoli e parzialmente solubili, causando un aumento relativo della lignina. Successivamente questi residui cellulolici vengono degradati enzimaticamente e

assorbiti dal fungo (HATAKKA, HAMMEL, 2011). Nonostante abbiano una attività ligninolitica limitata, i funghi del marciume bruno sono comunque dei buoni competitori e si trovano abbondanti negli stadi tardivi di decomposizione (FUKASAWA *et al.*, 2009).

Hypoxyylon frangiforme e *Lopadostoma turgidum* sono stati rinvenuti quasi esclusivamente su legno ai primi stadi di decomposizione mentre *Trechispora farinacea* e *Phanerochaete velutina* sono stati isolati più frequentemente nel legno ad uno stadio di decomposizione più elevato (BLASER *et al.*, 2013). Diverse specie, come *Eutypa spinosa* e *Fomes fomentarius* sono state identificate come endofite presenti in maniera latente nell'alburno vivo del faggio europeo e sono considerati colonizzatori pionieri del legno morto non ancora in decomposizione (PARFITT *et al.*, 2010) riuscendo ad utilizzare le risorse nutritive precocemente rese disponibili prima dell'ingresso dei colonizzatori secondari e tardivi che possono essere competitori più forti (PREWITT *et al.*, 2014). Esempi di colonizzatori tardivi sono anche *Mycena haematopus* e *Pluteus* spp. (FUKASAWA *et al.*, 2009). Le specie *Resinicium bicolor* (Hymenochaetales), *Fomitopsis pinicola* (Polyporales) e *Heterobasidion* spp. (Russulales) sono stati trovati in legni morti di conifere (*Picea abies*) in foreste temperate e boreali (KUBARTOVÁ *et al.*, 2012; OVASKAINEN *et al.*, 2013). Mentre *Trametes versicolor* (Polyporales) e membri di *Xylariales* sono stati frequentemente rilevati nelle foreste temperate europee di faggio e quercia. *Resinicium* spp. sono una componente funzionale e strutturale chiave delle foreste trovati abbondanti nel legno morto sia di latifoglie che di conifere (PU-RAHONG *et al.*, 2017).

2.2 Batteri

Anche i batteri intervengono nei processi di decomposizione del legno morto. I primi colonizzatori crescono su substrati facilmente degradabili come zuccheri, acidi organici, pectina e cellulosa facilmente accessibile. Tuttavia, negli ultimi anni è stato dimostrato che anche i batteri riescono a degradare i biopolimeri strutturali del legno, compresa la lignina, ma il loro ruolo è decisamente inferiore (Figura 4).

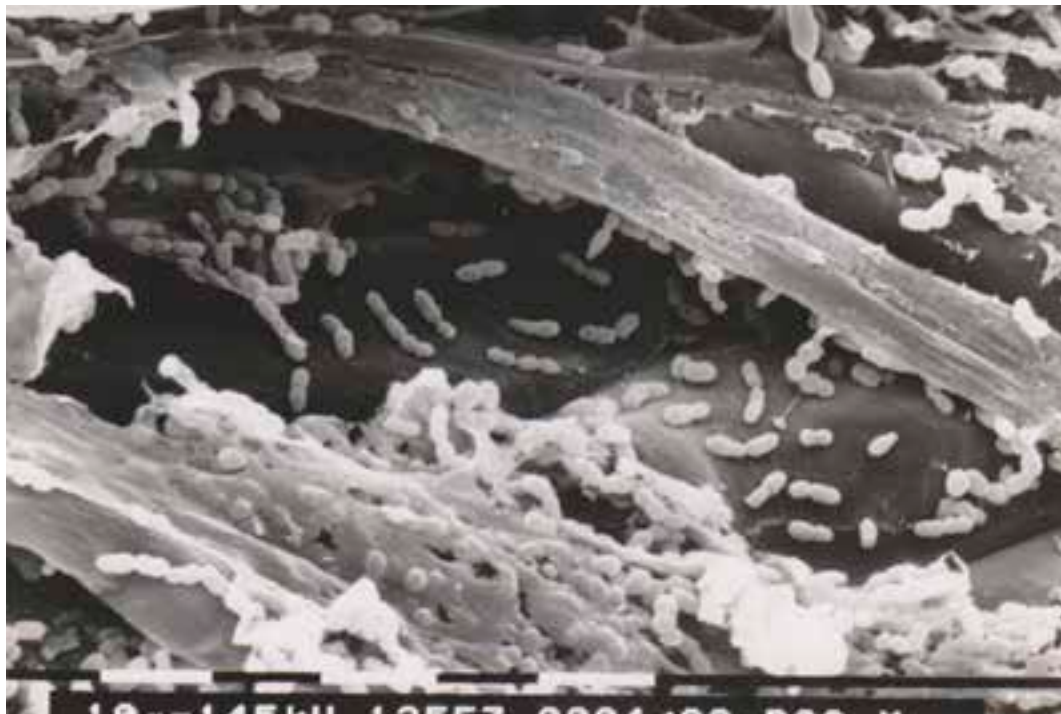


Figura 4 – Cellule batteriche adese a tessuto vegetale (foto al microscopio elettronico a scansione, ingrandimento 1250X).

TLÁSKAL *et al.* (2021) hanno evidenziato che più del 91% dei trascritti implicati nella degradazione dei biopolimeri strutturali del legno erano di origine fungina, mentre solo il 7% veniva assegnato a batteri.

Nel 1971 Greaves ha sviluppato per primo un concetto riguardante una classificazione funzionale dei batteri che abitano il legno con: (1) batteri che influiscono sulla permeabilità ma che non causano perdite di resistenza del materiale, (2) batteri che attaccano le strutture del legno, (3) batteri che agiscono come membri sinergici della microflora totale e (4) i batteri “passivi”, che possono agire come antagonisti di altri batteri. Un ruolo molto importante nell’aumentare la permeabilità del legno è svolto dalle pectinasi batteriche (CLAUSEN, 1996).

Basandosi principalmente su osservazioni ultrastrutturali al microscopio elettronico, sono stati riconosciuti tre tipi principali di decadimento batterico, nettamente diversi da quelli operati dai funghi e denominati: *tunneling*, *ero-*

sion e cavitation. I batteri dell’erosione degradano la cellulosa e l’emicellulosa delle pareti secondarie producendo profondi canali paralleli alle microfibrille della parete cellulare e lasciando residui costituiti da lignina. I batteri *tunneling* producono minuscole gallerie nelle pareti secondarie e lamelle medie mentre i batteri *cavitation* formano piccole cavità a forma di diamante o irregolari nella parete secondaria (BLANCHETTE, 2000). Mentre i batteri *tunneling* sembrano richiedere la presenza di ossigeno per la loro attività, i batteri dell’erosione possono tollerare condizioni con livelli di ossigeno estremamente bassi (SINGH *et al.*, 2016).

