Società Italiana di Ecologia

SCIENZA E SOCIETÀ

L'Ecologia per un futuro migliore

Secondo Volume

2023

A cura del Consiglio Direttivo della Società Italiana di Ecologia

Questo libro è stato realizzato dal Consiglio Direttivo della Società Italiana di Ecologia in carica nel Quadriennio 2019 – 2022: Elisa Anna Fano, Presidentessa; Antonio Pusceddu, Vicepresidente; Antonio Mazzola, Past President; Consiglieri: Edoardo Calizza, Gianluca Corno, Antonio Finizio, Antonella Penna, Flora Angela Rutigliano, Salvatrice Vizzini.

ISBN: 9791221038484

ISBN 979-12-210-3848-4

Layout: Antonio Pusceddu

Immagine di Copertina:
Tramonto sulla rada di Alghero (Sardegna, Italia); foto di Antonio Pusceddu

INDICE

INDICE i

PREFAZIONE ii

di Elisa Anna Fano e Antonio Pusceddu

1. SERVIZI ECOSISTEMICI DI REGOLAZIONE NELLE AREE METROPOLITANE: RIMOZIONE DI INQUINANTI ATMOSFERICI E MITIGAZIONE DELL'ISOLA DI CALORE URBANA Pagina 1

di Fausto Manes e Alessandro Sebastiani

2. IL RESTAURO AMBIENTALE DEI FONDALI INTERESSATI DAL NAUFRAGIO DELLA CONCORDIA Pagina 10

di Gian Domenico Ardizzone, Andrea Belluscio, Edoardo Casoli, Daniele Ventura, Sara Cardone, Lorenzo Donnini, Fulvia Farina, Gianluca Mancini

3. ECOLOGIA DELLE MALATTIE, PANDEMIE E COVID-19 Pagina 26

di Marino Gatto, Renato Casagrandi, Lorenzo Mari

4. LE BIOINVASIONI DI SPECIE ALIENE NEL MEDITERRANEO Pagina 38

di Anna Occhipinti-Ambrogi e Agnese Marchini

5. UNA MONTAGNA DI ECOSISTEMI Pagina 50

di Antonello Provenzale

6. I VIRUS MARINI: LA MAGGIORANZA INVISIBILE CHE CONTROLLA IL FUNZIONAMENTO DEGLI OCEANI Pagina 64

di Cinzia Corinaldesi e Michael Tangherlini

PREFAZIONE

È con grande piacere che vi presentiamo il secondo volume del nostro Quaderno di Ecologia.

Come nel volume di apertura, abbiamo cercato di trattare temi di ampio respiro che siano chiarificatori di dibattiti mediatici e non in corso ma anche che rendano chiaro a tutti, soprattutto ai non addetti ai lavori, quanto il nostro mondo sia bello ma, soprattutto, quanto sia importante tutelarlo per tutto quello che ci dà gratuitamente, dall'aria che respiriamo, al cibo che mangiamo, all'acqua che beviamo.

Speriamo che anche questo volume spinga i giovani ad essere diversi da noi, ad essere meno legati al concetto del "tutto e subito" ma piuttosto che perseguano la strada dell'equilibrio con il Capitale Naturale.

Ringraziamo i colleghi che hanno fatto sì che il secondo volume abbia visto la luce, in ordine rigorosamente alfabetico:

Gian Domenico Ardizzone ed i suoi giovani collaboratori
Cinzia Corinaldesi e Michael Tangherlini
Marino Gatto, Renato Casagrandi e Lorenzo Mari
Fausto Manes e Alessandro Sebastiani
Anna Occhipinti-Ambrogi e Agnese Marchini
Antonello Provenzale

Con l'augurio che questo nuovo Quaderno possa esservi utile per il futuro.

Elisa Anna Fano ed Antonio Pusceddu

Può ben darsi che l'ecologia sia la più importante delle scienze dal punto di vista della sopravvivenza nel tempo del genere umano, ma è certamente una delle meno conosciute e comprese dall'opinione pubblica.

Valerio Giacomini (1980) citando Marston Bates (1962)

1. SERVIZI ECOSISTEMICI DI REGOLAZIONE NELLE AREE METROPOLITANE: RIMOZIONE DI INQUINANTI ATMOSFERICI E MITIGAZIONE DELL'ISOLA DI CALORE URBANA

Fausto Manes e Alessandro Sebastiani

Dipartimento di Biologia Ambientale, Sapienza Università di Roma

1.1 Introduzione

Le aree urbane occupano circa l'1% della superficie del Pianeta; ciononostante, esse ospitano più della metà della popolazione globale e sono responsabili per il 75% delle emissioni mondiali di CO_2 (UN, 2022; REN21 Secretariat, 2019). Il processo di urbanizzazione, che con tempi e modi differenti ha interessato e continua ad interessare tutti i continenti (Seto et al., 2011), comporta rilevanti modificazioni dell'ambiente naturale.

Molte attività antropiche contribuiscono alla formazione di inquinanti quali il **particolato atmosferico**, gli **ossidi di azoto** e l'**ozono troposferico,** che esercitano un impatto diretto sulla salute dell'uomo comportando un aumento dell'incidenza di malattie cardiache e polmonari e dei tumori (Kampa et al., 2008; Cattani et al., 2017; Zscheppang et al., 2008). Secondo le stime dell'Agenzia Europea per l'Ambiente (EEA, 2021), nel 2017 si sono verificate nei 27 paesi dell'Unione Europea (Regno Unito escluso) circa 307.000 morti premature attribuibili all'esposizione al particolato atmosferico e 16.800 causate dall'esposizione acuta all'ozono troposferico (EEA, 2021). L'inquinamento dell'aria costituisce quindi uno dei principali fattori di rischio per la salute della popolazione europea.

Le attività antropiche ricoprono un ruolo di primo piano anche in relazione ai cambiamenti climatici: l'elevato consumo di energia, prodotta grazie all'utilizzo di combustibili fossili, causa l'immissione in atmosfera di gas serra come la CO_2, esacerbando l'effetto serra e favorendo l'innalzamento della temperatura globale. A tal proposito, si fanno sempre più frequenti le cosiddette **ondate di calore**, periodi prolungati di caldo anomalo durante la stagione estiva. Le ondate di calore vengono considerate come uno tra i maggiori rischi naturali per l'uomo e, tra il 2000 ed il 2016, il numero di persone esposte a tale fenomeno è cresciuto di 125 milioni (WHO, 2022). Negli ambienti urbani, le ondate di calore sono aggravate dal cosiddetto effetto "**Isola di Calore Urbana**" (Oke, 1982; Marando et al., 2022) il quale, principalmente a causa delle proprietà termiche dei materiali da costruzione, fa sì che la temperatura urbana sia di diversi gradi superiore rispetto a quella delle aree rurali circostanti. In un recente studio pubblicato su *The Lancet* (Watts et al., 2020) è stato stimato che in UE, tra la popolazione sopra i 65 anni, nel 2018 si sono verificate 104.000 morti riconducibili alle ondate di calore, circa un terzo di quelle mondiali attribuibili a questo fenomeno per lo stesso anno.

Le aree verdi, ed in particolare le foreste urbane e periurbane, hanno la capacità di fornire importanti **servizi ecosistemici**, cioè benefici diretti e indiretti che ricoprono un ruolo di prim'ordine per la salute e per il benessere (Chiabai et al., 2018; Orioli et al., 2019).

I servizi ecosistemici vengono generalmente raggruppati all'interno di tre classi principali: i) servizi di approvvigionamento, nei quali rientrano ad esempio la produzione di legname, cibo, fibre e prodotti

utili all'industria cosmetica; ii) servizi di regolazione, che comprendono, tra l'altro, la rimozione di inquinanti, l'assorbimento di CO_2 , la mitigazione del clima e l'impollinazione; iii) servizi culturali, costituiti ad esempio dal valore estetico del paesaggio e dalla possibilità di praticare attività sportive e ricreative in natura (Lausi et al., 2022).

Nelle aree urbane, i servizi ecosistemici di regolazione, inclusa la rimozione di inquinanti atmosferici quali particolato e ozono troposferico (Manes et al., 2012a), l'assorbimento e il sequestro di CO_2 all'interno delle biomasse legnose e la mitigazione delle elevate temperature urbane (Marando et al., 2019) ricoprono un ruolo di grande importanza. La funzione svolta dal verde urbano viene messa in evidenza anche nella Strategia Europea per la biodiversità al 2030, nella quale tutte le città con almeno 20.000 abitanti sono invitate a dotarsi di un piano ambizioso di forestazione, e nel più recente Piano Nazionale di Ripresa e Resilienza (PNRR, Misura 2, Componente 4), che contiene interventi specifici per la forestazione urbana. Questa misura è in accordo con quanto proposto dalla Strategia Europea al 2030, che prevede di mettere a dimora 3 miliardi di alberi in Europa.

1.2 Inquinamento da ozono troposferico

L'ozono troposferico è un inquinante secondario; esso non viene cioè immesso direttamente in atmosfera, ma si forma quando alcuni inquinanti primari (soprattutto ossidi d'azoto e composti organici volatili) danno luogo, in presenza di radiazione solare e temperature elevate, a reazioni fotochimiche. Negli strati superiori, a livello stratosferico, l'Ozono "scherma" la radiazione solare ultravioletta, evitando che questa provochi danni alla salute umana sia di lieve entità (scottature solari), sia molto gravi, tra cui il melanoma. Tuttavia, nello strato inferiore dell'atmosfera, la troposfera, l'ozono provoca irritazione delle mucose degli occhi, deficit della funzionalità polmonare e infiammazione dell'apparato respiratorio, che talvolta possono richiedere il ricovero ospedaliero (Ackerman-Liebrick et al., 1995). La stretta dipendenza dalla radiazione solare e dalle alte temperature fa sì che la concentrazione di ozono a livello della bassa troposfera sia generalmente più elevata durante il periodo estivo; per lo stesso motivo i Paesi sud-europei sono in media maggiormente soggetti ad inquinamento da ozono rispetto a quelli del nord (Manes et al., 2012a).

L'Agenzia Europea per l'Ambiente (EEA, 2020), che acquisisce dati da 37 Paesi, inclusi quelli appartenenti all'Unione Europea, riporta che nel 2018 il 41% delle centraline di monitoraggio ha registrato concentrazioni superiori al valore obiettivo per la protezione della salute umana fissato nella direttiva 2008/50/CE (120 $\mu g\ m^{-3}$ di media massima su 8 ore, da non eccedere più di 25 giorni l'anno). In base a quanto premesso, emerge l'importanza che la riduzione della concentrazione di ozono troposferico, anche attraverso le cosiddette *nature-based solutions*, riveste sulla salute umana.

Come riportato in diversi studi (Manes et al., 2012b, Fusaro et al., 2018), le piante hanno la capacità di assorbire l'ozono troposferico attraverso le aperture stomatiche e di sottrarlo alla troposfera anche attraverso processi non stomatici di deposizione. In uno studio condotto da Manes et al (2012a) la vegetazione delle foreste urbane e periurbane del Comune di Roma è stata classificata secondo tre diversi gruppi funzionali: le conifere, le latifoglie sempreverdi e le latifoglie decidue, caratterizzate da evidenti differenze nei tratti morfologici e funzionali. Per ciascun gruppo funzionale sono stati calcolati i valori di rimozione di ozono troposferico per le annate 2003 e 2004 (Tabella 1.1), che ammontano

rispettivamente a **311,6 e 306,9 Mg di ozono**; sono osservabili evidenti differenze annuali e stagionali tra i diversi gruppi funzionali.

Tabella 1.1. Rimozione di Ozono annuale e stagionale per i tre gruppi funzionali di vegetazione all'interno del Comune di Roma. La rimozione è espressa sia in valori totali (Mg di Ozono rimosso) che normalizzati per l'estensione del gruppo funzionale di vegetazione considerato (kg ha^{-1}).

		Latifoglie sempreverdi		Latifoglie decidue		Conifere		Totale	
Stagione	Anno	Totale (Mg)	Normalizzata (kg ha^{-1})	Totale (Mg)	Normalizzata (kg ha^{-1})	Totale (Mg)	Normalizzata (kg ha^{-1})	Totale (Mg)	Normalizzata (kg ha^{-1})
Inverno	2003	9,9	4,7	0,0	0,0	2,6	1,6	12,5	1,7
	2004	11,6	5,5	0,0	0,0	8,1	0,5	19,7	2,7
Primavera	2003	41,9	19,8	81,9	23,6	11,4	7,1	135,2	18,8
	2004	25,7	12,1	71,4	20,5	17,2	10,7	114,4	15,9
Estate	2003	41,6	19,6	45,9	13,2	43,5	27,1	131,0	18,2
	2004	34,5	16,3	72,9	21,0	44,5	27,7	151,9	21,1
Autunno	2003	10,5	5,0	16,6	4,8	5,2	3,2	32,3	4,5
	2004	5,5	2,6	7,4	2,1	8,1	0,5	21,1	2,9
Annuale	2003	103,9	49,0	144,4	41,6	62,7	39,1	311,1	43,2
	2004	77,4	36,5	151,7	43,7	77,8	48,5	306,9	42,6

Per valutare il ruolo della biodiversità funzionale nella fornitura di questo servizio ecosistemico, sono stati prodotti tre scenari alternativi di copertura forestale, ciascuno dei quali è composto da un unico gruppo funzionale tra quelli precedentemente indicati. Ognuno di questi scenari ha mostrato una variabilità interannuale per la rimozione di ozono troposferico superiore a quella osservata nel caso reale; è quindi possibile affermare che la biodiversità funzionale, intesa come la presenza di specie con tratti ecofisiologici differenti, favorisce la stabilità nella fornitura del servizio ecosistemico considerato, anche quando vengono a verificarsi annate "anomale" dal punto di vista climatico.

1.3 Inquinamento da Particolato atmosferico

Con "particolato atmosferico" (PM) si fa riferimento a tutte quelle sostanze solide o liquide, organiche o inorganiche, sospese in atmosfera. Il PM può essere un inquinante sia primario che secondario, ed è emesso prevalentemente da fonti antropiche appartenenti al settore dei trasporti, delle attività commerciali e del riscaldamento domestico (EEA, 2020). Il particolato non viene classificato in base alla sua composizione chimica, che può variare a seconda del contesto, ma in relazione al diametro aerodinamico, parametro utilizzato per descrivere il comportamento delle particelle sospese in atmosfera. L'azione dannosa del PM sulla salute dell'uomo è stata ampiamente documentata: esso ha la capacità di depositarsi in profondità nei polmoni e, in alcuni casi, le particelle ultrafini possono entrare nel circolo sanguigno. Questo può portare ad asma, ridotta capacità polmonare, tosse ed irritazione delle vie respiratorie e patologie cardiovascolari (De Marco et al., 2019). In uno studio pubblicato su *The Lancet Oncology* (Raaschou-Nielsen et al., 2013), è stato possibile osservare che con un aumento della concentrazione di $PM_{2,5}$ pari a 5 µg m^{-3} incrementa del 18% il rischio relativo di ammalarsi di tumore ai polmoni; per il PM_{10}, un aumento della concentrazione pari a 10 µg m^{-3} incrementa il suddetto rischio del 22%. Per questo motivo, L'IARC (*International Agency for Research on Cancer*) ha classificato il PM come sostanza sicuramente cancerogena. L'inquinamento da PM è molto diffuso in Europa: la EEA riporta che, nel 2017, il 19% delle stazioni di monitoraggio della qualità

dell'aria ha rilevato concentrazioni di PM_{10} superiori al limite giornaliero stabilito all'interno della direttiva 2008/50/CE (pari a 50 µg m^{-3} da non eccedere più di 35 volte l'anno).

Alla luce di ciò, è importante sottolineare che le foreste urbane e periurbane contribuiscono, mediante la fornitura di servizi ecosistemici di regolazione, alla riduzione della concentrazione di PM in atmosfera: la vegetazione arborea, infatti, adsorbe il particolato sulla lamina fogliare grazie all'azione di tricomi e cere epicuticolari che trattengono le particelle (Nowak et al., 1994; Fusaro et al., 2021; Muresan et al., 2022).

In uno studio condotto su 10 Città Metropolitane italiane (Manes et al., 2016) è stata stimata la quantità di PM_{10} rimossa dalle foreste urbane e periurbane per l'anno 2003. Tale lavoro è stato condotto attraverso un approccio modellistico basato su dati di copertura del suolo, dati di inquinamento, stime della velocità di deposizione del particolato sulla lamina fogliare e stime di Leaf Area Index (LAI, m^2 di superficie fogliare proiettata su m^2 di suolo), indice adimensionale utilizzato per quantificare la densità fogliare della chioma. La copertura forestale è stata raggruppata secondo 7 differenti tipologie fisionomico-strutturali di vegetazione; contestualmente, utilizzando il valore di esternalità (aggiornato per il presente contributo al 2020, EEA 2020), definito come il costo sociale del particolato in termini di salute umana, danni all'ambiente e ai manufatti antropici, stimato pari a 107.384 € (EEA, 2020) per tonnellata, è stato calcolato il valore monetario associato al servizio ecosistemico di rimozione del PM (Tabella 1.2). In totale, per l'anno considerato, la rimozione di PM_{10} ammonta a oltre 14.299,9 Mg, per un valore monetario stimato pari a 1.535,6 Milioni di €.