La maggior parte dei batteri saprofiti del legno appartiene ai phyla Proteobacteria, Actinobacteria e Acidobacteria. Essi partecipano a tutto il processo degradativo, essendo in grado di utilizzare un’ampia varietà di substrati più o meno labili, ed interagiscono con i funghi attraverso complesse relazioni sinergiche e di competizione (DE BOER *et al.*, 2005; FOLMAN *et al.*, 2008; SUN *et al.*, 2014).

Il legno morto risulta essere un ambiente favorevole per la crescita di batteri appartenenti al phylum degli Actinobacteria in quanto molti di loro sono capaci di secernere cellulasi, enzimi idrolitici che permettono la degradazione della cellulosa e dell'emicellulosa (DE BOER *et al.*, 2005). Inoltre, è presumibile che siano coinvolti anche nella degradazione della lignina (VĚTROVSKÝ *et al.*, 2014), sebbene il loro ruolo non sia ancora chiaro. Lynd *et al.* (2020) ritengono che gli attinobatteri siano colonizzatori precoci del legno morto e che, grazie alla loro azione cellulolitica contribuiscano ad aumentare la permeabilità e l'umidità del legno, favorendo così la colonizzazione fungina. Negli stadi di decomposizione più avanzati si ipotizza invece una loro maggiore specializzazione metabolica, confermata anche da una limitata diffusione della capacità di degradare la lignina (JANUSZ *et al.*, 2017). PASTORELLI *et al.* (2021) hanno trovato un maggior numero di taxa attinobatterici nei primi stadi di decomposizione del legno rispetto agli stadi più avanzati, lasciando ipotizzare un maggior coinvolgimento di questo gruppo batterico nella degradazione dei composti strutturali più labili, come appunto emicellulosa e la cellulosa, rispetto a composti più recalcitranti, come la lignina.

Sebbene molti studi abbiamo mostrato difficoltà nell'ottenere acidobatteri coltivabili, alcuni membri appartenenti alla suddivisione 1 sono stati isolati dal legno morto colonizzato dal fungo del marciume bianco *Hypholoma fasciculare* (FOLMAN *et al.*, 2008). Gli acidobatteri appartenenti a questa suddivisione preferiscono un intervallo di pH moderatamente acido (KLEINSTEUBER *et al.*, 2008), e quindi presumibilmente ben si adattano all'ambiente del legno morto. Gli acidobatteri sono stati inoltre descritti come membri abbondanti della comunità metilofila del suolo forestale, tuttavia, si sa ancora poco sulla loro fisiologia e sul ruolo che essi occupano nella decomposizione del legno morto. Una porzione rilevante del necrobiota procariotico del legno morto è costituita da batteri capaci di utilizzare i substrati carboniosi ridotti senza legami C-C, come il metano, un sottoprodotto della decomposizione della lignina operata dai funghi (TLÁSKAL *et al.*, 2021). VOROB'EV *et al.* (2009) hanno identificato la presenza di microrganismi metilofili

in associazione con il fungo *H. fasciculare*, in blocchi di legno di faggio in decomposizione. Al gruppo di batteri metilofili appartengono anche i batteri con la capacità di ossidare il metano (CH₄), i cosiddetti batteri metanofili. In un esperimento di mesocosmo eseguito utilizzando frammenti di legno morto di *Pinus nigra*, i batteri metanofili aumentavano con l'aumentare della classe di decomposizione e con l'aumentare del consumo di CH₄, suggerendo un coinvolgimento relativamente maggiore di questo gruppo microbico con il progredire della decomposizione (PASTORELLI *et al.*, 2021). MÄKIPÄÄ *et al.* (2018) hanno rilevato i metanofili come gruppo principale all'interno della comunità dei procarioti azotofissatori nella necromassa di abete rosso, supponendo la presenza di interazioni sinergiche tra metanofili e funghi, con i primi che forniscono ammonio (NH₄⁺) ai funghi in cambio del metanolo prodotto da questi ultimi (DEDYSH *et al.*, 2002).

Anche i batteri azotofissatori aumentano significativamente con il progredire della decomposizione (HOPPE *et al.*, 2014; PASTORELLI *et al.*, 2021). Utilizzando un approccio metatrascrittomico per analisi del microbioma associato alla decomposizione del faggio europeo, TLÁSKAL *et al.* (2021) hanno scoperto che la fissazione dell'azoto molecolare (N₂) è uno dei processi dominanti del ciclo dell'azoto che si verificano nel legno morto, secondo solo al processo di incorporazione dell'ammoniaca nelle molecole organiche. Contrariamente, le vie respiratorie che utilizzano i nitrati e i nitriti (denitrificazione), sembravano essere considerevolmente meno importanti nel legno morto rispetto che nel suolo, mentre mancavano del tutto i trascritti legati al processo di nitrificazione. I batteri denitrificanti sono abbondanti e diffusi nei suoli forestali. Diversi enzimi (riduttasi) sono coinvolti in sequenza nella conversione del nitrato a N₂, passando attraverso la produzione di protossido di azoto (N₂O). Non tutti i batteri denitrificanti ospitano la batteria completa di geni che codificano tutte le riduttasi del processo di denitrificazione, ma alcuni hanno la via metabolica troncata (ZUMFT, 1997). I risultati ottenuti dalla quantificazione di due geni chiave del processo di denitrificazione, i geni *nirK* e *nosZ*, e della potenziale emissione di N₂O dal legno

morto, suggeriscono che il necrobiota del legno morto possa ospitare una diversità di specie tale da guidare la denitrificazione verso la completa riduzione dei nitrati fino alla liberazione di N_2 , abbassando pertanto le emissioni di N_2O (PASTORELLI *et al.*, 2017 e 2021).

Il gene *amoA*, coinvolto nell'ossidazione dell'ammoniaca, primo step nella via della nitrificazione, è stato rilevato solo a bassi livelli sia nelle comunità batterica che in quelle archaea della necromassa forestale (PASTORELLI *et al.*, 2021; TLÁSKAL *et al.*, 2021). Poco si sa sul ruolo di questo gruppo di procarioti nella decomposizione del legno. Essi sono coinvolti anche nelle emissioni di N_2O (SHAW *et al.*, 2006) ma nel legno morto il loro contributo in questo processo sembra essere potenzialmente meno rilevante rispetto a quello svolto dai batteri denitrificanti.

2.3 Archaea

Si conosce ancora poco riguardo alle attività metaboliche dei procarioti appartenenti al dominio Archaea e al loro coinvolgimento nella degradazione della necromassa forestale. Enzimi come cellulasi e xilanasi sono stati scoperti negli archaea estremofili (WAINØ, INGORSSEN, 2003), ma non è noto se questi enzimi possano essere presenti anche in archaea temperati (RINTA-KANTO *et al.*, 2016).

Numerosi membri di questo dominio sono capaci di produrre CH_4 come sottoprodotto metabolico. L'emissione di CH_4 è il risultato dell'attività di un consorzio di microrganismi dove semplici composti carboniosi vengono prodotti dall'attività degradativa e/o fermentativa di altri microrganismi ed utilizzati come accettori terminali di elettroni da parte di archaea metanogenici (TOPP, PATTEY 1997). I funghi rompono i biopolimeri strutturali del legno ed i prodotti che ne derivano vengono utilizzati dai microrganismi del legno per produrre CO_2 e H_2 , substrati primari per il processo di metanogenesi (MUKHIN *et al.*, 2008). La colonizzazione del tessuto degli alberi viventi da parte degli archaea metanogenici è stata documentata già negli anni '70 (ZEIKUS *et al.*, 1975). Una maggiore attività metanogenica è stata trovata nelle prime fasi di decomposizione probabilmente

perché alimentata da substrati di carbonio labili non strutturali, più abbondanti nelle prime fasi della decomposizione (COVEY *et al.*, 2016). Tuttavia, nel legno in decomposizione sono stati trovati anche archaea non-metanogenici suggerendo che, insieme ai batteri, gli archaea sono una componente integrale e dinamica del necrobiota della necromassa vegetale (RINTA-KANTO *et al.*, 2016).

Ad oggi, i Thaumarchaeta sono stati trovati come membri di spicco della comunità archaea della necromassa forestale, evidenziando la versatilità e la natura cosmopolita di questo phylum nell'ambiente naturale (RINTA-KANTO *et al.*, 2016). Ma è più facile presumere che l'evoluzione del CH_4 avvenga principalmente come risultato di interazioni simbiotiche tra archaea metanogenici ed insetti xilofagi, protisti o funghi che abitano la necromassa (KUDO *et al.*, 2009; HONGO *et al.*, 2010; MUKHIN *et al.*, 2008). In un esperimento di mesocosmo condotto su legno morto di *P. nigra*, PASTORELLI *et al.* (2021) hanno scoperto la presenza di *Methanobrevibacter* correlata con un'elevata produzione di CH_4 . *Methanobrevibacter* è una specie strettamente anaerobia che vive generalmente come simbionte di protisti o adeso all'epitelio intestinale di termiti sia inferiori che superiori. Inoltre, *Methanobrevibacter* è stato trovato in grande abbondanza anche all'interno delle cellule di *Spirotrichonympha leidyi*, un flagellato del gruppo dei parabasalidi che vive nell'intestino delle termiti (HONGO *et al.*, 2010).

2.4 Ciliati

I ciliati sono uno dei phyla più abbondanti della comunità di protozoi nel suolo, ma possono abitare anche in muschi, licheni, lettiera e legno morto (FOISSNER, 1998; ADL, GUPTA, 2006). Essi sono componenti importanti della rete trofica dell'ecosistema poiché predano i microrganismi e, a loro volta, vengono predati da altri protozoi e metazoi, svolgendo così un ruolo molto importante nel riciclo dei nutrienti (FOISSNER, 1998). Comprenderne la diversità e le loro funzioni fondamentali è essenziale per la conoscenza del ciclo dei nutrienti negli ecosistemi forestali. Tuttavia, la maggior parte de-

gli studi ecologici su questo gruppo di protozoi sono stati condotti sul suolo mentre sono ancora scarsi i dati affidabili sulla loro abbondanza e sulla loro composizione tassonomica nel legno morto.

Diverse specie di ciliati hanno specifiche preferenze alimentari e tollerano specifici microclimi e condizioni abiotiche (ADL, GUPTA, 2006). Sono altamente adattabili ai cambiamenti ambientali e grazie alla capacità di sviluppare forme inattive (cisti) sono in grado di sopravvivere a condizioni avverse (RIVERA *et al.*, 1992), come per esempio l'alternanza di condizioni umido-secche. Come gli altri componenti del necrobiota, anche la composizione della comunità ciliata varia con il progredire del processo di decomposizione del legno. Il numero di taxa ciliati aumenta nelle fasi di decadimento tardivo e la comunità ciliata degli stadi più decomposti risulta più omogenea di quella degli stadi meno decomposti (PASTORELLI *et al.*, 2022). Le prime fasi di decomposizione del legno sono contraddistinte da una maggiore variabilità della qualità del legno morto dovuta probabilmente al fatto che eventi stocastici hanno portato alla colonizzazione da parte di taxa batterici e fungini con diverse capacità degradanti (FUKAMI *et al.*, 2010) e di conseguenza di taxa ciliati con diverse preferenze alimentari. Con il progredire della decomposizione i taxa microbici e di ciliati vengono selezionati principalmente secondo meccanismi deterministici (CHESSON *et al.*, 2000) controllati dai processi metabolici di degradazione dei residui legnosi complessi e dall'appetibilità dei microrganismi degradanti (JIA *et al.*, 2021).

I ciliati sono onnipresenti e si disperdono facilmente nell'aria (RIVERA *et al.*, 1992). Essi sono suscettibili a un'ampia gamma di fattori ambientali, come umidità, temperatura, pH e abbondanza di cibo, che possono indurre cambiamenti nella composizione della loro comunità (BONKOWSKI, 2004). Poiché i protisti hanno bisogno dell'acqua per essere attivi le fluttuazioni giornaliere di temperatura e umidità possono indurre cicli di incistimento ed escistamento cosicché, a causa della diversa tolleranza alle condizioni abiotiche e delle loro preferenze alimentari, in ogni momento l'habitat è occupato da individui attivi e da individui inattivi (ADL, GUPTA, 2006).