Tabella 1.2. Rimozione di PM_{10} da parte delle foreste urbane e periurbane in 10 Città Metropolitane italiane.

Città metropolitana	Area forestata (ha)	Rimozione Normalizzata ($g*m^{-2}$)	Rimozione Totale (Mg)	Valore monetario (€ 10^6)
Bari	17.814,9	0,38	68,9	7,4
Bologna	79.008,4	1,50	1.194,9	128,3
Firenze	162.891,4	1,66	2.712,5	291,3
Genova	120.945,7	2,00	2.435,2	261,5
Milano	5.481,5	1,54	84,8	9,1
Napoli	17.077,3	2,94	504,0	54,1
Reggio Calabria	129.321,8	2,04	2.647,7	284,3
Roma	111.955,5	2,08	2.319,8	249,1
Torino	195.149,0	1,18	2.320,5	249,2
Venezia	861,6	1,34	11,7	1,3
Totale	847.507,1		14.299,9	1.535,6

Prendendo in esame le diverse tipologie fisionomico-strutturali (Figura 1.1), emerge che le sempreverdi hanno la capacità di adsorbire maggiori quantità di PM_{10} rispetto alle specie decidue (Marando et al 2016). Questo risultato è dovuto a differenti fattori: in primo luogo, le sempreverdi mantengono la copertura fogliare per tutto l'anno, garantendo continuità nella fornitura del servizio ecosistemico. Tale aspetto deve essere considerato anche in virtù del fatto che l'inquinamento da PM_{10} si manifesta

prevalentemente in inverno, e quindi le sempreverdi ricoprono un ruolo chiave, grazie alla loro capacità di adsorbire particolato quando le concentrazioni sono generalmente più elevate. In secondo luogo, la morfologia fogliare incide sulla capacità di ciascuna specie di adsorbire particolato. In tal senso, sebbene i meccanismi non siano stati ancora del tutto compresi, numerosi studi (Beckett et al., 1998; Sæbø et al., 2012) riportano che le conifere hanno una maggior capacità di adsorbire PM sulla superficie fogliare rispetto alle latifoglie.

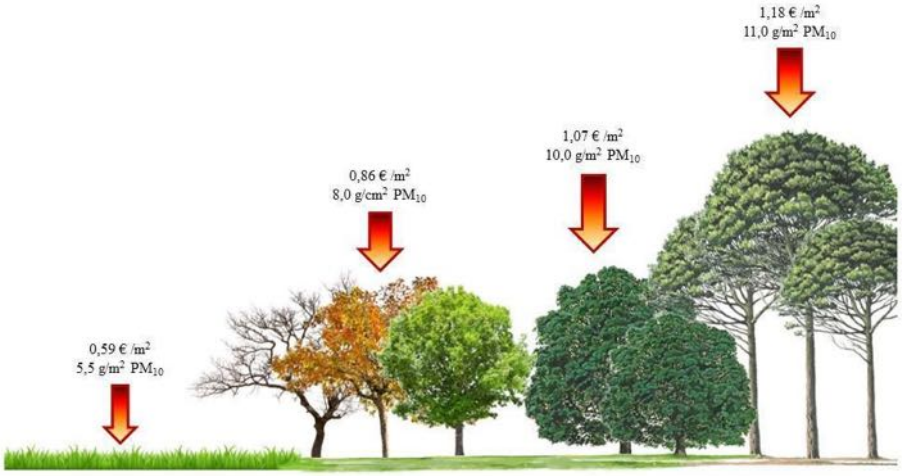


Figura 1.1. Rappresentazione schematica della funzione di miglioramento della qualità dell'aria (g m^{-2} di PM_{10} rimosso) fornita dalle foreste urbane e periurbane e relativo valore monetario calcolato sulla base di valori di esternalità negativa (dati relativi a Manes et al., 2016; EEA, 2020).

1.4 Effetto Isola di Calore Urbana

L'isola di calore urbana (*Urban Heat Island*, UHI) è un fenomeno per il quale si osservano temperature più elevate nelle aree urbane rispetto alle aree rurali circostanti. Questa differenza è mediamente pari a 1-3 °C, ma può raggiungere anche 8-9 °C nelle grandi città (Phelan et al., 2015). L'UHI è nota per via dell'effetto dannoso che esercita sulla salute umana; ciò avviene sia per l'esposizione cronica a temperature elevate, sia a causa della pericolosa associazione con le ondate di calore, eventi che stanno aumentando di frequenza ed intensità in relazione al cambiamento climatico in atto.

L'UHI è essenzialmente legata al grado di urbanizzazione, ed è spesso determinata da fattori come la morfologia urbana, il consumo di suolo e le attività antropiche; ne consegue che l'urbanizzazione, in costante aumento, è un fattore chiave nell'amplificazione di tale problema. L'intensità dell'UHI può essere quantificata utilizzando diversi strumenti, come le immagini satellitari che permettono di stimare la temperatura delle superfici urbane e/o le stazioni di monitoraggio microclimatico che misurano la temperatura dell'aria.

Le infrastrutture verdi possono giocare un ruolo chiave nel mitigare l'effetto dell'UHI sulla salute umana. Il loro potenziamento è infatti riconosciuto come una delle misure più importanti per promuovere un ambiente urbano resiliente in quanto forniscono, tra gli altri, il servizio ecosistemico di regolazione del clima su scala locale (Saaroni et al., 2018, Haines-Young & Potschin 2018); in particolare gli alberi abbattono sensibilmente la temperatura urbana tramite due processi: la traspirazione e l'ombreggiamento.

In uno studio condotto nella città di Stoccolma (Jansson et al., 2007) è stata stimata una differenza di temperatura tra un parco e l'area edificata circostante pari a 0,5 - 0,8 °C, mentre, nella città di Roma, Marando et al (2019) hanno mostrato **come varie tipologie di verde**, nello specifico un'ampia riserva naturale, una foresta urbana e una alberatura stradale, presentino una **temperatura superficiale fino a 3,2 °C inferiore rispetto alle aree circostanti**. È inoltre interessante notare come l'effetto di raffrescamento (*cooling effect*) più marcato, percepibile fino ad una distanza di 170 metri, si sia riscontrato per la foresta periurbana di Castelporziano; tale capacità di raffreddamento è stabile negli anni, anche quando si presentano condizioni sfavorevoli per la vegetazione, come aridità ed elevate temperature. Le altre tipologie di verde hanno presentato un *cooling effect* percepibile fino a 100 m (foresta urbana) e 30 m (alberatura stradale), ed una maggiore suscettibilità agli stress subiti nelle diverse annate. La Figura 1.2 mostra un transetto urbano-rurale di temperatura superficiale stimata da dati satellitari per il Comune di Roma. È possibile osservare come i valori più bassi di temperatura si rinvengono in corrispondenza di foreste urbane e periurbane e di corpi idrici (Infrastrutture verdi e blu).

In sintesi, la sola implementazione dell'infrastruttura verde urbana non è sufficiente a porre rimedio alle problematiche ambientali che interessano le aree urbane. È infatti necessario porre in atto politiche di riduzione delle emissioni aumentando la produzione di energia da fonti rinnovabili così come dichiarato durante la COP26 di Glasgow (2021), per poter conseguire gli obiettivi dell'accordo di Parigi sui cambiamenti climatici raggiunto in occasione della COP21 (2015).

Tuttavia, il potenziamento delle infrastrutture verdi attraverso interventi mirati ad incrementare la biodiversità funzionale e la fornitura di servizi ecosistemici permette di contrastare l'inquinamento atmosferico e l'effetto isola di calore, apportando un miglioramento significativo alla qualità della vita dei residenti e aumentando al tempo stesso la resilienza delle città. Gli interventi di forestazione urbana non possono prescindere da un'accurata selezione delle specie autoctone da mettere a dimora, al fine di limitare eventuali disservizi ecosistemici, tra i quali ricordiamo la produzione di sostanze allergeniche e/o di Composti Organici Volatili.

Recentemente, in virtù del crescente interesse rivolto allo studio dei servizi ecosistemici, diversi Autori hanno iniziato ad investigare non solo la loro fornitura (denominata *supply*), ma anche la domanda che la società esprime per essi (*demand*). La valutazione contestuale di *supply* e *demand* permette di identificare le cosiddette aree di *mismatch*, cioè quelle aree all'interno delle quali vi è una produzione di servizio ecosistemico insufficiente a soddisfare la domanda (Sebastiani et al., 2021).

Gli ambienti urbani forniscono numerose opportunità di carattere sociale, culturale ed economico, e proprio per questo attraggono un numero sempre crescente di residenti. Tuttavia, le aree metropolitane, in virtù delle loro caratteristiche peculiari tra cui l'elevata densità di popolazione, l'utilizzo intensivo di energia e di risorse, l'alterazione della copertura ed uso del suolo e l'inquinamento atmosferico, pongono oggi delle sfide cruciali rivolte a migliorare il contesto ambientale e le condizioni di salute dei cittadini.

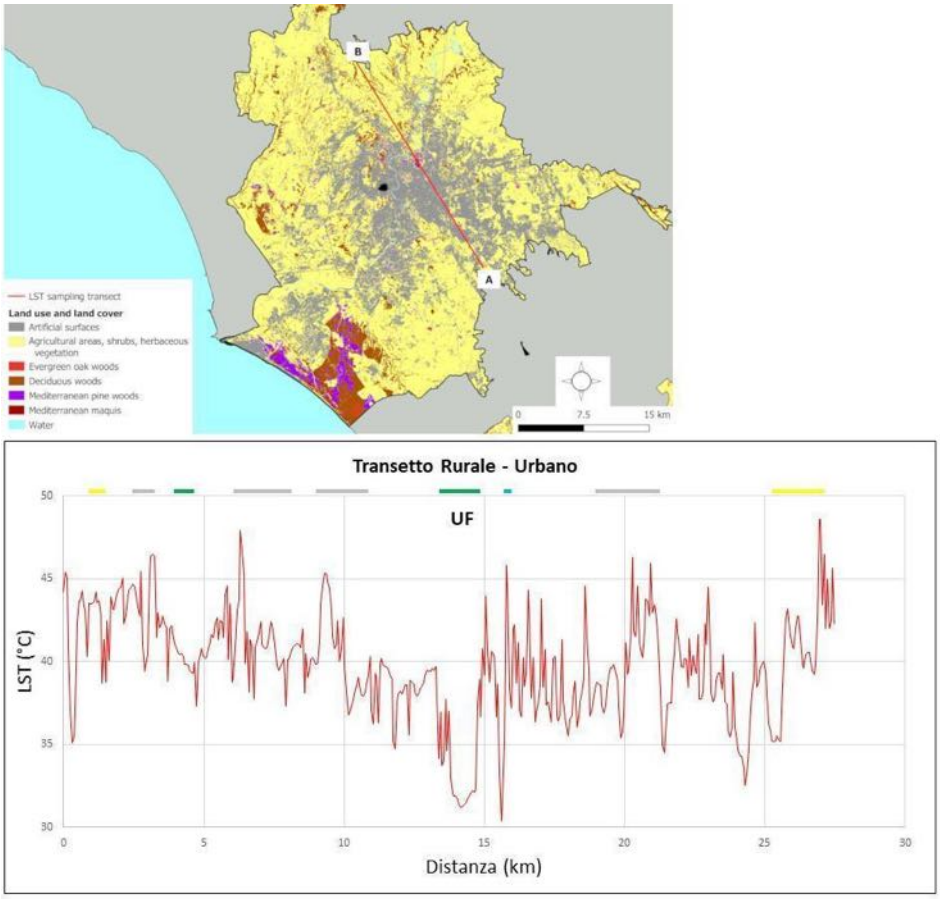


Figura 1.2. Transetto rurale-urbano di campionamento della temperatura superficiale, stimata a partire da dati satellitari Landsat 8. Le barre colorate in alto indicano rispettivamente aree agricole (giallo), aree urbane (grigio), foreste urbane e periurbane (verde) e corpi idrici (blu). La foresta urbana di Villa Ada è indicata dalla sigla UF. Modificata da Marando et al., 2018.

1.5 Bibliografia

Ackermann-Liebrich U, Brunekreef B, Dockery DW, et al., 1995. Update and revision of the air quality guidelines for Europe. In WHO EUR/ICP/EHAZ 9405, Meeting of the working group 'Classical' Air Pollutants, Bilthoven (1995) 25 pp.

Beckett KP, Freer-Smith PH, Taylor G, 1998. Urban woodlands: their role in reducing the effects of particulate pollution. *Env Poll*, 99(3), 347-360.

Cattani G, Gaeta A, di Bucchianico ADM et al., 2017. Development of land-use regression models for exposure assessment to ultrafine particles in Rome, Italy. *Atmos Environ*, 156, 52-60. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2017.02.028

Chiabai A, Quiroga S, Martinez-Juarez P et al., 2018. The nexus between climate change, ecosystem services and human health: Towards a conceptual framework. *Sci Total Env*, 635, 1191-1204.

De Marco A, Proietti C, Anav A et al., 2019. Impacts of air pollution on human and ecosystem health, and implications for the National Emission Ceilings Directive: Insights from Italy. *Env Intern*, 125, 320-333.

European Environment Agency (EEA), 2020. Air quality in Europe. Consultato al seguente indirizzo: https://www.eea.europa.eu/publications/air-quality-in-europe-2020-report

European Environment Agency (EEA), 2021. Air quality in Europe. Consultato al seguente indirizzo: https://www.eea.europa.eu/publications/air-quality-in-europe-2021/health-impacts-of-air-pollution.

Fusaro L, Mereu S, Salvatori E et al., 2018. Modeling ozone uptake by urban and peri-urban forest: a case study in the Metropolitan City of Rome. *Env Sci Poll Res Int*, 25, 8190-8205.

Fusaro L, Salvatori E, Winkler A et al., 2021. Urban trees for biomonitoring atmospheric particulate matter. An integrated approach combining plant functional traits, magnetic and chemical properties. *Ecol Indic*, 126, pp. 1-12.

Haines-Young R, Potschin-Young M, 2018. Revision of the common international classification for ecosystem services (CICES V5. 1): a policy brief. *One Ecosystem*, *3*, e27108.

Jansson CEJP, Jansson PE, Gustafsson D, 2007. Near surface climate in an urban vegetated park and its surroundings. *Theor App Clim*, *89*(3), 185-193.

Kampa M, Castanas E, 2008. Human health effects of air pollution. *Env Poll*, 151(2), 362-367. https://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.012

Lausi L, Amodio M, Sebastiani A et al., 2022. Assessing cultural ecosystem services during the covid-19 pandemic at the garden of ninfa (Italy). *Ann Bot*, 12, 63-75.

Manes F., Blasi C., Salvatori E et al., 2012a. Natural vegetation and ecosystem services related to air quality improvement: tropospheric ozone removal by evergreen and deciduous forests in Latium (Italy). *Ann Bot*, 2, 79-82.

Manes F, Incerti G, Salvatori E et al., 2012b. Urban ecosystem services: tree diversity and stability of tropospheric ozone removal. *Ecol Appl*, 22(1), 349-360.

Manes F, Marando F, Capotorti G et al., 2016. Regulating ecosystem services of forests in ten Italian metropolitan cities: air quality improvement by PM10 and O3 removal. *Ecol Indic*, 67, 425-440.

Marando F, Salvatori E, Fusaro L et al., 2016. Removal of PM_{10} by forests as a nature-based solution for air quality improvement in the Metropolitan city of Rome. *Forests*, 7(7), 150.

Marando F, Salvatori E, Sebastiani A et al., 2019. Regulating ecosystem services and green infrastructure: Assessment of urban heat island effect mitigation in the municipality of Rome, Italy. *Ecol Model*, 392, 92-102.

Marando F, Heris M. P., Zulian G et al., 2022. Urban heat island mitigation by green infrastructure in European Functional Urban Areas. *Sust Cities Soc*, 77, 103564.

Muresan AN, Sebastiani A, Gaglio M, et al., 2022. Assessment of air pollutants removal by green infrastructure and urban and peri-urban forests management for a greening plan in the Municipality of Ferrara (Po river plain, Italy), *Ecol Indic*, 135, 108554, ISSN 1470160X.

Nowak D J, 1994. Air pollution removal by Chicago's urban forest. Chicago's urban forest ecosystem: Results of the Chicago urban forest climate project, 63-81.

Oke TR, 1982. The energetic basis of the urban heat island. Quart J Royal Meteor Soc, 108, 1-24.

Orioli R, Antonucci C, Scortichini M et al., 2019. Exposure to residential greenness as a predictor of cause-specific mortality and stroke incidence in the Rome Longitudinal Study. *Env Health Persp*, 127(2), 027002.

Phelan PE, Kaloush K, Miner M et al., 2015. Urban heat island: mechanisms, implications, and possible remedies. *Ann Rev Env Res*, *40*, 285-307.

Raaschou-Nielsen O, Andersen ZJ, Beelen R et al., 2013. Air pollution and lung cancer incidence in 17 European cohorts: prospective analyses from the European Study of Cohorts for Air Pollution Effects (ESCAPE). *Lancet Oncol*; (published online July 10.)

REN21, 2019. Renewables in Cities 2019 Global Status Report (Paris: REN21 Secretariat). Scaricabile da: https://www.ren21.net/wp-content/uploads/2019/05/REC_2021_full-report_en.pdf

Saaroni H, Amorim JH, Hiemstra JA et al., 2018. Urban Green Infrastructure as a tool for urban heat mitigation: Survey of research methodologies and findings across different climatic regions. *Urban Clim*, *24*, 94-110.

Sæbø A, Popek R, Nawrot B et al., 2012. Plant species differences in particulate matter accumulation on leaf surfaces. *Sci Total Env*, 427, 347-354.

Sebastiani A, Marando F, Manes F, 2021. Mismatch of regulating ecosystem services for sustainable urban planning: PM10 removal and urban heat island effect mitigation in the municipality of Rome (Italy). *Urban For Urban Green*, *57*, 126938.

Seto KC, Fragkias M, Güneralp B et al., 2011. A meta-analysis of global urban land expansion. *PloS One*, 6(8), e23777.

UN (2022) United Nations Environment Programme website. Consultato il 16/03/2022 al seguente indirizzo: https://www.decadeonrestoration.org/types-ecosystem-restoration/urban-areas.

Watts N, Amann M, Arnell N et al., 2021. The 2020 report of the Lancet Countdown on health and climate change: responding to converging crises. *The Lancet*, 397(10269), 129-170.

WHO, World Health Organization, 2002. Consultato il 16/03/2022 al seguente indirizzo: https://www.who.int/health-topics/heatwaves#tab=tab_1.

Zscheppang A, Manes F, La Torre G et al., 2008. Methodology for measuring environmental health within Europe. Health risk from environmental pollution levels in urban systems (HEREPLUS). *It J Publ Health*, *5*(4), 284-287.

Il mare concederà ad ogni uomo nuove speranze,
come il sonno porta i sogni

Cristoforo Colombo

2. IL RESTAURO AMBIENTALE DEI FONDALI INTERESSATI DAL NAUFRAGIO DELLA CONCORDIA

Gian Domenico Ardizzone, Andrea Belluscio, Edoardo Casoli, Daniele Ventura, Sara Cardone, Lorenzo Donnini, Fulvia Farina, Gianluca Mancini

Consorzio Interuniversitario di Biologia Marina, Livorno - Università Sapienza, Roma

2.1 Introduzione

La nave Costa Concordia, giunta nei pressi dell'Isola del Giglio, impattò contro il gruppo di scogli detti delle Scole il 13 gennaio 2012. L'impatto creato sul fondale dal relitto e da tutte le opere realizzate per la sua rimozione ha richiesto **complessi interventi di recupero dei fondali** dell'isola del Giglio. Due anni sono stati necessari per il rigalleggiamento e l'allontanamento del relitto, tre anni per la pulizia dei fondali e ancora cinque anni di interventi per il restauro ambientale che è ancora in corso.

Le attività di monitoraggio ambientale e di **ripristino delle condizioni dei fondali** sono state indicate dal Ministero dell'Ambiente attraverso le prescrizioni che la Conferenza di Servizi, appositamente convocata, ha stabilito subito dopo il naufragio. Notizie relative alla rimozione del relitto e alla pulizia dei fondali sono state riportate ampiamente dalle cronache; meno noto, invece, è il lavoro tecnico e scientifico condotto per lunghi anni da ricercatori e specialisti di ecologia marina, che hanno operato all'interno dell'Università di Roma" La Sapienza" e del Consorzio Interuniversitario di Biologia Marina di Livorno (CIBM). Appena terminate le operazioni legate all'emergenza sono partite le attività di tipo ambientale, ed in particolare **la caratterizzazione** dei fondali circostanti la Concordia. La prima carta dei fondali (Figura 2.1), redatta nel 2012, è servita come punto di riferimento sia per indirizzare i lavori nel modo più compatibile possibile sia come punto di riferimento negli anni successivi.

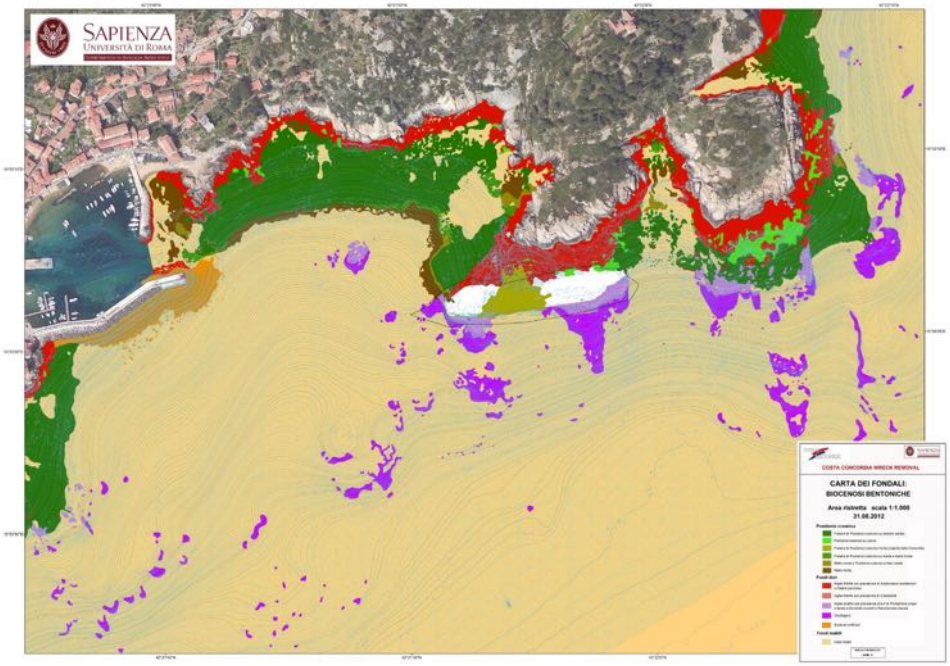


Figura 2.1. La carta delle biocenosi bentoniche realizzata nel 2012 subito dopo l'incidente

2.2 Caratteristiche dei fondali impattati

Al di sotto del relitto erano presenti **praterie di *Posidonia oceanica***, che in breve tempo sono morte a causa dell'ombra proiettata dal relitto e dalle navi che lavoravano accanto al relitto ma anche a causa dei sedimenti sottili provocati dalle perforazioni per la costruzione delle grandi piattaforme che sono state impiegate per la rotazione della nave (Figure 2.1 e 2.2) (Casoli et al., 2021a; Toniolo et al., 2018; Mancini et al., 2019; 2022).

Figura 2.1. Il relitto della Concordia, i mezzi navali impiegati per la sua rimozione e le piattaforme per la rotazione nel tratto di mare di Punta della Gabbianara

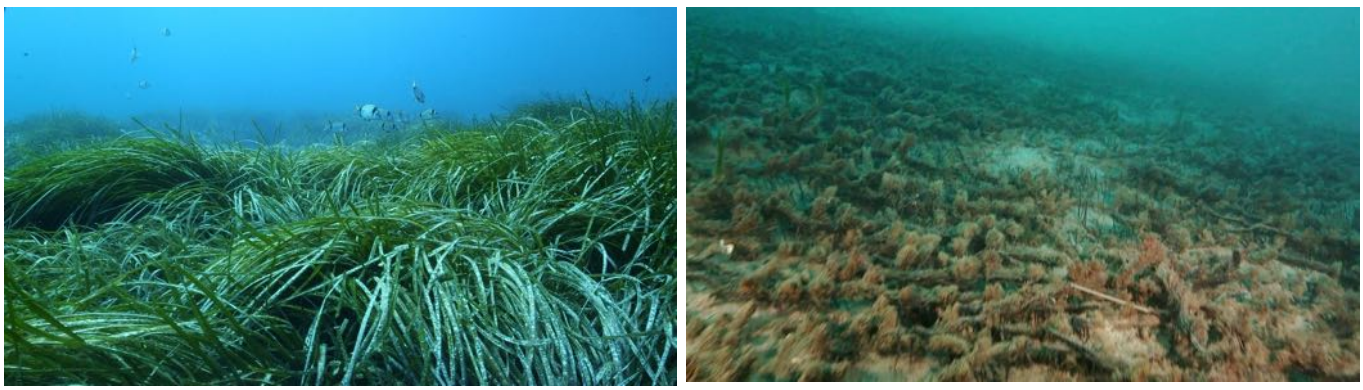


Figura 2.2. L' originaria prateria di Posidonia presente nei pressi del relitto della Concordia prima dell'avvio dei lavori (a sinistra) e il residuo e di matte morta oggetto di trapianti per il ripristino delle condizioni (a destra) (foto R. Rinaldi)

A maggiore profondità il fondale è costituito dalla complessa e delicata biocenosi del **Coralligeno** (Figura 2.3), caratterizzata da Spugne e Gorgonie dai colori brillanti, accompagnate da centinaia di altre specie meno appariscenti ma di grande importanza naturalistica. In molte aree confinanti con il relitto la biocenosi del Coralligeno è stata letteralmente ricoperta da sedimenti sottili che hanno determinato la morte degli organismi presenti (Casoli et al., 2017).

Durante i lavori per la rimozione della nave e di pulizia dei fondali ci sono state quindi profonde modificazioni che hanno interessato i due habitat marini più delicati. Non a caso le biocenosi della Posidonia e del Coralligeno sono considerati habitat prioritari del Mediterraneo, in quanto *hotspot* di biodiversità, e per questo motivo tutelati dai regolamenti europei.

Figura 2.3. Fondale del Coralligeno in buone condizioni (a sinistra) e ricoperto da uno strato di sedimento a destra (foto R. Rinaldi)

Al termine della pulizia i ricercatori hanno iniziato il loro lavoro cartografando lo stato dei fondali ed evidenziando le aree con i maggiori danni (Figure 2.4, 2.5, 2.6). Delle praterie di Posidonia originarie rimaneva la base organica della pianta (matte) ormai morta e non in grado di ricostituirsi naturalmente (Mancini et al., 2019). Analogamente sui fondali rocciosi il substrato appariva sbiancato e privo di quella moltitudine di specie che caratterizzano il Coralligeno (Casoli et al., 2017).

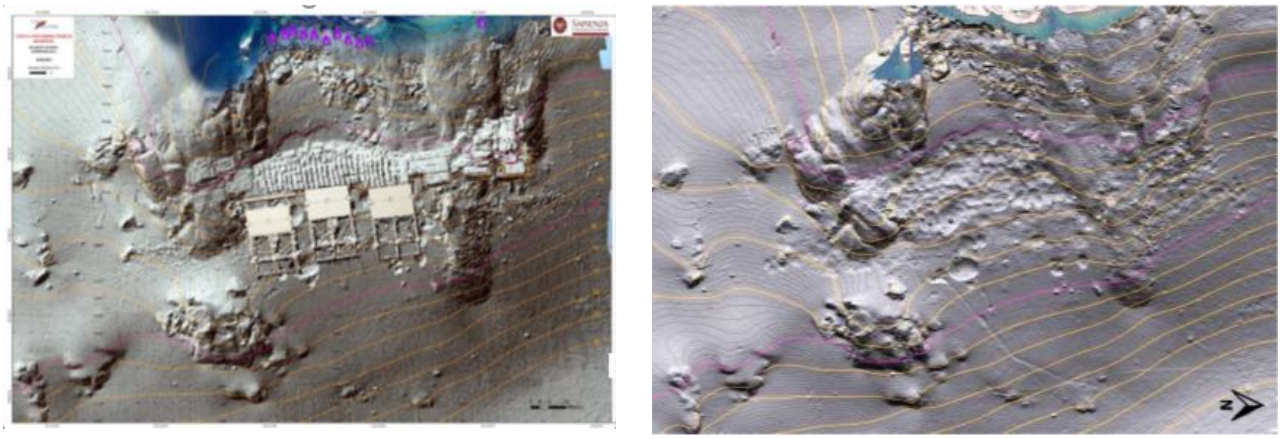


Figura 2.4. Il rilievo multibeam effettuato dopo la rimozione del relitto (si notano i sacchi di cemento e le piattaforme usate per sostenere e ruotare la nave, gli anchor blocks nella zona più costiera, detriti sparsi un po' ovunque) (a sinistra) e il rilievo effettuato dopo i lavori di pulizia (tutte le strutture artificiali sono state rimosse) (a destra).

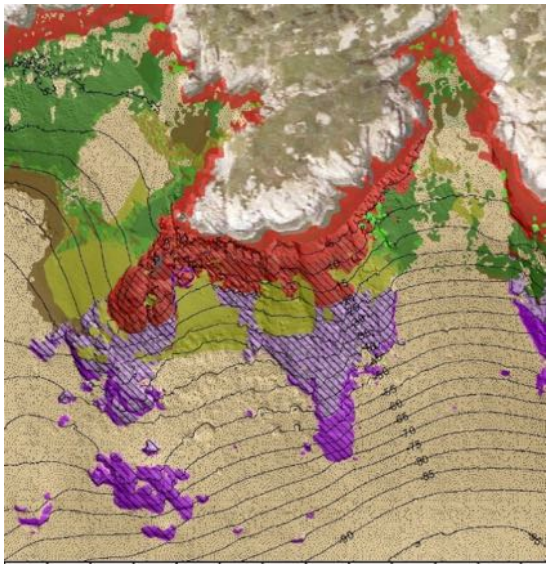


Figura 2.5. La mappa dei fondali del Giglio al termine dei lavori di rimozione del relitto e pulizia dei fondali. Posidonia e matte morta (verde), fondi duri infralitorali (rosso), Coralligeno (viola) Il rigato sul colore evidenzia le aree daneggiate.

Figura 2.6. Porzioni di coralligeno sbiancate venute alla luce a seguito dei lavori di rimozione dei sedimenti (foto CIBM)

Alla luce delle indicazioni della Conferenza dei Servizi, i fondali dovevano essere ripristinati per riavere le condizioni originarie e questo attraverso interventi di trapianti di organismi che potessero accelerare la ricostituzione naturale delle biocenosi. Essendo l'intervento richiesto totalmente nuovo e privo di esperienze scientifiche similari, per avere certezza dei risultati si è scelta la strada di procedere gradualmente per prove sperimentali su piccola scala e, una volta raggiunti i risultati prefissati, si è passati ad interventi su ampia scala. Questo è stato il motivo per cui questo lavoro è stato pianificato su un arco temporale di 5 anni.

2.3 Restauro delle praterie di posidonia

Le zone di intervento per il **trapianto della Posidonia** sono distribuite in tre aree per un totale di circa 2.000 mq. Si è scelto di intervenire là dove era presente matte morta con profondità comprese tra 10 e 23 metri, escludendo quindi i fondali poco profondi a causa dell'elevato idrodinamismo delle acque, quelli superiori ai 23 m per la bassa intensità della luce che arriva sul fondale e che avrebbe potuto creare dei problemi alle piante, e i fondali rocciosi causa le difficoltà per fissare le piante (Figura 2.7).

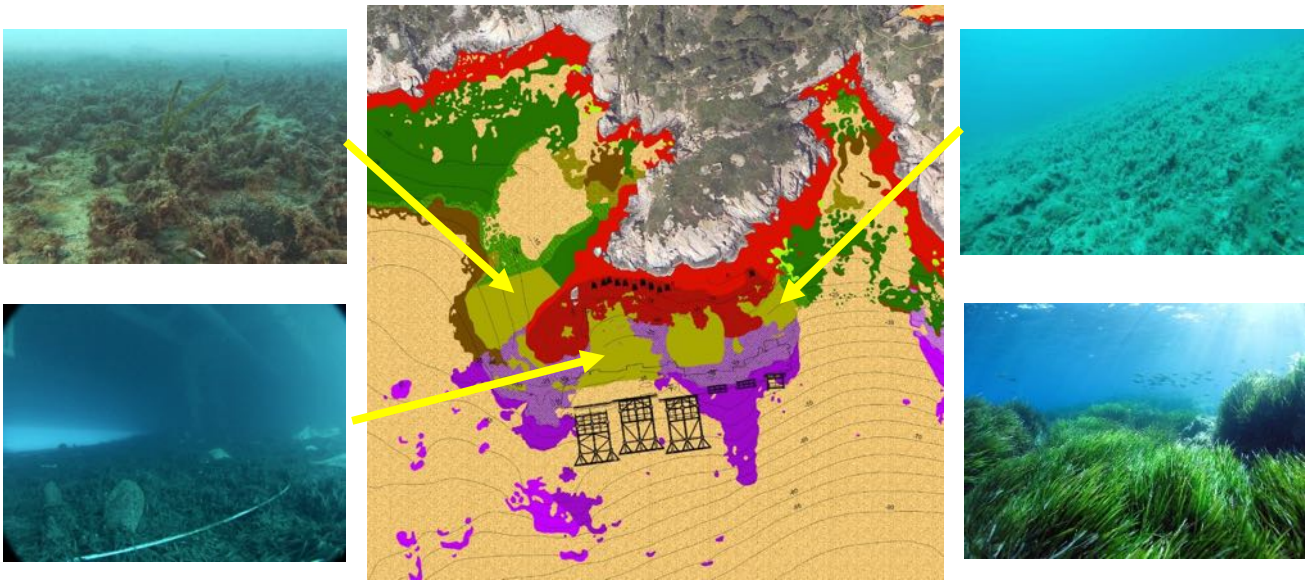


Figura 2.7. Al centro, le tre aree di matte morta individuate per il trapianto della Posidonia con le rispettive condizioni dopo l'incidente. In basso a destra le condizioni originari delle praterie di Posidonia (foto CIBM).