I gruppi trofici presenti nel legno morto sono molto simili a quelli presenti nel suolo con la prevalenza di batterivori e predatori, nei campioni più decomposti. Attraverso la predazione e la secrezione di metaboliti, essi regolano la dimensione e la composizione delle comunità batterica influenzando così i cicli biogeochimici del carbonio e dell'azoto (JIA *et al.*, 2021). Nel complesso, i ciliati del legno morto influenzano i tassi di nutrienti rilasciati nel suolo e nell'atmosfera e contribuiscono in modo significativo a migliorare la crescita delle piante (BONKOWSKI, 2004). I nutrienti temporaneamente immobilizzati nella biomassa batterica vengono liberati dall'azione predatrice dei ciliati, parte del carbonio ingerito viene utilizzato per la produzione di nuova biomassa ciliata mentre il resto viene restituito all'atmosfera sotto forma di anidride carbonica (CO₂). Le molecole organiche non utilizzate da nessun componente della necromassa diventano un prodotto finale non riciclato e si accumulano nel suolo contribuendo alla formazione di humus (ADL, GUPTA, 2006). L'eccesso di azoto viene escreto dai ciliati sotto forma di ammoniaca, e reso prontamente disponibile per altri organismi, contribuendo ad aumentare il contenuto totale di azoto nel legno morto e anche la fertilità del suolo (BONKOWSKI, 2004). Coerentemente, l'abbondanza dei ciliati nel legno morto è stata trovata correlata positivamente con la produzione di CO₂, il contenuto di azoto e l'abbondanza batterica (PASTORELLI *et al.*, 2022).

Le specie ciliati identificate nel legno morto sono solitamente riferibili a generi che abitano anche il suolo e per la maggior parte vengono collocate all'interno delle classi Colpodea e Spirotrichea (PASTORELLI *et al.*, 2022). I colpodidi sono abbondanti nel suolo, soprattutto in quelli inquinati (LARA *et al.*, 2007; JOUSSET *et al.*, 2010) e sono tipicamente batterivori (FOISSNER, 1998). È interessante notare che JIA *et al.* (2021) hanno mostrato una *Colpodea vescicolare* fortemente correlata alla catalasi e al polifenolo ossidasi, entrambi enzimi coinvolti nella degradazione di fonti di carbonio refrattarie, come la lignina, indicando un potenziale ruolo di questo componente del necrobiota nella degradazione del legno morto. I ciliati spirotrichi sono comuni nel suolo, nell'acqua dolce e negli ambienti mari-

ni. BARTOŠOVÁ e TIRJAKOVÁ (2008) hanno identificato colpodidi, spirotrichi e litostomi come gruppi sistematici dominanti nella corteccia e nel legno in decomposizione.

3. Interazioni interspecifiche all'interno del necrobiota

All'interno del necrobiota del legno morto le diverse componenti microbiche possono coesistere, interagire e influenzarsi a vicenda e sono il motore del funzionamento del ciclo dei nutrienti nell'ecosistema forestale.

Durante i processi di decomposizione del legno sono state osservate sia interazioni mutualistiche che antagonistiche. I funghi degradano i biopolimeri strutturali del legno morto indebolendo le barriere della lignina e rilasciando oligomeri facilmente degradabili, fornendo così opportunità per l'accesso e la crescita delle cellule batteriche. Allo stesso tempo, anche i batteri con la loro attività nelle prime fasi di decomposizione possono rendere il legno più accessibile ai funghi (FREY-KLETT *et al.*, 2011). I funghi potrebbero anche facilitare la colonizzazione da parte di cellule batteriche del suolo che aderiscono alle loro ife esplorative (FOLMAN *et al.*, 2008). D'altra parte, i processi di decomposizione operati dai funghi abbassano il pH e generano specie reattive dell'ossigeno, creando un ambiente avverso e selettivo per la colonizzazione batterica (KIELAK *et al.*, 2016). È stato visto che i funghi del marciume bianco *H. fasciculare* e *R. bicolor* possono produrre composti tossici con effetto battericida e/o batteriostatico, come gli antibiotici sesquiterpenoidi, che contrastano la colonizzazione del legno da parte di batteri o che comunque riducono il numero di batteri che lo hanno già colonizzato (FOLMAN *et al.*, 2008). Anche i batteri possono avere un effetto negativo sulla comunità fungina competendo con questi per i nutrienti a basso peso molecolare rilasciati dagli enzimi extracellulari fungini, ma d'altro canto possono anche fornire ai funghi nutrienti limitanti come l'azoto (attraverso la fissazione dell'azoto) o fattori di crescita come le vitamine (KIELAK *et al.*, 2016). Inoltre, i batteri possono detossificare l'ambiente eliminando composti inibitori la crescita fungina (JOHNSTON *et al.*, 2016).

HOPPE *et al.* (2014) hanno trovato correlazioni positive tra gli sporocarpî fungini e l'abbondanza dei geni *nifH* (codificante per la dinitrogeno-reduttasi, enzima chiave nel processo di azotofissazione) nei tronchi di legno morto di *Fagus sylvatica* e *P. abies*, suggerendo che i funghi potrebbero essere in grado di soddisfare il fabbisogno di azoto per la loro crescita vegetativa e generativa attraverso l'associazione con batteri che fissano l'azoto. Sulla stessa linea GÓMEZ-BRANDÓN *et al.* (2017) hanno osservato che nei detriti legnosi grossolani di *P. abies* in diversi stadi di decadimento naturale, l'abbondanza di funghi era fortemente correlata con l'abbondanza di copie del gene *nifH*.

Tutti gli organismi abitanti il legno morto contribuiscono in qualche maniera a trasformare i detriti di origine autotrofica e ad immettere i nutrienti liberati e materia organica nella rete trofica dell'ecosistema forestale. Con il termine "microbial loop", o catena microbica, proposto da AZAM *et al.* nel 1983, si intende proprio descrivere il processo che funge da anello di collegamento tra necromassa e rete trofica classica, garantendo il riciclo dei nutrienti e dell'energia contenuta nella materia organica legnosa (BONKOWSKI, 2004). I batteri e i funghi sono saprofiti primari, in quanto degradando i biopolimeri strutturali del legno contribuiscono al rilascio di nutrienti (ADL, GUPTA, 2006). Un certo numero di taxa di saprotrofi primari è necessario per fornire una diversità di enzimi capaci di attaccare i vari substrati, e occupare i diversi microhabitat caratterizzati da una varietà di condizioni ambientali. Il loro numero e la loro attività aumentano con il progredire della decomposizione e nelle classi di decadimento tardivo gran parte della biomassa di legno morto viene immobilizzata all'interno della biomassa fungina e batterica, in particolare come molecole della parete cellulare (chitina e mureina) (ADL, GUPTA, 2006). I saprofiti primari sono predati dai saprofiti secondari, inclusi i ciliati specializzati (BARTOŠOVÁ, TIRJAKOVÁ, 2008). Fungivori e batterivori digeriscono i saprotrofi primari e trasformano queste cellule e le loro pareti in nuova biomassa, trasferendo così carbonio organico ad un livello trofico successivo. Pertanto, l'aumento di batteri e funghi è seguito dall'aumento dei predatori di ciliati (PASTORELI *et al.*, dati non pubblicati). Diver-