Nel 2016 sono state individuate delle aree per effettuare i primi trapianti sperimentali al fine di verificare l'efficacia della metodologia proposta (Mancini et al 2021). Tale metodologia si basa fondamentalmente sull'impianto di talee di *Posidonia* su substrati naturali dove la pianta era presente prima del naufragio e le cui condizioni qualitative fossero state recuperate. Inoltre, per una scelta precisa, non si voleva alterare il fondale con l'immissione di strutture di sostegno artificiali, quali gabbie, cornici in cemento, materassi, ecc., che potessero essere invasive e in grado di alterare le condizioni dell'habitat. Per questo motivo si è scelto di trapiantare talee di 20-30 cm di lunghezza, portanti 2-4 fasci fogliari, fissate con picchetti di ferro dolce in grado di degradarsi in pochi anni una volta raggiunta la completa radicazione della pianta. Il picchetto è stato appositamente disegnato e costruito essere facilmente inserito e trattenere i rizomi nella matte (Figure 2.8 e 2.9) (Mancini et al., 2021; 2022).

Figura 2.8. Il picchetto impiegato per il fissaggio della Posidonia, appositamente disegnato e costruito (foto E. Casoli).

Mediante tecniche di monitoraggio non distruttivo è stato possibile osservare le risposte delle talee al trapianto a partire dal 2016, registrando una fase di adattamento prima e una crescita poi. Subito dopo il trapianto, infatti le talee sono state caratterizzate da una diminuzione del numero dei fasci fogliari, imputabile a stress iniziale e investimento di energie per la produzione di radici fondamentali per l'ancoraggio, e a partire dal secondo anno, da una crescita lenta ma costante (Mancini et al., 2021; 2022).

Figura 2.9. Operazione di fissaggio della Posidonia con picchetto (foto A. Belluscio).

A distanza di quasi cinque anni, le talee trapiantate non hanno solo rigenerato ma anche accresciuto il numero dei fasci di partenza, raggiungendo, nelle aree sperimentali, un valore pari al 190% di quelli iniziali (Figura 2.10). Il successo del trapianto sperimentale ha aperto la strada al trapianto a più ampia scala, in successione, anno dopo anno, nelle tre diverse aree (Mancini et al., 2021; 2022).

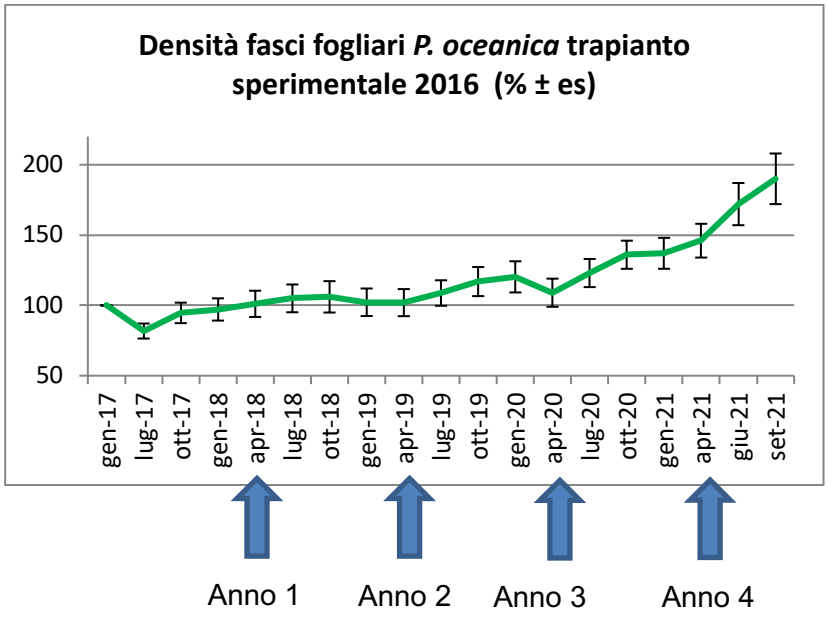


Figura 2.10. Andamento percentuale della crescita del numero dei fasci, espressa in percentuale di Posidonia oceanica *trapiantata nel 2016 nel corso del tempo.*

Il problema principale era, in fase iniziale, dove reperire il materiale da trapiantare. Indagini fatte sui fondali dell'isola ci hanno consentito di verificare la presenza di grosse zolle di Posidonia sul fondale nelle zone costiere dove ormeggiano i grandi yachts durante la stagione estiva. L'azione di pesanti ancore calate sulle praterie provoca danni che sono facilmente osservabili anche con foto aeree (Figura 2.11). Questa condizione, ancorché utile per il lavoro di restauro, ha però messo in luce i problemi creati da questi ormeggi non regolamentati e i relativi danni che possono creare per le biocenosi costiere.

Figura 2.11. Barche ancorate su P. oceanica durante una giornata estiva in una località dell'isola del Giglio, a sinistra, ed effetti dell'ancoraggio sulla prateria, a destra (foto E. Casoli)

Nel 2019 sono iniziate le operazioni di trapianto vere e proprie. Il materiale raccolto veniva trasportato fino alle aree scelte, conservato in recinti sul fondale e infine, dopo aver selezionato le talee in buone condizioni, avveniva il trapiantato andando a completare dei quadrati mobili di 1m x 1m al fine di avere una copertura omogenea (Figure 2.12 e 2.13).

Figura 2.12. Le operazioni di trapianto. Il materiale trovato sul fondale veniva trasportato nell'area di lavoro (in alto a sinistra), conservato in recinti sul fondale fino al suo utilizzo (in alto a destra) e, dopo essere stato selezionato, trapiantato utilizzando quadrati mobili di 1m x 1m come riferimento (in basso) (foto D. Ventura).

Figura 2.13. Immagini di praterie trapiantate (foto E. Casoli).

Il monitoraggio del trapianto della Posidonia viene effettuato in immersione subacquea, contando il numero dei fasci di Posidonia presenti all'interno di alcuni quadrati predeterminati di 1m x 1m. Il monitoraggio viene effettuato anche con la innovativa, per l'ambiente subacqueo, tecnica del **fotomosaico**. Uno scooter subacqueo dotato di videocamera viene utilizzato per realizzare centinaia di fotografie di ampi tratti del fondale. Tali fotografie, georeferenziate, vengono poi mosaicate a restituire una carta d'insieme dell'area del trapianto, utile per seguirne nel tempo l'evoluzione (Figura 2.14) (Ventura et al 2018; 2021; 2022).

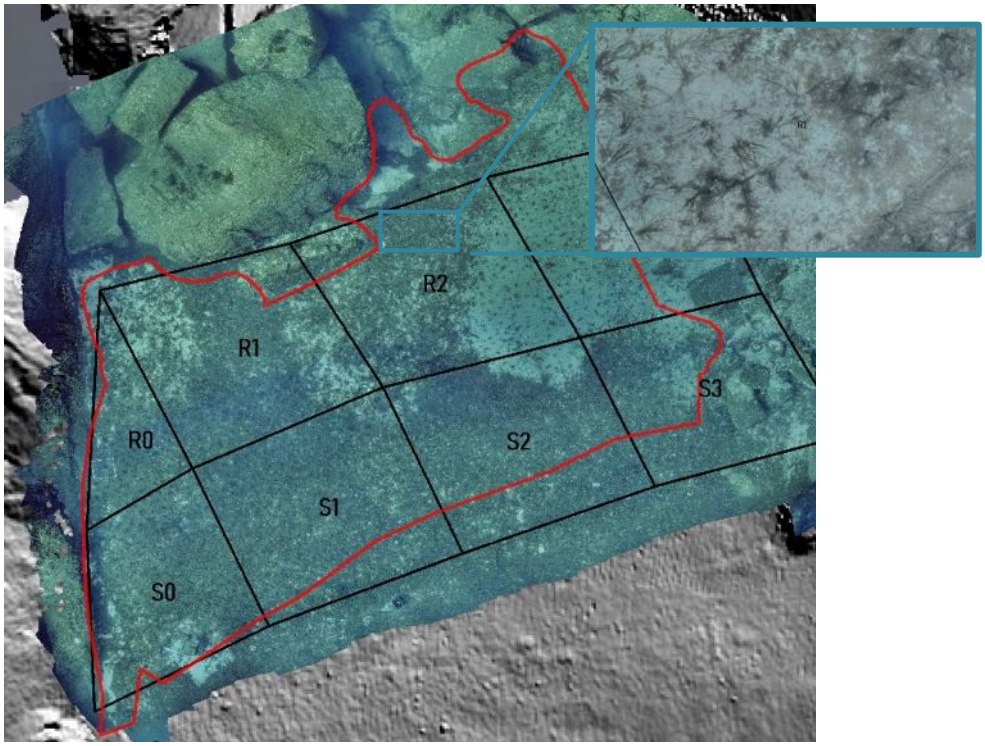


Figura 2.14. Immagine realizzata con la tecnica del fotomosaico. Si nota la Posidonia trapiantata sul fondale, in un'area di circa 500 mq. Il dettaglio nel rettangolino evidenzia le singole talee di Posidonia trapiantate (foto D. Ventura).

A 3 anni dall'inizio delle attività, nel 2021, sono stati trapiantati 1500 m^2 di Posidonia, con una densità di circa 27-31 fasci/m^2. La Figura 2.15 illustra l'andamento della percentuale di sopravvivenza dei fasci di Posidonia per metro quadro nella prima delle tre aree di trapianto, quella del 2019, con una superficie pari a 524 mq. Dopo circa 53 mesi dal trapianto, la densità è pari a 26 ± 7 fasci/m^2, con una sopravvivenza del 106 ± 34%. Da notare l'andamento già evidenziato durante il trapianto sperimentale del 2016, con una perdita di fasci dopo il primo anno e il loro successivo recupero (Mancini et al., 2022).

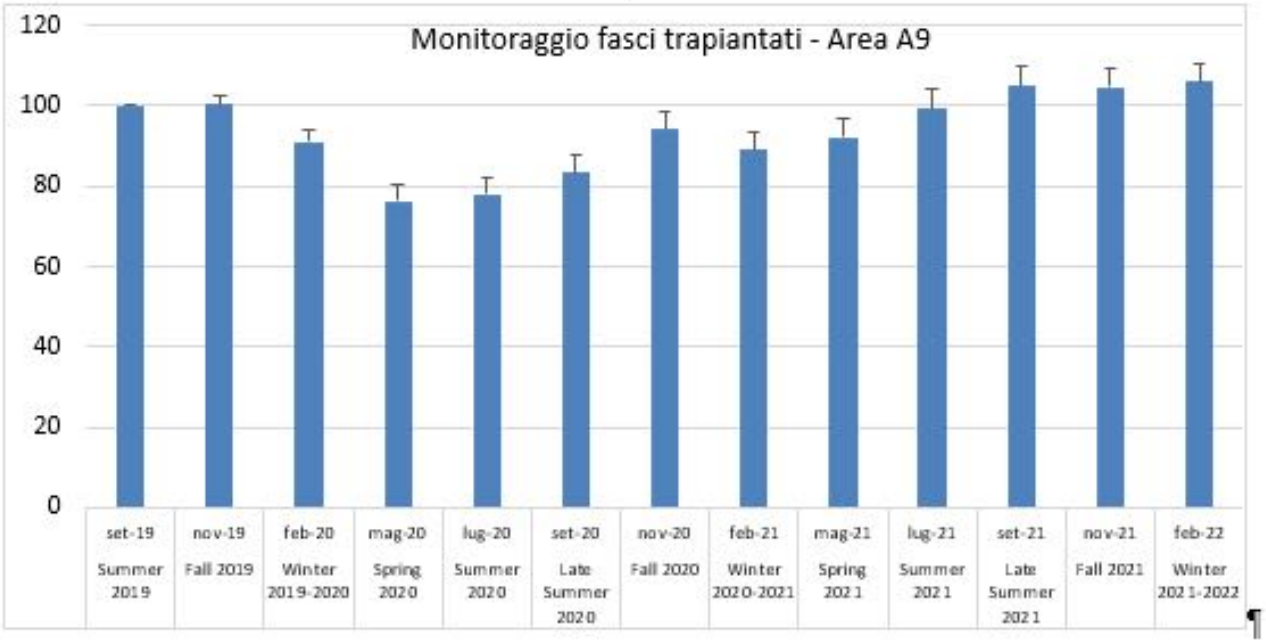


Figura 2.15. Andamento percentuale del numero di fasci per metro quadro della Posidonia trapianta nel 2019 nell'area denominata A9 a partire da settembre 2019 a febbraio 2022.

Il successo del trapianto è testimoniato dalle numerose nuove radici che permettono l'attecchimento delle talee e dall'aumentare del numero di fasci fogliari (Figura 2.16).

Figura 2.16. Dalle talee da poco trapiantate spuntano nuove piccole radici bianche e giovani foglie, segnale di un adattamento che sta andando a buon fine (foto D. G. Mancini).

2.4 Restauro dei fondali a coralligeno

Se un certo grado d'incertezza era legato al successo dei trapianti di Posidonia, ancora più prudente è stato il lavoro sul **Coralligeno** per il quale non esistevano riferimenti di precedenti interventi su ampia scala. Anche qui si è proceduto prima su base sperimentale effettuando trapianti e innesti di rocce vive (piccole porzioni/nuclei di bioconcrezionamento colonizzati da vari organismi), oppure posizionando substrati calcarei e singoli organismi macrobentonici (principalmente **gorgonie**) per capire quali fossero le tecniche di maggior successo e quale materiale biologico fosse disponibile per i trapianti. A distanza di tre anni, si è ottenuto uno scarso successo per i substrati calcarei (che avrebbero dovuto favorire l'insediamento degli organismi del coralligeno) mentre una notevole efficacia è stata riscontrata con i trapianti di gorgonie e rocce vive. Oggetto delle attività di trapianto sono state le 3 specie di gorgonie più diffuse sui fondali costieri dell'isola: la gorgonia bianca *Eunicella singularis,* la gorgonia gialla *E. cavolini* e la gorgonia rossa *Paramuricea clavata* (Figura 2.17).

*Figura 2.17. Le tre specie di gorgonie oggetto di trapianto: la gorgonia bianca (*Eunicella singularis*) (a sinistra), gorgonia gialla (*E. cavolini*) (al centro) e la gorgonia rossa (*Paramuricea clavata*) (a destra) (tutte le foto di E. Casoli).*

Anche in questo caso, l'intervento si è basato solo sulla disponibilità di materiale biologico di "recupero", ovvero proveniente dalle reti da pesca e dai fondali frequentati dai subacquei, che in diverso modo provocava il distacco di questi organismi. I *diving center* hanno contribuito fornendo indicazioni sulla presenza di colonie già staccate mentre i pescatori locali raccoglievano le gorgonie rimaste intrappolate nelle reti. Il materiale così raccolto, spesso in cattive condizioni di salute, veniva trasportato sul sito dove, prima dell'immersione, avveniva il mescolamento della resina bicomponente utilizzata per fissare le colonie al substrato (Figure 2.18 e 2.19).

Figura 2.18. A bordo del mezzo appoggio si prepara la resina bicomponente biocompatibile (foto A. Belluscio).

Figura 2.19. Un blocco di resina, ancora plasmabile, viene utilizzata per fissare la colonia al substrato (foto E. Casoli).

Dall'inizio delle attività (2019) a settembre 2021 sono state installate sui fondali dell'area del naufragio un totale di 353 gorgonie, tra i 18 e i 36 m di profondità (Casoli et al., 2021c). La buona riuscita dell'intervento è testimoniata dalla crescita del numero di gorgonie trapiantate (Figura 2.20).

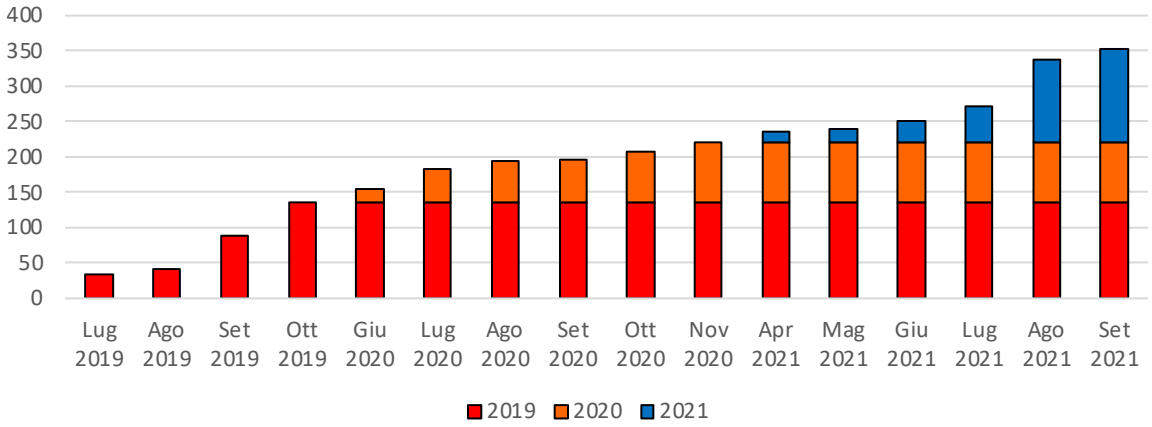


Figura 2.20. Il numero di gorgonie trapiantate da Luglio 2019 a Settembre 2021 sui fondali dell'Isola del Giglio.

Mediante l'applicazione di tecniche di monitoraggio non distruttivo, è stato possibile riscontrare tassi di crescita simili tra le gorgonie trapiantate e quelle naturali (Figure 2.21 e 2.22); inoltre, le gorgonie posizionate sui fondali riescono a recuperare velocemente porzioni danneggiate durante il distacco ad opera delle reti da pesca o dei subacquei, attraverso una importante capacità rigenerative dei tessuti morti. L'incremento della densità di gorgonie sui concrezionamenti di coralligeno permette di velocizzare il processo di aumento della complessità e **della tridimensionalità del fondale**, che avrebbe richiesto anni. Ad oggi si misurano valori compresi tra 8 e 12 colonie/m^2, nettamente superiori rispetto a quelli del 2018 compresi tra 1 e 3 colonie/m^2. L'aumento di complessità del coralligeno ha una influenza diretta sulla biodiversità supportata e permette l'insediamento naturale delle larve di organismi tipici dell'habitat (Casoli et al., 2021c).

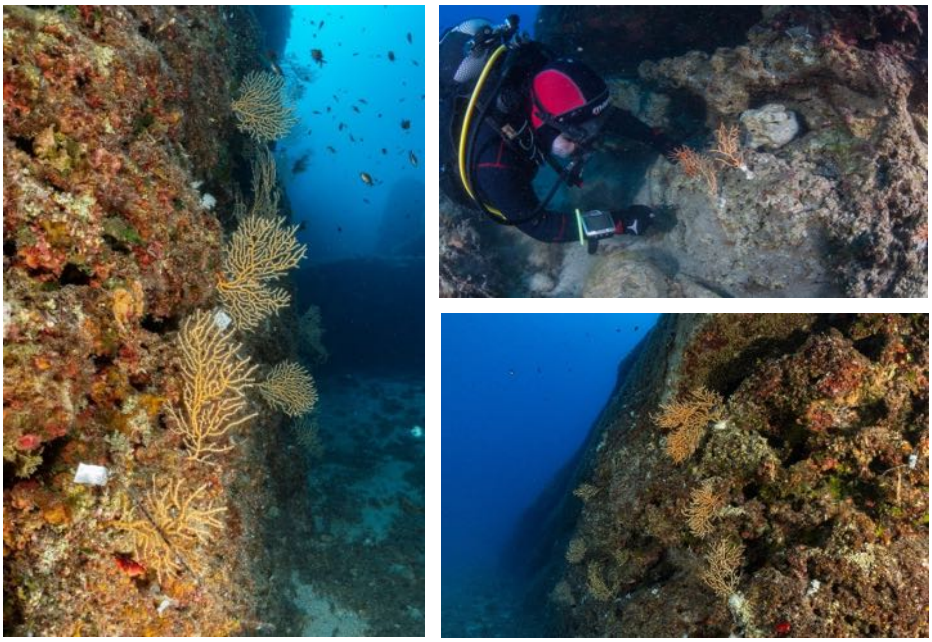


Figura 2.21. Posizionamento di gorgonie sul fondale degradato e successivamente ripulito dal sedimento (in alto) e pareti con gorgonie trapiantate (tutte le foto di E. Casoli).

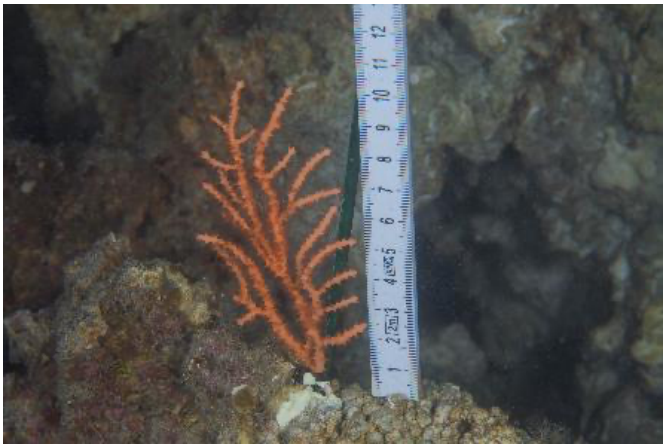


Figura 2.22. Una colonia di gorgonia gialla Eunicella cavolini *viene misurata durante il monitoraggio per verificarne l'accrescimento (foto E. Casoli).*

A partire dal 2019 si sono rilevati elevati tassi di sopravvivenza degli organismi trapiantati, con percentuali che si attestano tra 80 e 90% (Figura 2.23). Il tasso di crescita delle gorgonie trapiantate è simile a quello delle gorgonie naturali (Casoli et al., 2021c).

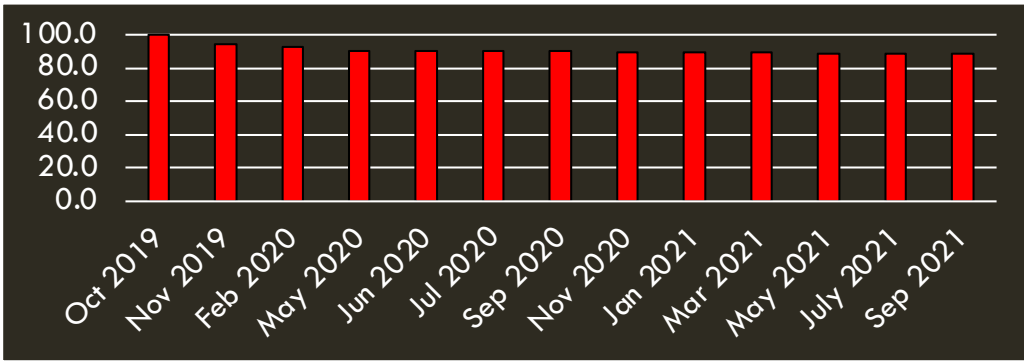


Figura 2.23. Percentuale di sopravvivenza delle gorgonie trapiantate da ottobre 2019.

L'installazione di piccoli nuclei di rocce vive e delle gorgonie ha velocizzato notevolmente il processo di ricolonizzazione dei concrezionamenti "sbiancati" emersi dalle attività di pulizia del fondale. Tale fenomeno è tuttora monitorato anche in questo caso mediante l'impiego dell'innovativa tecnica del **fotomosaico**. Tale tecnica permette di generare immagini di porzioni di fondale molto estese, mantenendo un'alta risoluzione ed un grande dettaglio. Ripetendo l'acquisizione delle immagini sulle stesse porzioni di fondale a intervalli di tempo regolari (ogni 3 mesi), è stato possibile verificare l'insediamento delle alghe rosse e degli invertebrati incrostanti tipici del coralligeno, fenomeno che aumenta il valore ecologico ed estetico dei bioconcrezionamenti (Figura 2.23) (Casoli et al., 2021b).

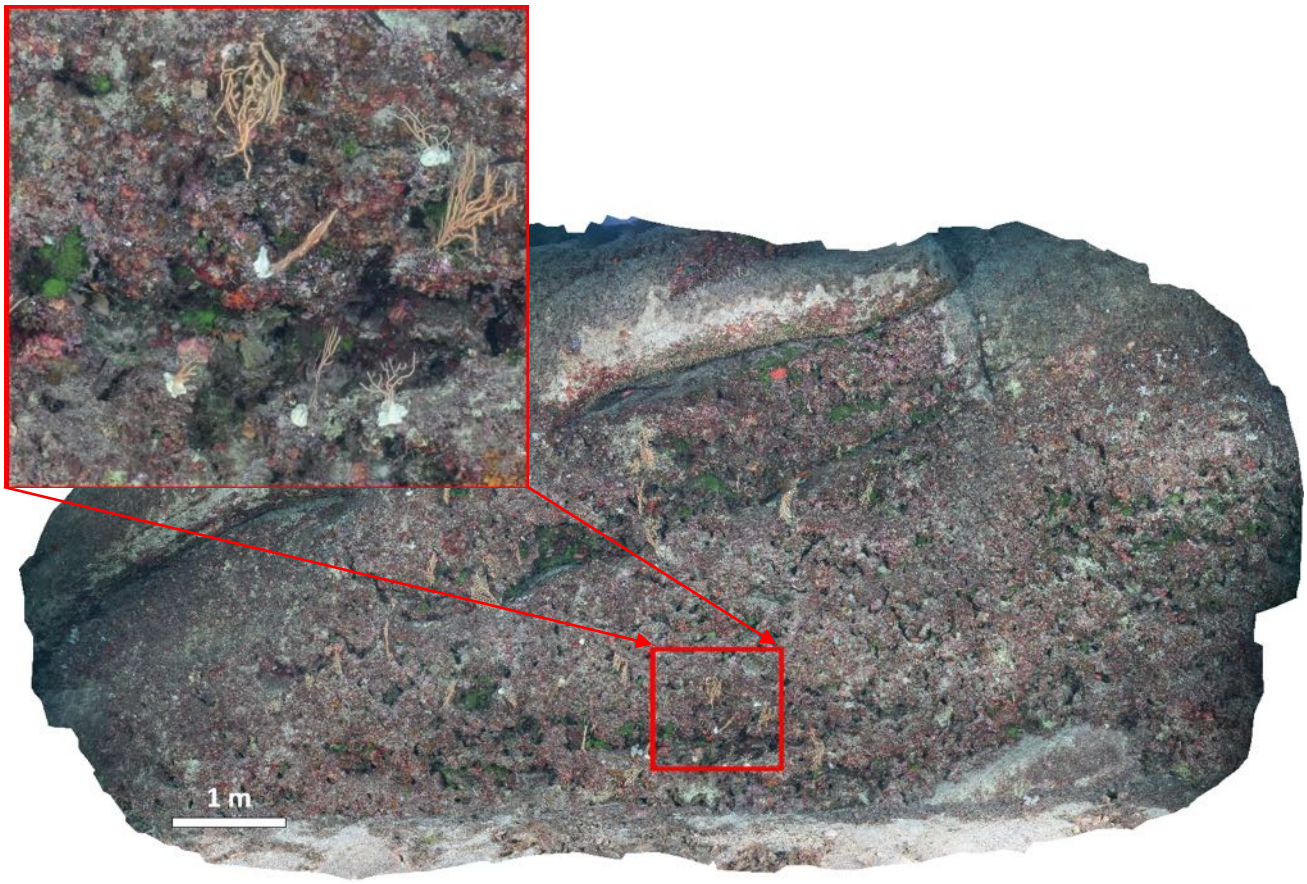


Figura 2.23. Fotomosaico di un concrezionamento di coralligeno di circa 50 m². Nel riquadro un dettaglio delle gorgonie trapiantate (foto E. Casoli).

2.5 Fauna ittica

La modificazione dei fondali con la morte degli organismi bentonici presenti ha condizionato anche la **fauna ittica** che a seguito del naufragio si era allontanata dall'area. Il graduale ripristino degli habitat ha portato a una nuova colonizzazione di pesci che hanno tra l'altro beneficiato dell'interdizione alle attività di pesca per tutta la durata del progetto. È così facile vedere nell'area oggetto di intervento, specie quali murene, corvine, scorfani e aragoste, diventate rare nel resto dei fondali dell'isola. È quindi diventato normale per i subacquei che lavorano per i trapianti, fare immersioni in compagnia di branchi di saraghi di grandi dimensioni, oramai abituati alla presenza dell'uomo (Figura 2.24).

Figura 2.24. Un branco di saraghi in prossimità dell'area di trapianto di Posidonia (foto D. Ventura).

2.6 Ricolonizzazione naturale dei fondali

Assieme alle attività di trapianto proseguono quelle di monitoraggio della ripresa dei fondali naturali. In particolare, viene seguito l'andamento nel tempo dei fondali del Coralligeno più profondi, tra i 40 e i 70 m di profondità, anch'essi coperti dal sedimento durante i lavori per la rimozione della Concordia. In questo caso i rilievi fotografici e video HD vengono effettuati da subacquei professionisti con *rebreather*. Le osservazioni ad oggi effettuate dimostrano come anche questi fondali, seppur molto lentamente, stiano riacquistando un aspetto simile a quello originale (Figura 2.25) (Casoli et al., 2021c).

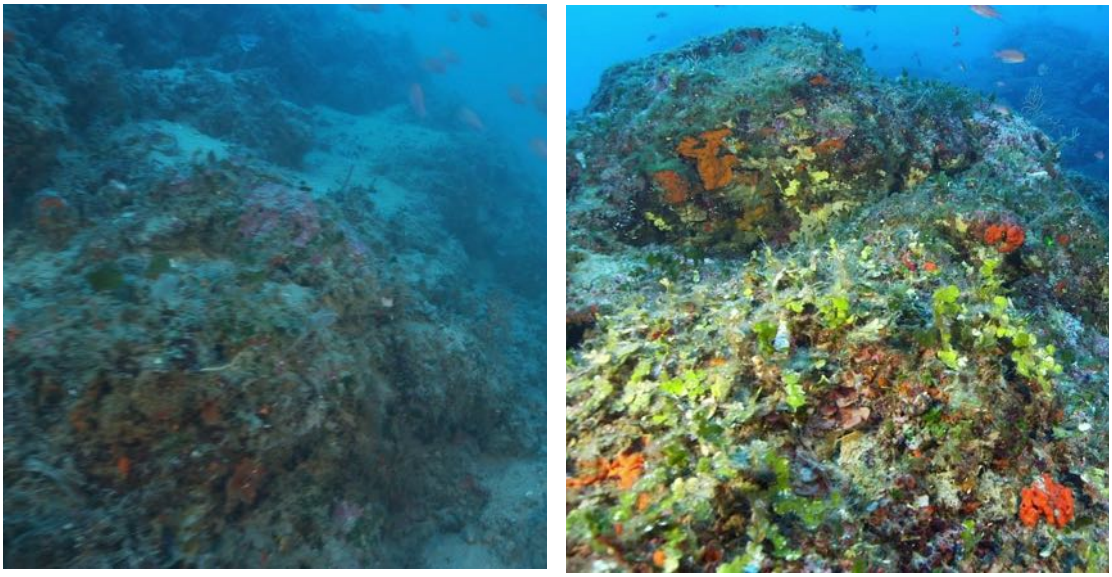


Figura 2.25. I fondali del Coralligeno più profondi stanno recuperando il loro aspetto originario: la situazione nel 2013 (a sinistra) e 2021 (a destra) (foto R. Rinaldi).

2.7 Conclusioni

Gli interventi fino ad oggi attuati al Giglio hanno avuto un successo superiore alle attese. Rimosse le cause della perdita della *Posidonia*, i trapianti sperimentali del 2016, a distanza di più di 5 anni, mostrano circa un raddoppio del numero di fasci trapiantati e quelli dal 2019 in poi sembrano avviati sulla stessa strada. Analogamente per le gorgonie, nonostante il cattivo stato nel quale arrivano spesso gli esemplari; gli elevati tassi di sopravvivenza e di guarigione fanno sì che alcune pareti rocciose abbiano riacquistato la loro originale tridimensionalità e si stiano avvicinando a quella che era la loro condizione naturale. Il tutto con materiale biologico che sarebbe finito perso sul fondale.
Ma è sul futuro di quest'area che oggi è necessario interrogarsi perché una mancata azione di tutela, una volta completate le azioni di ripristino, potrebbe vanificare anni di lavoro. L'ancoraggio o l'azione di reti da pesca sui fondali dove sono stati effettuati trapianti lunghi e complessi di *Posidonia* e gorgonie, potrebbe, in assenza di una regolamentazione, creare danni definitivi nell'arco di pochi mesi, vanificando lo sforzo fatto ma soprattutto perdendo l'occasione di creare una vera e propria zona di ripopolamento e di fruizione ecocompatibile.

2.8 Bibliografia

Casoli E, Ventura D, Cutroneo L et al, 2017. Assessment of the impact of salvaging the Costa Concordia wreck on the deep coralligenous habitats. *Ecological Indicators*, 80: 124-134.

Casoli E, Mancini G, Ventura D et al, 2020. *Reteporella* spp. success in the re-colonization of bare coralligenous reefs impacted by Costa Concordia shipwreck: The pioneer species you did not expect. *Marine Pollution Bulletin*, 161.