se specie di ciliati hanno specifiche preferenze alimentari, influenzando così le dinamiche delle comunità batteriche e fungine e, di conseguenza, l'espressione degli enzimi associati alla decomposizione (JIA *et al.*, 2021). La catena microbica che si costituisce nella necromassa forestale contribuisce a stimolare la mineralizzazione della materia organica, aumentare la disponibilità dei nutrienti (C, N, P e S) e migliorare la crescita delle piante (BONKOWSKI, 2004, ADL, GUPTA, 2006). È stato dimostrato in numerosi studi il trasferimento di nutrienti alle piante attraverso la predazione di biomassa microbica da parte di microrganismi protisti. In quanto consumatori di una biomassa batterica in rapida crescita, i protisti mobilizzerebbero costantemente circa un terzo dell'azoto consumato sotto forma di ammoniaca, specialmente nella rizosfera vegetale, dove il rilascio continuo di essudati radicali previene la limitazione del carbonio per la crescita microbica (GEISEN *et al.*, 2018).

4. Ruolo del necrobiota nel cambiamento climatico

Il legno morto rappresenta una percentuale significativa dello stock di carbonio forestale, rappresentando il 10-20% del contenuto totale del carbonio nelle sue varie forme (*pool*) nelle foreste mature (WEEDON *et al.*, 2009). Tuttavia, questo *pool* di carbonio è transitorio perché attraverso le trasformazioni operate da microrganismi saprotrofi, viene rilasciato nell'atmosfera principalmente come CO₂ mentre il resto viene sequestrato nel suolo sotto forma di humus o all'interno della biomassa vivente (TLÁSKAL *et al.*, 2021). I microrganismi svolgono quindi un ruolo cruciale nel mantenimento dell'equilibrio tra la decomposizione della materia organica e il sequestro di carbonio nelle foreste (LLADÓ *et al.*, 2017).

La decomposizione del legno morto, insieme all'incendio boschivo, è uno dei principali input di rilascio di CO₂ dalla superficie terrestre con forti implicazioni per l'aumento della temperatura. Si prevede che il cambiamento climatico alteri la distribuzione delle specie forestali, in particolare alle latitudini e altitudini più elevate, interessando, principalmente, i

gruppi di decompositori che colonizzano specie forestali specifiche (TRESEDER *et al.*, 2014). Nei casi in cui la temperatura sia un fattore limitante, il riscaldamento climatico può aumentare la produttività delle foreste, portando ad un aumento dello stoccaggio di carbonio (KUZUYAKOV, 2011). Tuttavia, con l'aumento delle temperature, si prevede un aumento dell'attività microbica, una più rapida decomposizione della materia organica e un aumento del rilascio netto di CO₂. Infatti, l'attività microbica aumenta sotto elevate concentrazioni di CO₂, favorendo una più rapida decomposizione della sostanza organica (BALDRIAN *et al.*, 2013). Si ritiene che i cambiamenti climatici influiscano anche sulla dinamica dell'azoto nelle foreste, ed in particolare nell'ecosistema boreale, un leggero aumento della disponibilità di azoto potrebbe migliorare la decomposizione del legno influenzando la risposta dei funghi che formano cordoni miceliari (BEBBER *et al.*, 2011). Tuttavia, altri studi hanno dimostrato che un eccesso di azoto può ridurre l'attività degli enzimi ligninolitici fungini (WALDROP *et al.*, 2004). È stata verificata anche un'accelerazione dei processi di nitrificazione e denitrificazione attribuito all'aumento della temperatura (LLADÓ *et al.*, 2017). La denitrificazione è un processo che porta ad emissioni di protossido di azoto (N₂O), ed è operato da batteri ampiamente distribuiti nell'ambiente e che mostrano un'elevata diversità tassonomica (ZUMFT, 1997).

Il legno morto può costituire anche una fonte importante di emissione di CH₄ (COVEY *et al.*, 2016; PASTORELLI *et al.*, 2017 e 2021). La produzione di CH₄ è principalmente il risultato della decomposizione del materiale legnoso mediata da membri appartenenti al dominio Archaea, ma recentemente anche i funghi marciame bruno sono stati identificati per produrre CH₄ in condizioni anaerobiche (LENHART *et al.*, 2012).

Tuttavia, al momento, c'è una scarsa comprensione delle relazioni tra diversità microbica e la decomposizione del legno morto. Tutte le informazioni ottenute sulle specie microbiche o sui gruppi funzionali coinvolti nei processi di decomposizione sono di fondamentale importanza per la previsione delle risposte degli ecosistemi forestali ai cambiamenti climatici e sono necessari nuovi dati per aiutare

a chiarire i processi che regolano il riscaldamento globale e i flussi di gas ad effetto serra (greenhouse gas, GHG) dal legno morto (SINGH *et al.*, 2010).

5. Conclusioni

Il numero crescente di nuove informazioni sul necrobiota del legno morto è di fondamentale importanza per lo sviluppo di strategie forestali per la gestione del legno morto durante le operazioni selvicolturali. Infatti, durante le operazioni meccaniche di raccolta del legno morto vengono generalmente rimossi solo i tronchi ai primi stadi di decomposizione, perché la rimozione dei tronchi più decomposti è difficoltosa. Adottando i principi della gestione forestale naturalistica, una quantità di 20-50 m³ ha⁻¹ di legno morto dovrebbe essere preservata, concentrandola preferibilmente in una rete di isole di senescenza (1-2 ettari ciascuna) con un'equa distribuzione per classi di decadimento. I gestori forestali dovrebbero considerare questo aspetto per mantenere e migliorare la biodiversità nelle foreste gestite e seminaturali.

BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, R.B., BUCHANAN, P.K., CLINTON, P.W., CONE, A.J., 2000 – *Composition and diversity of fungi on decaying logs in a New Zealand temperate beech (Nothofagus) forest*, Canadian Journal of Forest Research 30: 1025-1033.
- ADL, M.S., GUPTA, V.S., 2006 – *Protists in soil ecology and forest nutrient cycling*, Canadian Journal of Forest Research 36: 1805-1817.
- AZAM, F., FENCHEL, T., ET AL., 1983 – *The ecological role of water-column microbes in the sea*, Marine Ecology Progress Series 10: 257-263
- BALDRIAN, P., ŠNAJDR, J., *et al.*, 2013 – *Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change*, Soil Biology and Biochemistry 56: 60-68.
- BARTOŠOVÁ, P., TIRJAKOVÁ, E., 2008 – *Diversity and ecology of ciliates (Alveolata: Ciliophora) living in the bark and decaying wood mass in Slovakia*, Acta Protozoologica 47: 173-187.
- BEBBER, D.P., WATKINSON, S.C., BODDY, L., DARRAH, P.R., 2011 – *Simulated nitrogen deposition affects wood decomposition by cord-forming fungi*, Oecologia 167: 1177-1184.
- BENBOW, M.E., LEWIS, A.J., TOMBERLIN, J.K. AND PECHAL, J.L., 2013 – *Seasonal necrophagous insect community assembly during vertebrate carrion decomposition*, Journal of Medical Entomology 50: 440-450.
- BENBOW, M.E., BARTON, P.S., *et al.*, 2018 – *Necrobiome framework for bridging decomposition ecology of autotrophically and heterotrophically derived organic matter*, Ecological Monographs 89: e01331.
- BLANCHETTE, R.A., 2000 – *A review of microbial deterioration found in archaeological wood from different environments*, International Biodeterioration & Biodegradation 46: 189-204.
- BLASER, S., PRATI, D., SENN-IRLET, B., FISCHER, M., 2013 – *Effects of forest management on the diversity of dead-wood-inhabiting fungi in Central European forests*, Forest Ecology and Management 304: 42-48.
- BONKOWSKI, M., 2004 – *Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited*, New Phytologist 162: 617-31.
- CAMIA A., BARBOSA P., AMATULLI G., SAN-MIGUEL-AYANZ J. 2006 – *Fire danger rating in the European Forest Fire Information System (EFFIS): Current developments*, Forest Ecology and Management, 234: S20.
- CHESSON, P., 2000 – *Mechanisms of maintenance of species diversity*, Annual Review of Ecology and Systematics 31: 343-366.
- CLAUSEN C.A., 1996. – *Bacterial associations with decaying wood: a review*, International Biodeterioration and Biodegradation 37: 101-7.
- COVEY, K.R., DE MESQUITA, C.P., *et al.*, 2016 – *Greenhouse trace gases in deadwood*, Biogeochemistry 130: 215-226.
- DANIEL, G., NILSSON, T., 1997 – *Developments in the study of soft rot and bacterial decay*. In: *Forest products biotechnology*. CRC Press, 47-72.
- DE BOER W., FOLMAN L. B., SUMMERBELL R. C., BODDY L., 2005 – *Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development*. FEMS Microbiological Review 29: 795-811.
- DEDYSH, S.N., KHMELININA, V.N., *et al.*, 2002 – *Methylocapsa acidiphila gen. nov., sp. nov., a novel methane-oxidizing and dinitrogen-fixing acidophilic bacterium from Sphagnum bog*, International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 52: 251-261.
- DOMONELL, A., BRABENDER, M., *et al.*, 2013 – *Community structure of cultivable protists in different grassland and forest soils of Thuringia*, Protobiologia 56: 1-7.
- FICHTNER, A., HÄRDLE, W. 2021 – *Forest Ecosystems: A Functional and Biodiversity Perspective*. In: Hobohm, C., *Perspectives for Biodiversity and Ecosystems, Environmental Challenges and Solutions*. Springer, Cham. 16: 383-405.
- FOISSNER, W., 1998 – *An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species*, European Journal of Protistology 34: 195-235.
- FOLMAN L.B., KLEIN GUNNEWIEK P.J., *et al.*, 2008 – *Impact of white-rot fungi on numbers and community composition of bacteria colonizing beech wood from forest soil*, FEMS Microbiology Ecology 2008, 63:181-91.