Casoli E, Mancini G, Ventura D et al, 2021a. Double trouble: synergy between habitat loss and the spread of the alien species *Caulerpa cylindracea* (Sonder) in three Mediterranean habitats. *Water*, 13(10): 1342.

Casoli E, Ventura D, Mancini G, et al, 2021b. High spatial resolution photo mosaicking for the monitoring of coralligenous reefs. *Coral reefs*, 40: 1267–1280.

Casoli E, Ventura D, Mancini G, Cardone S, Farina F, Donnini L, Pace SD, Shaul R, Belluscio A, Ardizzone G, 2021c. Rehabilitation of Mediterranean animal forests using gorgonians from fisheries by-catch. *Restoration Ecology*. 30 (1): *e13465.*

Mancini G, Casoli E, Ventura D et al, 2019. Impact of the Costa Concordia shipwreck on a *Posidonia oceanica* meadow: a multi-scale assessment from a population to a landscape level. *Marine Pollution Bulletin*, 148: 168-181.

Mancini G, Casoli E, Ventura D, et al, 2021. An experimental investigation aimed at validating a seagrass restoration protocol based on transplantation. *Biological Conservation*, 264, 109397.

Mancini G, Ventura D, Casoli E et al, 2022. Transplantation on a Posidonia oceanica meadow to facilitate its recovery after the Concordia shipwrecking. *Marine Pollution Bulletin* 179:113683.

Ventura D, Bonifazi A, Gravina MF et al, 2018. Mapping and classification of ecologically sensitive marine habitats using unmanned aerial vehicle (UAV) imagery and object-based image analysis (OBIA). *Remote Sensing*, 10(9): 1331

Ventura D, Mancini G, Casoli E et al, 2021. Seagrass restoration monitoring and shallow-water benthic habitat mapping through a photogrammetry-based protocol. *Journal of Environmental Management*, 304: 114262

Ventura D, Castoro L, Mancini G et al, 2022. High spatial resolution underwater data for mapping seagrass transplantation: A powerful tool for visualization and analysis. *Data in Brief*, 40: 107735

Toniolo C, Di Sotto A, Di Giacomo S et al, 2018. Seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile as a marine biomarker: A metabolomic and toxicological analysis. *Ecosphere*, 9(3): e02054

Un tipico punto di accesso all'acqua per i villaggi che si affacciano al Lac de Guiers, nella regione di Saint-Louis, Sénégal. L'uso condiviso di acqua da parte dell'uomo e degli animali domestici, in un ambiente in cui la vegetazione rende possibile la presenza di alcune specie di chiocciole (dei generi *Bulinus* e *Biomphalaria*), favorisce l'insorgenza di schistosomiasi, una malattia infettiva con ciclo di vita complesso. Photo credit: Renato Casagrandi, http://www.mastr-sls.polimi.it

Dopo tante osservazioni e ricerche sul Colera asiatico, dopo tanti scritti pubblicati, dopo tanta sapienza sfoderata, dopo tante migliaja di rimedii preconizzati, e dopo tanti millioni di vittime, finalmente crediamo giunto il tempo, in cui le ardue quistioni suscitate da questo morbo debbano discendere alla modesta proporzione di una semplice e fredda questione di logica e di buon senso.

Filippo Pacini, scopritore del batterio del colera nel 1854

da “Della natura del colera asiatico: sua teoria matematica e sua comparazione col colera europeo e con altri profluvj intestinali”, Firenze, 1866

3. ECOLOGIA DELLE MALATTIE, PANDEMIE E COVID-19

Marino Gatto, Renato Casagrandi, Lorenzo Mari

Dipartimento di Elettronica, Informazione e Bioingegneria, Politecnico di Milano

3.1. Il parassitismo in ecologia

Il **parassitismo** è una delle grandi interazioni ecologiche che insieme a competizione, predazione e simbiosi concorre al funzionamento degli ecosistemi. Virus, batteri, funghi, nematodi possono essere ospitati da tutti gli organismi viventi sul nostro pianeta e possono arrecare danni più o meno gravi ai loro ospiti. Ci sono anche virus che parassitano altri virus (il virus Sputnik parassita del mamavirus; La Scola et al., 2008). Lo studio della dinamica delle malattie è molto antico (Bernoulli, 1760) ma è rimasto confinato per lungo tempo nella letteratura epidemiologica con particolare riguardo alla specie umana, alle specie domestiche e alle specie nocive per l'agricoltura. Negli ultimi trent'anni si è capito che i parassiti sono una componente fondamentale di tutte le comunità e gli ecosistemi, con impatti diretti e indiretti sulla loro biodiversità (Hudson et al., 2006).

Un paradigma unificato per gli studi di ecologia delle malattie è quello di Anderson e May (1979) e May e Anderson (1979). Essi divisero i parassiti in due ampi gruppi: **microparassiti** (essenzialmente batteri e virus, Figura 3.1a) e **macroparassiti** (essenzialmente vermi e artropodi, vedi Figura 3.1b). I primi si riproducono all'interno dell'ospite, spesso all'interno delle singole cellule, e hanno un ciclo di vita corto rispetto al tempo di vita medio dell'ospite. I secondi crescono all'interno dell'ospite ma si riproducono attraverso stadi infettivi che vengono rilasciati all'esterno di esso. Inoltre, hanno un tempo di vita medio relativamente lungo, talvolta paragonabile a quello dell'ospite.

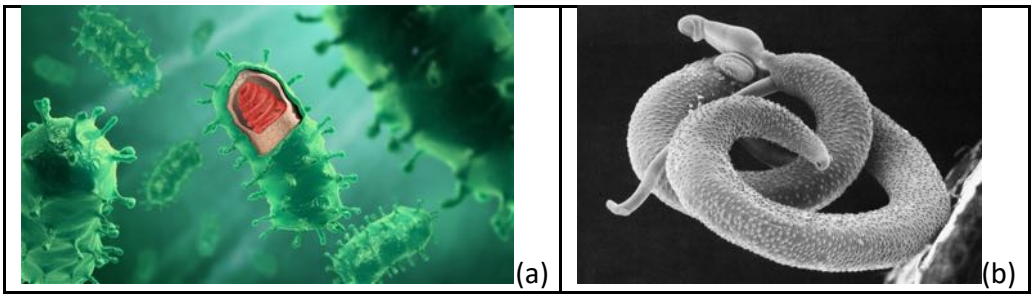


Figura 3.1. Esempi di micro e macroparassiti: a) una ricostruzione 3D del virus Rabies lyssavirus, agente della rabbia. b) il platelminta Schistosoma mansoni, un trematode responsabile di una malattia tropicale negletta, nota come schistosomiasi, una malattia che affligge buona parte del continente africano e in cui gli ospiti intermedi sono alcune specie di chiocciole d'acqua dolce.

Le **modalità di infezione** da ospite a ospite possono essere molto diverse a seconda del parassita considerato. La Tabella 3.1 offre una sommaria classificazione per quanto riguarda le malattie microparassitarie che colpiscono la specie umana, su cui focalizziamo qui la nostra attenzione. Raramente la trasmissione dell'agente patogeno è verticale, ovvero dalla madre all'embrione o al neonato (HIV/AIDS, epatite B e C), per lo più si ha trasmissione orizzontale. Questa può avvenire per contatto diretto, per mediazione di un vettore (ad es. la zanzara anofele per la malaria), per mediazione dell'acqua, oppure attraverso patogeni che persistono nell'ambiente (ad es. sotto forma di spora).

Tabella 3.1. Diversi modi di trasmissione delle malattie microparassitarie

Modo	Descrizione della trasmissione degli agenti patogeni	Esempi
Diretto	Direttamente da un ospite a un altro attraverso l'aria o per contatto fisico anche sessuale	Raffreddore, morbillo, sifilide, HIV/AIDS, rabbia, SARS, COVID-19
Attraverso un vettore	Da un ospite a un altro per mezzo di una seconda specie di ospite, il vettore (ad es. una zanzara)	Malaria (zanzara anofele), dengue (zanzara tigre), Zika (zanzara tigre), malattia di Lyme (zecche del genere *Ixodes*)
Attraverso l'acqua	Per mezzo di ingestione o contatto con acqua contaminata	Colera, rotavirus
Ambientale	Per sversamento nell'ambiente dove rimangono finché non sono acquisiti da un altro ospite. Si distinguono dai patogeni trasmessi direttamente a causa della loro maggiore capacità di permanere nell'ambiente esterno	Vaiolo, tetano, antrace

Spesso i macroparassiti sono di grandi dimensioni nel loro stadio adulto, particolarmente i vermi elminti come i nematodi (per es. ascaridi e protostrongilidi) e i cestodi (per es. le tenie). Essi possono avere un ciclo semplice oppure complesso. Nel primo caso, i parassiti adulti si riproducono all'interno di un dato ospite che sversa all'esterno gli agenti patogeni, tipicamente uova, i quali vengono poi direttamente reingeriti da un altro ospite della medesima specie o si sviluppano in stadi successivi (per es. larve) prima di essere ingeriti. Nel secondo caso, i macroparassiti necessitano non solo di un ospite definitivo per il loro stadio adulto ma anche di uno o più ospiti intermedi in cui si sviluppano stadi giovanili particolari (ad es. le cercarie nel caso della schistosomiasi di cui alla Figura 3.1b) i quali vengono poi ingeriti dall'ospite definitivo o penetrano all'interno dell'ospite (per es. attraverso l'epidermide nel caso della schistosomiasi).

3.2. Malattie emergenti e zoonosi

Un aspetto estremamente importante da mettere in evidenza per capire il profondo legame tra lo studio dell'ecologia e dell'epidemiologia è che moltissimi patogeni possono essere ospitati non solo dalla specie umana, ma anche da molte altre specie animali. È proprio questo il caso del virus SARS-CoV-2, l'agente patogeno della pandemia di COVID-19 che ha drammaticamente colpito il mondo (virus a RNA della stessa famiglia del virus già responsabile dell'epidemia di SARS - *Severe Acute Respiratory Syndrome* - che colpì il sud della Cina nel novembre del 2002 e reclamò la vita di più di 8000 persone in 29 paesi). È importante mettere l'epidemia di COVID-19 nella giusta prospettiva anche in rapporto al problema della protezione globale dell'ambiente.

Per lungo tempo il rischio di pericolose pandemie, che epidemiologi ed ecologi non hanno mancato di mettere in evidenza, è stato minimizzato e considerato una profezia di sventura da guardare con sospetto. Fino al 2019, le statistiche sulle patologie che hanno afflitto l'umanità (Figura 3.2) mostrano che l'importanza percentuale delle malattie trasmissibili (come è il COVID-19) è diminuita nel tempo, anche se in valori assoluti le morti dovute a tali malattie ammontavano ancora nel 2019 a circa 8 milioni l'anno (colpendo soprattutto i paesi in via di sviluppo e molto spesso i bambini). Per un confronto con la pandemia di COVID-19, si consideri che le morti ufficialmente attribuite a COVID-19 sono state 1,95 milioni nel 2020 e 3,52 milioni nel 2021 (https://www.worldometers.info/coronavirus/coronavirus-

death-toll/), portando così ad un aumento enorme del carico globale di morti dovuto a malattie trasmissibili. In Italia, le morti stimate ad inizio del 2022 erano 138.000 e sono poi ancora aumentate.

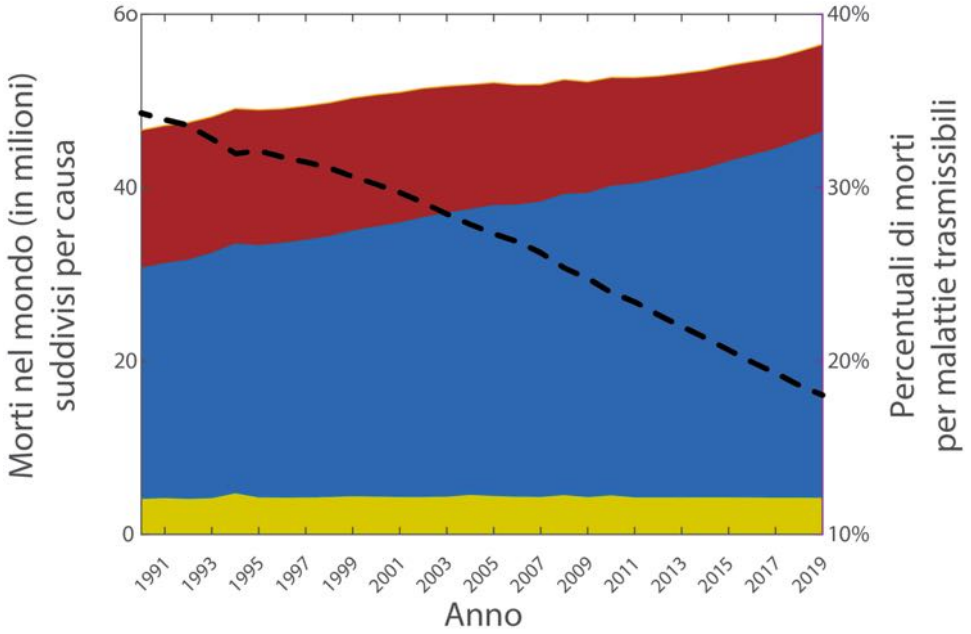


Figura 3.2. Numero complessivo annuale di morti nel mondo (asse di sinistra) suddivise per le principali cause di morte dal 1990 al 2019 (Roser e Ritchie, 2021), secondo tre grandi macrocategorie (incidenti in giallo, malattie non trasmissibili in azzurro, malattie trasmissibili e infantili in rosso). La linea nera tratteggiata (asse di destra) riporta l'andamento nel tempo della percentuale di morti imputabili alle sole malattie trasmissibiili e infantili. Rielaborata da dati consultabili e scaricabili al sito https://ourworldindata.org/causes-of-death.

Il collegamento tra ecologia delle malattie ed epidemiologia umana è ancora più chiaro se si guarda alle statistiche delle cosiddette **malattie trasmissibili emergenti (e riemergenti)**, cioè malattie nuove o malattie considerate sconfitte che invece si manifestano nuovamente negli ultimi decenni. La maggior parte degli eventi legati a nuove malattie infettive è costituita da **zoonosi**, cioè da malattie che possono essere trasmesse all'uomo da altri animali, soprattutto da animali selvatici. Smith et al. (2014) hanno esaminato la situazione tra il 1980 e il 2013, registrando 215 malattie infettive per un totale di più di 12.000 epidemie. Il 65% delle malattie e il 56% delle epidemie sono zoonosi. Per fortuna poche di queste zoonosi diventano pandemie, ovvero si diffondono in tutto il mondo. Nella Figura 3.3 è mostrata la mappa delle malattie emergenti e riemergenti. L'articolo (Morens e Fauci, 2020) che riporta questa mappa è firmato da Anthony Fauci, famoso immunologo statunitense, messo nel 2020 a capo della *task force* per COVID-19 negli USA. Una mappa del tutto simile era già stata presentata nel 2004 (Morens et al., 2004) a riprova di come il rischio di possibili devastanti pandemie fosse presente e chiara ad epidemiologi ed ecologi già da tempo.

Alcuni colleghi hanno giustamente sostenuto che il rischio di pandemie dovrebbe essere incluso nell'agenda dei *Sustainable Development Goals* dell'ONU (Di Marco et al., 2020). Anch'essi hanno rimarcato come circa il 70% delle EID (*Emerging Infectious Diseases*) sono zoonosi e come praticamente lo sono tutte le recenti epidemie. SARS, Ebola, MERS, COVID-19 sono tutte legate a patogeni che originano in animali selvatici (spesso pipistrelli di diverse specie, anche se non sempre è facile risalire all'ospite o agli ospiti originari). Daszak, Cunningham e Hyatt (2000) già mettevano in evidenza il *continuum* ecologico che caratterizza le EID. Ospiti (uomini o altri animali sia selvatici che domestici) e

parassiti (dai macroparassiti ai protozoi e dai batteri ai virus) convivono in relazioni complesse con elevate sovrapposizioni che sono favorite da vari fattori: la globalizzazione dei trasporti, l'intensificazione dell'agricoltura e dell'urbanizzazione, l'introduzione di specie aliene, i cambiamenti climatici. Tutto ciò favorisce un più facile contatto dell'uomo con patogeni a cui la nostra specie (e anche molte altre specie domestiche e selvatiche) non sono ancora adattate nel corso del processo evolutivo. I nostri sistemi immunitari non sono quindi in grado di reagire prontamente a questi patogeni del tutto nuovi.

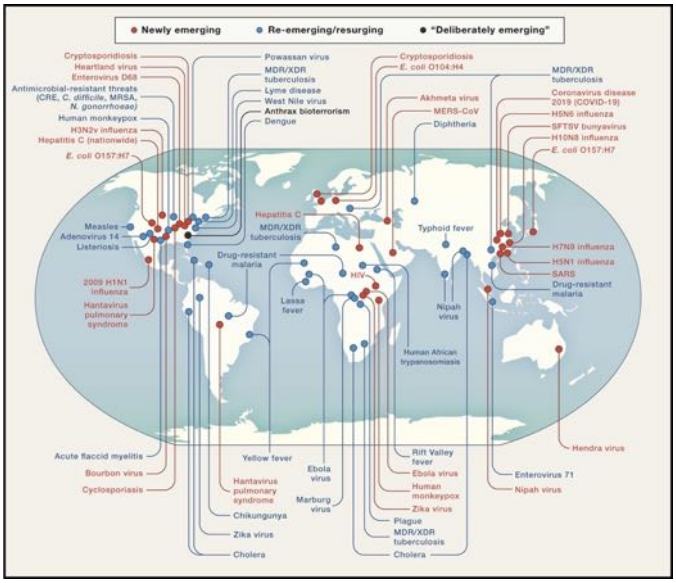


Figura 3.3. Mappa delle malattie emergenti e riemergenti, aggiornata a settembre 2020 (fonte: Morens e Fauci 2020).

3.3. Il COVID 19

COVID-19 si è diffusa a partire dalla zona di Wuhan in Cina sul finire del 2019. Si tratta quasi sicuramente di una zoonosi, la cui origine evolutiva è probabilmente riconducibile a popolazioni di pipistrelli del genere Rhinolophus, che hanno ospitato virus molto simili a SARS-CoV-2 (Lytras et al., 2022, Holmes 2022). Una volta trasmesso all'uomo, il virus è passato da ospite umano a ospite umano per contatto diretto e poi l'epidemia si è diffusa in Cina e successivamente in tutto il mondo attraverso le reti di mobilità nazionali cinesi e internazionali (Chinazzi et al., 2020). Pullano et al. (2020) alla fine di gennaio 2020 avevano calcolato il rischio di importazione del virus in Europa. L'Italia risultava essere il quarto paese a rischio dopo Gran Bretagna, Germania e Francia. Queste ultime due avevano registrato rispettivamente un caso il 27 gennaio 2020 e tre casi il 24 gennaio. In Italia il primo caso acclarato si verificò a Codogno il 18 febbraio e la positività del paziente al test sulla presenza del virus fu confermata il 21 febbraio dall'ospedale Sacco di Milano. Ma il virus era presente in Italia e in Europa sicuramente da molto tempo prima, come anche confermato dalle analisi filogenetiche di Lai et al. (2020). Non si può parlare quindi di un unico focolaio di infezione per l'Italia, anche se molto probabilmente la zona intorno a Codogno è stata uno dei principali focolai da cui poi l'epidemia si è diffusa nel resto del paese attraverso la rete di mobilità che collega le varie comunità italiane.

3.3.1 Modelli epidemiologici di COVID-19 e loro utilizzo

Secondo lo schema di Tab. 3.1, COVID-19 è classificabile tra le malattie microparassitarie, con il contatto diretto come principale modalità di contagio. Esso avviene attraverso l'inalazione dell'aerosol prodotto dalle persone infette, anche se i virus possono sopravvivere per breve tempo all'esterno dell'ospite umano ed essere quindi trasmessi anche per contatto con l'ambiente contaminato (Seminara et al., 2020). Per i microparassiti si rinuncia di solito a descrivere la dinamica dell'abbondanza del patogeno all'interno degli ospiti e spesso si cattura la dinamica della malattia attraverso modelli in cui gli ospiti vengono suddivisi in diverse categorie (chiamate *compartimenti*) in relazione alla loro differente capacità di essere infettati e di infettare. Ci sono poi malattie che, una volta contratte, lasciano gli individui che ne guariscono in uno stato di permanente o semipermanente immunità, mentre altre possono venire contratte più volte dallo stesso individuo. Esempi della prima classe sono il morbillo o la varicella, esempi della seconda l'influenza o la rabbia. Per COVID-19 è nel tempo divenuto chiaro che l'immunità non è di lunga durata (dell'ordine di alcuni mesi), anche a causa dell'elevato numero di varianti del virus che nel tempo si sono venute evolvendo (Figura 3.4).

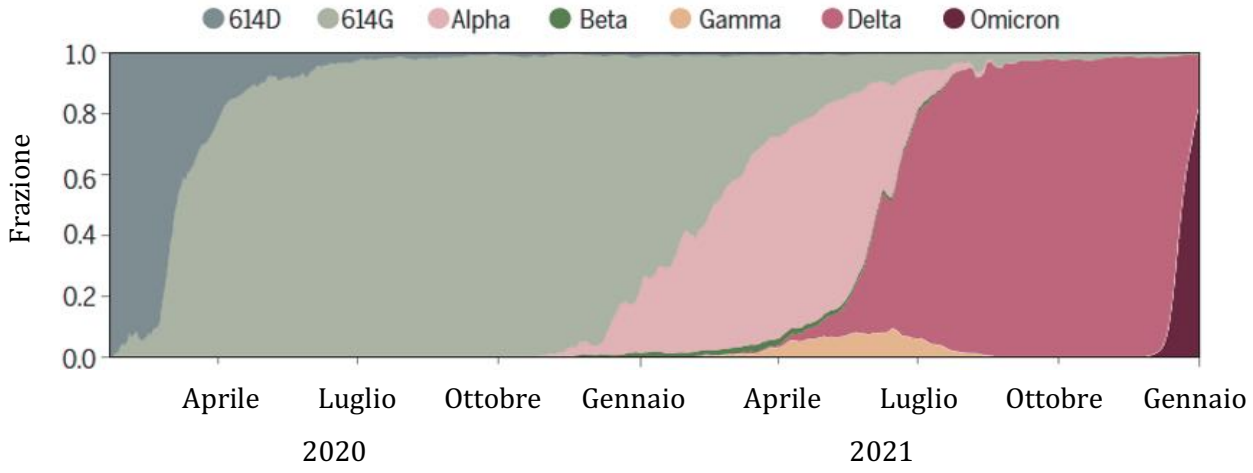


Figura 3.4. Frequenze delle principali varianti di SARS-CoV-2 in funzione del tempo (modificato a partire da Koelle et al., 2022). Dati per l'Italia sono riportati periodicamente dall'Istituto Superiore di Sanità: https://www.epicentro.iss.it/coronavirus/sars-cov-2-monitoraggio-varianti-rapporti-periodici .

Nei modelli epidemiologici compartimentali gli individui vengono di solito divisi in suscettibili (indicati con *S*), infetti (e infettivi, indicati con *I*), guariti e almeno temporaneamente immuni (indicati con la lettera *R*, dall'inglese "recovered", ristabiliti): si parla quindi di **modelli SIR**. Ci sono però malattie con un periodo di latenza non trascurabile durante il quale gli organismi ospitanti il patogeno sono infetti, ma non sono ancora in grado di trasmettere la malattia. In questi casi bisogna introdurre il compartimento degli esposti (cioè infetti ma non infettivi, indicati con *E*). Si possono quindi avere anche **modelli SEIR** (Heesterbeek e Roberts, 1995).

COVID-19 necessita proprio di questo ulteriore comparto *E* degli esposti. Più precisamente si tenga conto che, molto a grandi linee, gli individui che si infettano con SARS-CoV-2 rimangono non infettivi o molto poco infettivi per tre-quattro giorni, raggiungono un picco di infettività verso il quinto-sesto giorno (in generale senza manifestare sintomi), dopo di che la carica virale che possono trasmettere comincia a declinare. Gli infetti (e infettivi) possono cominciare a manifestare sintomi più o meno gravi oppure rimanere asintomatici o pauci-sintomatici. Per questa ragione molti dei modelli di COVID-19

(ad es. Gatto et al., 2020; Giordano et al., 2020; Tang et al., 2020) aggiungono opportuni compartimenti alla tradizionale struttura SEIR. Si tenga presente che i tempi citati si riferiscono alle varianti virali prevalenti nel 2020. Varianti come la Omicron hanno tempi di incubazione più corti (il che spiega la rapidità con cui le varianti si sono diffuse).

La Figura 3.5 riporta la struttura del modello di Gatto et al. (2020), cui faremo qui riferimento. Gli infettivi (comparto *I* dei modelli SEIR) sono distinti in tre categorie: pre-sintomatici infettivi, sintomatici infettivi, asintomatici (o paucisintomatici) infettivi. Per studiare la diffusione iniziale della pandemia nel 2020 è stato ragionevole assumere che i guariti fossero praticamente immuni durante tale periodo. La dinamica di ogni compartimento è descritta da un'opportuna equazione di bilancio dei flussi di persone entranti e uscenti in ogni compartimento.

Spesso si usano indici epidemiologici sintetici per descrivere le caratteristiche fondamentali di un'epidemia. Il più famoso è il **numero riproduttivo di base** R_0. Il concetto viene dalla demografia (Lotka, 1925): R_0 è il numero medio di infezioni secondarie (le figlie) generate da un'infezione primaria (la madre) nel corso del periodo di tempo durante il quale si rimane infetti (la vita della madre). In demografia una popolazione cresce o decresce nel lungo periodo a seconda che R_0 sia maggiore o minore di 1; la stessa condizione in epidemiologia determina se una malattia diventa endemica o si spegne naturalmente. Ancora una volta la demografia ci dice che la velocità di crescita dell'epidemia (numero percentuale di nuovi infetti al giorno) non è tanto influenzata da R_0 quanto dal **tempo medio di generazione** *T*, che in demografia indica l'età media alla quale una femmina diventa madre e che in epidemiologia si misura come il tempo medio che trascorre tra un'infezione primaria e le infezioni secondarie da essa provocate. Nel caso della variante originaria di COVID-19 allo scaturire della pandemia, R_0 era circa 3 e *T* circa 5,5 giorni, cui corrisponde una crescita di circa il 20% al giorno; se moltiplicassimo per tre sia R_0 sia *T*, la velocità diminuirebbe a circa il 13%. Nel tempo si sono evolute varianti di SARS-CoV-2 con tempi di generazione più corti di quello originario (Kim et al., 2022).

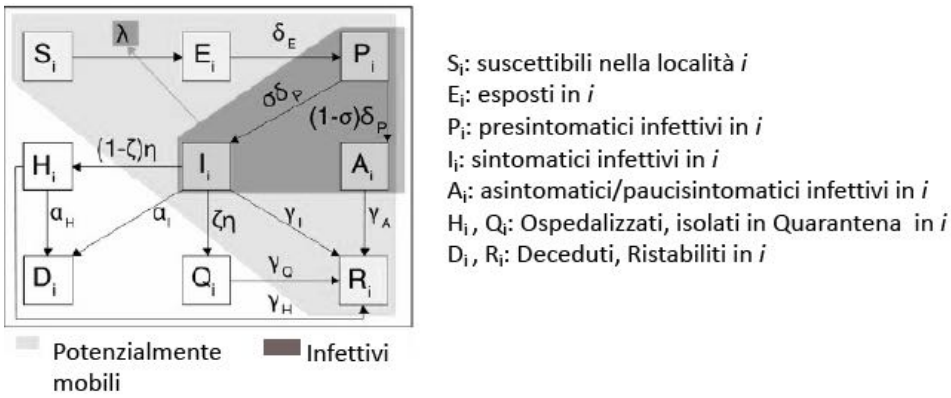


Figura 3.5. Struttura del modello locale SEPIAR (Gatto et al., 2020). I blocchi indicano i compartimenti del modello, le frecce i flussi tra i compartimenti e le etichette delle frecce i tassi di trasferimento da un compartimento all'altro. I pedici indicano una delle 107 province o aree metropolitane italiane. Modificato a partire da Gatto et al. (2020).

3.3.2 La dinamica spaziale di COVID-19

Una caratteristica di molte malattie infettive è la chiara dinamica nello spazio oltre che nel tempo (Rinaldo et al., 2020). I moderni mezzi di calcolo e la disponibilità di grandi basi di dati permettono di

includerla nei modelli epidemiologici. Per le infezioni dovute a contatto diretto, la mobilità umana gioca un ruolo molto importante. Nel caso di COVID-19, una struttura nella propagazione spaziale dai primi focolai di infezione emerge molto chiaramente sia a scala mondiale (https://www.healthmap.org/covid-19) sia a scala nazionale per l'Italia (Figura 3.6).

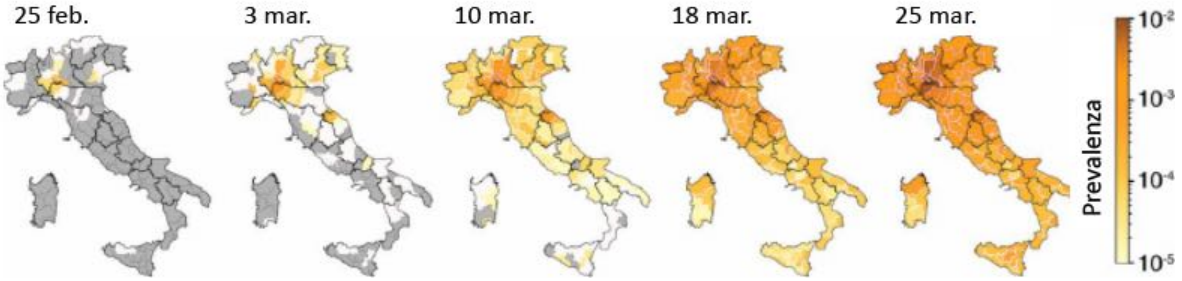


Figura 3.6. Andamento spazio-temporale del rapporto casi confermati/popolazione residente per la fase iniziale dell'epidemia di COVID-19 in Italia. Risoluzione a livello provinciale. Modificato a partire da Gatto et al. (2020).

Il modello di Gatto et al. (2020) tiene conto dell'evoluzione temporale dell'infezione nelle popolazioni locali (107 province e aree metropolitane italiane), della loro distribuzione geografica e degli spostamenti degli individui per raggiungere il luogo di studio o lavoro. A tal fine sono stati utilizzati sia censimenti Istat (che stimano la mobilità tra province prima dell'epidemia) sia risultati di uno studio indipendente, che ha sfruttato la geolocalizzazione dei telefoni cellulari durante il periodo pandemico (Pepe et al., 2020) per capire come è variata la mobilità con le restrizioni imposte dal governo italiano nelle diverse fasi di evoluzione dell'epidemia. La mappa dei contagi risultante dalla modellizzazione è stata poi confrontata con l'andamento reale dell'epidemia, riscontrando un'elevata accuratezza del modello impiegato. Un video che mostra il confronto dati-modello è disponibile all'indirizzo:

https://movie-usa.glencoesoftware.com/video/10.1073/pnas.2004978117/video-2 .

3.3.3 L'effetto delle misure di contenimento di COVID19

In assenza di un vaccino, che è l'unica misura che porti ad un risultato positivo e duraturo nel lungo periodo in termini di mitigazione dell'impatto epidemiologico, diverse misure di contenimento furono attivate:

- Strumenti di protezione individuale (ad es. mascherine di vario tipo, barriere, ecc.)
- Distanziamento sociale (fisico)
- Blocco della mobilità su piccola e grande scala spaziale
- Individuazione, isolamento o ricovero dei contagiati

Esse non possono ridurre il tempo medio di generazione, che è una caratteristica intrinseca del patogeno, ma possono efficacemente diminuire il numero medio di infezioni secondarie causate da un'infezione primaria. Il nuovo numero riproduttivo che ne risulta è chiamato **numero riproduttivo efficace** al tempo t e indicato con R_t, una sigla diventata nota anche al grande pubblico.

Varie misure di contenimento furono di fatto messe in opera in Italia fino al blocco totale (*lockdown*) con il decreto dell'11 marzo 2020. Secondo le stime di Gatto et al. (2020), queste misure evitarono un ulteriore sovraccarico sulle strutture ospedaliere valutabile in circa 180.000 persone al 25 marzo 2020 (Figura 3.7). Lo studio stimò anche in circa 700.000 persone i contagiati al 25 marzo, cioè dieci volte di più dei contagiati rilevati mediante l'esecuzione dei test coi tamponi. Il numero riproduttivo R_0 generalizzato (cioè calcolato in base alla rete di connessione spaziale) dell'epidemia nella sua fase iniziale fu stimato essere circa 3,6. In altre parole, si stimò che ogni infezione primaria aveva generato in media 3,6 infezioni secondarie prima che il portatore primario risultasse non più infettivo. Le misure di contenimento attuate permisero di ridurre (al 25 marzo 2020) il tasso di trasmissione dell'infezione da infettivo a suscettibile del 45% rispetto al valore iniziale (febbraio).