- FREY-KLETT, P., BURLINSON, P., *et al.*, 2011 – *Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists*, Microbiology and Molecular Biology Reviews, 75: 583-609.
- FUKAMI, T., DICKIE, I.A., *et al.*, 2010 – *Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood decomposer communities*, Ecology Letters 13: 675–684.
- FUKASAWA Y., OSONO T., TAKEDA H., 2009 – *Dynamics of physicochemical properties and occurrence of fungal fruit bodies during decomposition of coarse woody debris of Fagus crenata*. Journal of Forest Research 14: 20-29.
- GEISEN, S., MITCHELL, E.A., *et al.*, 2018 – *Soil protists: a fertile frontier in soil biology research*, FEMS Microbiology Reviews 42: 293-323.
- GÓMEZ-BRANDÓN, M., ASCHER-JENULL, J., *et al.*, 2017 – *Physico-chemical and microbiological evidence of exposure effects on Picea abies-Coarse woody debris at different stages of decay*, Forest Ecology and Management 391: 376–89.
- GÓMEZ-BRANDÓN M, PROBST M, *et al.*, 2020 – *Fungal communities and their association with nitrogen-fixing bacteria affect early decomposition of Norway spruce deadwood*, Scientific Reports 10: 1-11.
- GRAEVES H., 1971 – *The bacterial factor in wood decay*, Wood Science and Technology 5: 6-16.
- HATAKKA, A., HAMMEL, K.E., 2011 – *Fungal biodegradation of lignocelluloses*. In: *Industrial applications*. Springer, Berlin, Heidelberg, 319-340.
- HO, A., ANGEL, R., *et al.*, 2016 – *Biotic interactions in microbial communities as modulators of biogeochemical processes: Methanotrophy as a model system*, Frontiers in microbiology 7: 1285.
- HONGOH, Y., OHKUMA, M., 2010 – *Termite gut flagellates and their methanogenic and eubacterial symbionts*. In: *Hackstein, J.H.P., Endosymbiotic Methanogenic Archaea*. Springer: Heidelberg, Germany, 19: 55–79.
- HOPPE, B., KAHL, T., KARASCH, P., *et al.*, 2014 – *Network analysis reveals ecological links between N-fixing bacteria and wood-decaying fungi*, PLoS One 9: e88141
- JANUSZ, G., PAWLIK, A., *et al.*, 2017 – *Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution*, FEMS Microbiology Reviews 2017, 41: 941-962.
- JIA, T., LIANG, X., GUO, T., CHAI, B., 2021 – *Impact of nutrients on protozoa community diversity and structure in litter of two natural grass species in a copper tailings dam, China*, Microorganisms 9: 2250.
- JOHNSTON S.R., BODDY L., WEIGHTMAN A.J., 2016 – *Bacteria in decomposing wood and their interactions with wood-decay fungi*, FEMS Microbiology Ecology 92: 179.
- JOUSSET, A., LARA, E., *et al.*, 2010 – *Application of the denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) technique as an efficient diagnostic tool for ciliate communities in soil*, Science of Total Environment 408: 1221-1225.
- KIELAK, A.M., SCHEUBLIN, T.R., *et al.*, 2016 – *Bacterial community succession in pine-wood decomposition*, Frontiers in Microbiology 7: 231.
- KLEINSTEUBER, S., MÜLLER, F.D., *et al.*, 2008 – *Diversity and in situ quantification of Acidobacteria subdivision 1 in an acidic mining lake*, FEMS Microbiology Ecology 63: 107–117.
- KUBARTOVÁ, A., OTTOSSON, E., DAHLBERG, A., STENLID, J., 2012 – *Patterns of fungal communities among and within decaying logs, revealed by 454 sequencing*, Molecular Ecology 21 (18): 4514-4532.
- KUDO, T., 2009 – *Termite-microbe symbiotic system and its efficient degradation of lignocellulose*, Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry 73: 2561–2567.
- KUZYAKOV, Y., 2011 – *Prime time for microbes*, Nature Climate Change 1: 295-297.
- LA FAUCI, A., BAGNATO, S., GUGLIOTTA, O.I., MERCURIO, R., 2006 – *Osservazioni preliminari sulla necromassa in popolamenti di pino laricio nel Parco Nazionale dell'Aspromonte Forest@ 3: 54-62.*
- LARA, E., BERNEY, C., *et al.*, 2007 – *Cultivation-independent analysis reveals a shift in ciliate 18S rRNA gene diversity in a polycyclic aromatic hydrocarbon-polluted soil*, FEMS Microbiology Ecology 62: 365-373.
- LENHART, K., BUNGE, M., *et al.*, 2012 – *Evidence for methane production by saprotrophic fungi*, Nature Communications 3: 1-8.
- LLADÓ, S., LÓPEZ-MONDÉJAR, R., BALDRIAN, P., 2017 – *Forest soil bacteria: Diversity, involvement in ecosystem processes, and response to global change*, Microbiology and Molecular Biology Reviews 81: e00063–16.
- LYND, L.R., WEIMER, P.J., VAN ZYL, W.H., PRETORIUS, I.S., 2020 – *Microbial cellulose utilization: fundamentals and biotechnology*, Microbiology and Molecular Biology Reviews 66: 506-577.
- MÄKIPÄÄ, R., LEPPÄNEN, S.M., *et al.*, 2018 – *Methanotrophs are core members of the diazotroph community in decaying Norway spruce logs*, Soil Biology and Biochemistry 120: 230–232.
- MAGNÚSSON, R.Í., TIETEMA, A., *et al.*, 2016 – *Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils*, Forest Ecology and Management 377: 1–15.
- MUKHIN, V.A., VORONIN, P.Y., 2008 – *A new source of methane in boreal forests*, Applied Biochemistry and Microbiology 44: 297–299.
- MÜLLER, J., BÜTLER, R., 2010 – *A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests*, European Journal of Forest Research 129: 981–992.
- OVASKAINEN, O., SCHIGEL, D., *et al.*, 2013 – *Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi*, The ISME journal 7: 1696-1709.
- PALETTO, A., FERRETTI, F., *et al.*, 2012 – *Ecological and environmental role of deadwood in managed and unmanaged forests*. In: *Diez, J.J., Sustainable Forest Management*. In-Tech Open Access Publisher, 219-238.
- PARFITT, D., HUNT, J., *et al.*, 2010 – *Do all trees carry the seeds of their own destruction? PCR reveals numerous wood decay fungi latently present in sapwood of a wide range of angiosperm trees*, Fungal Ecology 3: 338-346.

- PARISI, F., PIOLI, S., *et al.*, 2018 – *Linking deadwood traits with saproxylic invertebrates and fungi in European forests—a review*, *iForest-Biogeosciences and Forestry* 11: 423.
- PASTORELLI, R., AGNELLI, A.E., *et al.*, 2017 – *Analysis of microbial diversity and greenhouse gas production of decaying pine logs*, *Forests* 8: 224.
- PASTORELLI, R., PALETTO, A., *et al.*, 2020 – *Microbial communities associated with decomposing deadwood of downy birch in a natural forest in Khibiny Mountains (Kola Peninsula, Russian Federation)*, *Forest Ecology and Management* 455: 117643.
- PASTORELLI, R.; PALETTO, A.; *et al.*, 2021 – *Microbial diversity and ecosystem functioning in deadwood of black pine of a temperate forest*, *Forests* 12: 1418.
- PASTORELLI, R., CUCU, M.A., *et al.*, 2022 – *Analysis of ciliate community diversity in decaying Pinus nigra logs*, *Forests* 13: 642.
- PREWITT, L., KANG, Y., KAKUMANU, M.L., WILLIAMS, M., 2014 – *Fungal and bacterial community succession differs for three wood types during decay in a forest soil*, *Microbial Ecology* 68: 212-221.
- PURAHONG, W., PIETSCH, K. A., *et al.*, 2017 – *Characterization of unexplored deadwood mycobiome in highly diverse subtropical forests using culture-independent molecular technique*, *Frontiers in Microbiology* 8: 574.
- PURAHONG W., WUBET T., *et al.*, 2018 – *Determinants of deadwood-inhabiting fungal communities in temperate forests: molecular evidence from a large scale deadwood decomposition experiment*, *Frontiers in Microbiology* 9: 2120.
- RAJALA, T., TUOMIVIRTA, T., PENNANEN, T., MÄKIPÄÄ, R., 2015 – *Habitat models of wood-inhabiting fungi along a decay gradient of Norway spruce logs*, *Fungal Ecology* 18: 48-55.
- RINTA-KANTO, J.M., SINKKO, H., *et al.*, 2016 – *Natural decay process affects the abundance and community structure of bacteria and archaea in Picea abies logs*, *FEMS Microbiology Ecology* 92: fiw087.
- RIVERA, F.; LUGO, A.; *et al.*, 1992 – *Seasonal distribution of air-borne Protozoa in Mexico-City and its suburbs*, *Water, Air, and Soil Pollution* 61: 17-36.
- ROCK, J., BADECK, F.W., HARMON, M.E., 2008 – *Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources*, *European Journal of Forest Research* 127: 301-313.
- SAVORY, J.G., 1954 – *Breakdown of timber by ascomycetes and fungi imperfecti*, *Annals of Applied Biology* 41:336-47.
- SCHWARZE, F.W., ENGELS, J., MATTHECK, C., 2000 – *Fungal strategies of wood decay in trees*, Springer Science & Business Media.
- SHAW, L.J., NICOL, G.W., *et al.*, 2006 – *Nitrosospora spp. can produce nitrous oxide via a nitrifier denitrification pathway*, *Environmental Microbiology* 8: 214–222.
- SINGH, B.K., BARDGETT, R.D., SMITH, P., REAY, D.S., 2010 – *Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options*, *Nature Reviews Microbiology* 8: 779-790.
- SINGH, A.P., KIM, Y.S., SINGH, T., 2016 – *Bacterial degradation of wood*, In: *Secondary xylem biology*. Academic Press, 169-190.
- SUN H., TERHONEN E., KASANEN R., ASIEGBU F. O., 2014 – *Diversity and community structure of primary wood-inhabiting bacteria in boreal forest*, *Geomicrobiology Journal* 31: 315-324.
- TLÁSKAL, V., BRABCOVÁ, V., *et al.*, 2021 – *Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition* *mSystems* 6: e01078–20.
- TOPP, E., PATTEY, E., 1997 – *Soils as sources and sinks for atmospheric methane*, *Canadian Journal of Soil Science* 77: 167-177.
- TRESEDER, K.K., BENT, E., BORNEMAN, J., MCGUIRE, K.L., 2014 – *Shifts in fungal communities during decomposition of boreal forest litter*, *Fungal Ecology* 10: 58-69.
- WAINØ, M., INGVORSEN, K., 2003 – *Production of β -xylanase and β -xylosidase by the extremely halophilic archaeon Halorhabdus utahensis*, *Extremophiles* 7: 87-93.
- WALDRUP, M.P., ZAK, D.R., *et al.*, 2004 – *Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity*, *Ecological Applications* 14: 1172-1177.
- WEEDON, J.T., CORNWELL, W.K., *et al.*, 2009 – *Global meta-analysis of wood decomposition rates: A role for trait variation among tree species?* *Ecology Letters* 12: 45–56.
- WEI Y., DAI Y., 2004 – *Ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem*, *Journal of Applied Ecology* 15: 1935–1938.
- VĚTROVSKÝ, T., STEFFEN, K.T., BALDRIAN, P., 2014 – *Potential of cometabolic transformation of polysaccharides and lignin in lignocellulose by soil Actinobacteria*, *PLoS One* 9: e89108.
- VOROBEV, A.V., DE BOER, W., *et al.*, 2009 – *Methylovirgula ligni gen. nov., sp. nov., an obligately acidophilic, facultatively methylotrophic bacterium with a highly divergent mxaF gene*, *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 59: 2538–2545.
- ZEIKUS, J.G., HENNING, D.L., 1975 – *Methanobacterium arbophilicum sp. nov. An obligate anaerobe isolated from wetwood of living trees*, *Antonie van Leeuwenhoek* 41: 543–552.
- ZUMFT, W.G., 1997 – *Cell biology and molecular basis of denitrification*, *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61: 533–616.

Roberta Pastorelli

E-mail: roberta.pastorelli@crea.gov.it
 Centro di Ricerca Agricoltura e Ambiente
 Consiglio per la Ricerca in Agricoltura
 e l'Analisi dell'Economia Agraria (CREA-AA)
 via di Lanciola 12/A, 50125 Firenze
 Tel. 055 2492247

PAROLE CHIAVE: *decomposizione del legno morto, interazioni tra microrganismi, emissioni di CO₂, N₂O e CH₄*

RIASSUNTO

Negli ultimi decenni si è sempre più affermata la tendenza di gestire le foreste secondo criteri di sostenibilità consentendo la diffusione di pratiche volte a considerare tutte le sue componenti. Il legno morto costituisce una componente importante dell'ecosistema forestale, avendo un ruolo fondamentale nel fornire nutrienti e habitat per un'ampia gamma di organismi saprofiti ed eterotrofi e contribuendo considerevolmente alla formazione del suolo e allo stoccaggio del carbonio. Il legno morto è colonizzato da una pletera di organismi appartenenti a vari regni che si sono evoluti per utilizzare la materia organica in decomposizione. Questa comunità di specie sia eucariotiche che procariote può essere definita "necrobiota". Attraverso le interazioni che intercorrono tra i vari componenti, il necrobiota influenza i tassi di decadimento del legno morto e svolge un ruolo cruciale nell'equilibrio tra la decomposizione della materia organica, il sequestro del carbonio e gli scambi di gassosi (ad esempio anidride carbonica) dal suolo all'atmosfera.

Lo scopo di questo lavoro è quello di fornire una visione generale sulla biodiversità e sul ruolo delle comunità microbiche che abitano il legno morto e sul loro possibile coinvolgimento nell'emissione di gas ad effetto serra.

KEY WORDS: *deadwood decomposition, microbial interactions, CO₂, N₂O e CH₄ emissions*

ABSTRACT

In recent decades, the trend of managing forests according to sustainability criteria has increasingly established, allowing the spread of practices aimed at considering all its components. Deadwood is an important component of the forest ecosystem, playing a fundamental role in providing nutrients and habitats for a wide range of saprophytic and heterotrophic organisms and contributing considerably to soil formation and carbon storage. Deadwood is colonized by a plethora of organisms from various kingdoms that have evolved the ability to utilize decaying organic matter. This community of both eukaryotic and prokaryotic species can be defined as "necrobiota". Through the interactions between its various components, the necrobiota influences the decay rates of deadwood and plays a crucial role in the balance between the decomposition of organic matter, carbon sequestration and the exchanges of gases (for example carbon dioxide) from the soil to the atmosphere.

The aim of the present work is to provide an overview on the biodiversity and the role of the microbial communities that inhabit deadwood and on their possible involvement in greenhouse gases emissions.