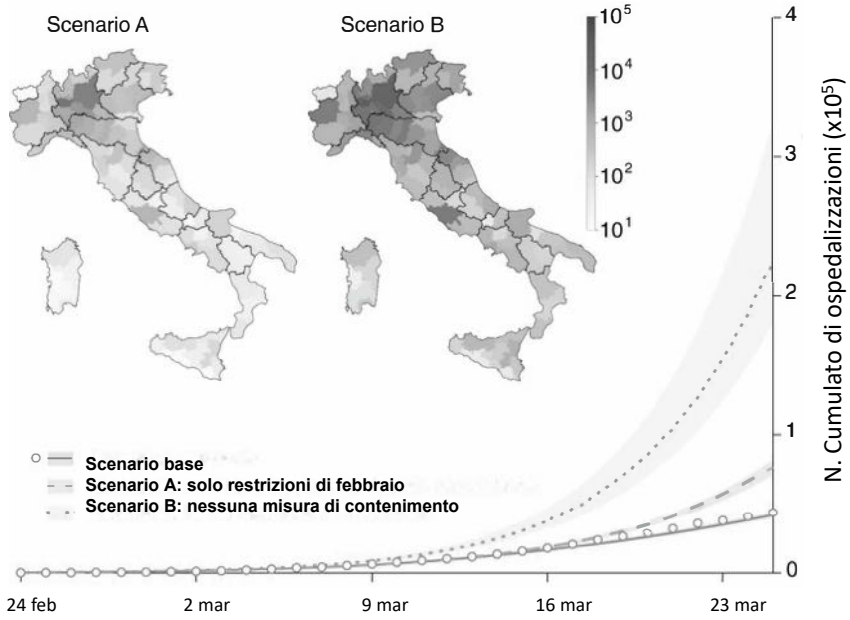


Figura 3.7. Scenari dell'andamento dei ricoveri in ospedale dovuti a COVID-19. Lo scenario di base è quello risultante dalle misure contenimento attuate in Italia (circoletti aperti: dati, linea continua: simulazione del modello). E' possibile simulare il modello senza l'attuazione di una o più misure di contenimento ottenendo gli scenari A e B. Le due mappe mostrano l'aumento di ospedalizzazioni nelle varie province (rispetto allo scenario di base) che si sarebbe avuto al 25 marzo secondo gli scenari A e B. Modificato a partire da Gatto et al. (2020).

Il modello spaziale ha poi permesso (Bertuzzo et al., 2020) di valutare il dispiegarsi dell'efficacia delle misure di contenimento dopo il 25 marzo fino alla fine del lockdown (4 maggio).

La Figura 3.8 riassume i risultati di questo secondo studio, risultati che mostrano come al 1° maggio 2020 in tutte le province italiane i tassi di trasmissione, comparati con i valori stimati per il periodo iniziale (febbraio 2020), si fossero ulteriormente ridotti. Lo studio ha anche permesso di stimare la quota di asintomatici infettivi (circa il 75%) e il numero totale di contagiati nelle diverse regioni, cifre confermate dai dati di sieroprevalenza del coronavirus nelle statistiche ISTAT (disponibili al sito https://www.istat.it/it/files//2020/08/ReportPrimiRisultatiIndagineSiero.pdf).

In aggiunta all'evolversi temporale della dinamica epidemiologica nello spazio, è importante considerare la struttura per età e i tipi di contatto sociale che si possono avere. Di questi necessari

ingredienti tiene conto il modello di Marziano et al. (2021). In particolare, come noto, i tassi di morbilità e di mortalità sono fortemente dipendenti dall'età degli infetti, con tassi decisamente crescenti per le età maggiori di 50 anni. Età e struttura dei contatti sociali sono ovviamente interdipendenti con, ad esempio, la maggior parte dei contatti nei luoghi di lavoro a carico della classe di età 20-59 anni e nella scuola a carico della classe d'età fino a 19 anni.

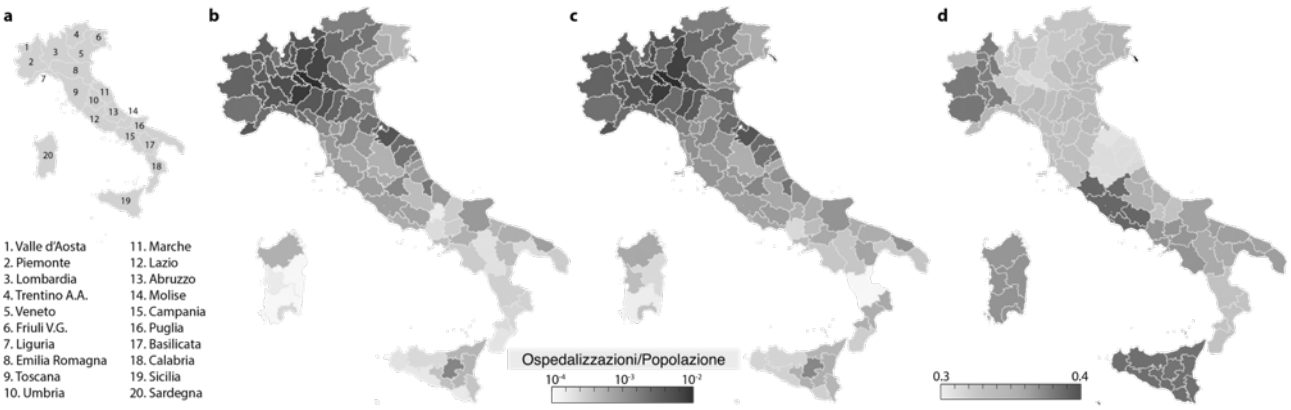


*Figura 3.8. Analisi comparata dei dati e dei risultati del modello di Bertuzzo et al. (2020) per le ospedalizzazioni da COVID-19 in 107 province italiane al 1° Maggio 2020. (**a**) schema delle regioni italiane; (**b**), (**c**) prevalenza delle ospedalizzazioni (numero cumulato fino al 1° Maggio 2020): dati (**b**) e simulazioni del modello (**c**); (**d**) rapporto stimato tra i valori dei tassi di trasmissione al 1° Maggio 2020 e i tassi di trasmissione all'inizio dell'epidemia (24 febbraio). Modificato da Bertuzzo et al. (2020).*

Il lavoro di Marziano et al. (2021), utilizzando i dati fino a settembre 2020, esplora gli scenari che si sarebbero potuti verificare con diverse politiche di contenimento: riaprire alcune attività in luoghi di lavoro legati a specifiche attività industriali avrebbe avuto un effetto marginale; così pure la riapertura delle scuole fino al ciclo secondario. La riapertura delle scuole superiori avrebbe invece determinato un deciso aumento delle ospedalizzazioni (e quindi delle morti). Inoltre, Marziano et al. (2021) previdero un'importante seconda ondata associata con la riapertura delle scuole nell'autunno 2020, evento che poi purtroppo si verificò.

3.3.4 La campagna vaccinale per COVID19

I vaccini sono sicuramente la più grande risorsa che l'umanità ha sinora individuato per una lotta efficace e pronta alle malattie infettive ad epidemia in corso. Dal punto di vista epidemiologico, essi sono in grado di trasferire le persone vaccinate dal comparto dei suscettibili al comparto dei ristabiliti e immuni. Poiché il numero medio di infezioni secondarie causate da un'infezione primaria dipende dalla probabilità che un infetto incontri un suscettibile, come anche l'esperienza vissuta in questa pandemia ha chiaramente dimostrato a tutti, è possibile mediante la vaccinazione ridurre il numero riproduttivo efficace R_t al di sotto di 1 (immunità di comunità, *herd immunity*), portando così la malattia verso il contenimento o persino l'estinzione nel lungo periodo. Calcoli anche approssimati ci dicono che per raggiungere l'obiettivo minimale di contenimento del numero riproduttivo efficace al di sotto dell'unità, la frazione di vaccinati deve essere pari almeno a $1-1/R_0$. Nel caso del ceppo originario di SARS-CoV-2, se si assume per l'Italia il valore $R_0 = 3{,}6$ citato prima, l'immunità di comunità necessita

che almeno il 72% della popolazione sia vaccinato. Questo valore rappresenta però una sottostima della soglia reale, perché una frazione dei vaccinati non reagisce con una risposta immunitaria sufficiente a garantire la protezione, l'immunità conferita dal vaccino non è permanente (e quindi vanno previste dosi di richiamo) e l'evoluzione naturale del virus può portare allo sviluppo di varianti caratterizzate da trasmissibilità molto superiore a quella della forma iniziale (tipicamente la Omicron).

A partire dal 2021 sono stati resi disponibili diversi vaccini basati su differenti tecnologie (a virus attenuato, a mRNA). Le somministrazioni delle diverse dosi in Italia sono procedute a buon passo (Figura 3.9), garantendo così una notevole attenuazione degli effetti più nefasti della pandemia: morti e ospedalizzazioni in terapia intensiva.

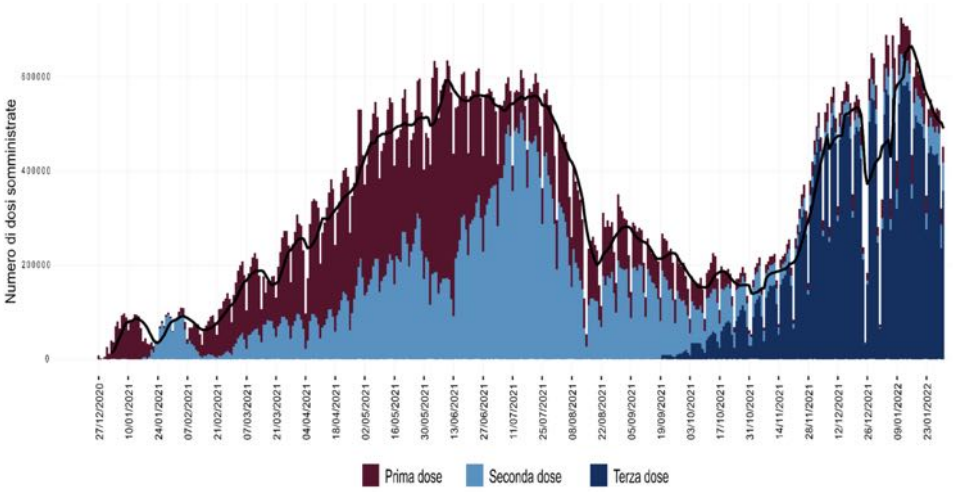


Figura 3.9. Somministrazioni di vaccini anti-COVID-19 in Italia fino al 31 gennaio 2022. Modificato a partire da Sacco et al. (2022).

3.4. Conclusioni

La pandemia di COVID-19 ha messo in evidenza un'ulteriore fragilità del nostro sistema globalizzato e, purtroppo, l'insufficiente attenzione politica a tutti quei fenomeni di eccessivo e irrazionale sfruttamento dell'ambiente che mettono in pericolo l'umanità. L'adozione di misure di contenimento e lo sviluppo di vaccini e antivirali specifici vanno affiancati ad efficaci tutele dell'ambiente che sono pure strettamente collegate alla salute dell'uomo, quali un adeguato smaltimento dei rifiuti, il controllo della qualità dell'acqua e dell'aria, il contenimento del cambiamento di uso del territorio e la preservazione del funzionamento degli ecosistemi, tutte misure che servono anche a ridurre il rischio di zoonosi, che vanno comunque attentamente monitorate (Holmes, 2022).
La necessità di riavviare o di non bloccare nuovamente le attività socioeconomiche per controllare la diffusione di COVID-19 si è fatta sempre più pressante. L'utilizzo di opportuni modelli epidemiologici ad elevata risoluzione spaziale può contribuire a pianificare e gestire le politiche di tutela della salute dal rischio di ulteriori pericolose pandemie.

3.5. Bibliografia

Anderson R M, May R M, 1979. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* 280: 361-367.

Bernoulli D, 1760 (1766). Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des advantages de l'inoculation pour la prévenir. *Academie Royale des Sciences: Histoire et Memoires de Mathematique et de Physique*, 1–45.

Bertuzzo E, Mari L, Pasetto D, et al, 2020. The geography of COVID-19 spread in Italy and implications for the relaxation of confinement measures. *Nature Communications* 11: 4264.

Chinazzi M, Davis J T, Ajelli M, et al, 2020. The effect of travel restrictions on the spread of the 2019 novel coronavirus (COVID-19) outbreak, *Science* 368: 395-400.

Daszak P, Cunningham A A, Hyatt A D, 2000. Emerging Infectious Diseases of Wildlife - Threats to Biodiversity and Human Health. *Science*, 287: 443-449.

Di Marco M, Baker M L, Daszak P, et al, 2020. Sustainable development must account for pandemic risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 117 (8): 3888-3892

Gatto M, Bertuzzo E, Mari L, et al, 2020. Spread and dynamics of the COVID-19 epidemic in Italy: effects of emergency containment measures, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 117 (19): 10484-10491.

Giordano G, Blanchini F, Bruno R, et al, 2020. Modelling the COVID-19 epidemic and implementation of population-wide interventions in Italy. *Nature Medicine* 26: 885–860.

Holmes E C, 2022. COVID-19-lessons for zoonotic disease. *Science*. 375(6585):1114-1115.

Hudson P J, Dobson A P, Lafferty K D, 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 381-386.

Kim, D, Ali S T, Kim S, et al, 2022. Estimation of Serial Interval and Reproduction Number to Quantify the Transmissibility of SARS-CoV-2 Omicron Variant in South Korea. *Viruses*, 14: 533.

Koelle K, Martin M A, Antia R, et al, 2022. The changing epidemiology of SARS-CoV-2. *Science*, 375: 1116–1121.

Lai A, Bergna A, Acciarri C, et al, 2020. Early phylogenetic estimate of the effective reproduction number of SARS-CoV-2. *Journal of Medical Virology*, 92(6): 675-679.

La Scola B, Desnues C, Pagnier I, et al, 2008. The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus. *Nature*, 455: 100–104.

Lotka A J, 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins Company, Baltimore.

Lytras S, Hughes J, Martin D, , et al, 2022. Exploring the Natural Origins of SARS-CoV-2 in the Light of Recombination, *Genome Biology and Evolution*, 14 (2): evac018.

Marziano V, Guzzetta G, Rondinone B M, et al, 2021. Retrospective analysis of the Italian exit strategy from COVID-19 lockdown. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 118 (4): e2019617118.

May R M, Anderson R M, 1979. Population biology of infectious diseases: Part II. *Nature*, 280: 455-461.

Morens D M, Folkers G K, Fauci A S, 2004. The challenge of emerging and re-emerging infectious diseases. *Nature*, 430: 242-249.

Morens D M, Fauci A S, 2020. Emerging pandemic diseases: How we got to COVID-19. *Cell* 182(5):1077–1092.

Pepe E, Bajardi P, Gauvin, et al, 2020. COVID-19 outbreak response, a dataset to assess mobility changes in Italy following national lockdown, *Scientific Data*, 7:230, https://doi.org/10.1038/s41597-020-00575-2

Pullano G, Pinotti F, Valdano E, et al, 2020. Novel coronavirus (2019-nCoV) early-stage importation risk to Europe. *Euro Surveillance* 25(4): 2000057.

Rinaldo A, Gatto M, Rodriguez-Iturbe I, 2020. *River Networks as Ecological Corridors: Species, Populations, Pathogens*. Cambridge: Cambridge University Press.

Roser M, Ritchie H, 2021. Burden of Disease. *Published online at OurWorldInData.org.* Retrieved from: https://ourworldindata.org/burden-of-disease.

Sacco C, Mateo-Urdiales A, Rota M, et al, 2022. Infezioni da SARS-CoV-2, ricoveri e decessi associati a COVID-19 direttamente evitati dalla vaccinazione. Italia, 27/12/2020 - 31/01/2022. Nota Tecnica, Istituto Superiore di Sanità.

Seminara G, Carli B, Forni G, et al, 2020. Biological fluid dynamics of airborne COVID-19 infection, *Rendiconti Lincei* 31(3): 505–537.

Smith K F, Goldberg M, Rosenthal S, et al, 2014. Global rise in human infectious disease outbreaks. *Journal of the Royal Society Interface*, 11: 20140950.

Tang B, Wang X, Li Q, et al, 2020. Estimation of the transmission risk of the 2019-nCoV and its implication for public health interventions. *Journal of Clinical Medicine* 9: 462.

Pterois volitans, pesce alieno fotografato lungo la costa Mediterranea di Israele
(Foto: Oren Klein)

Non esistono criteri biogeografici, ecologici, ambientali, storici o evolutivi che possano definire una specie introdotta come 'naturalizzata'

(James T. Carlton, 2009)

4. LE BIOINVASIONI DI SPECIE ALIENE NEL MEDITERRANEO

Anna Occhipinti-Ambrogi e Agnese Marchini

Dipartimento di Scienze della Terra e dell'Ambiente, Università degli Studi di Pavia

4.1. Il Mediterraneo: il mare più invaso al mondo

4.1.1 Biodiversità e globalizzazione

Il Mar Mediterraneo è da sempre considerato un vero e proprio **scrigno di biodiversità**, grazie alla varietà di specie e habitat che ospita e alle peculiari caratteristiche messe in luce da oceanografi, paleontologi e biologi marini. Si tratta di un mare chiuso, naturalmente connesso al solo Atlantico settentrionale tramite lo Stretto di Gibilterra, oltre che comunicante col Mar Nero attraverso lo stretto dei Dardanelli. In epoca storica, l'apertura del canale di Suez ha poi messo in comunicazione il Mar Rosso con il bacino orientale (chiamato Levantino) del *Mare Nostrum*. Si stima che nel Mediterraneo siano presenti circa 17 mila specie animali e vegetali (Coll et al., 2010), di cui molte di origine Atlantica o autoctone, vale a dire esclusive di questo bacino. Come è noto la biodiversità di un ambiente è una caratteristica che dipende dal numero di specie presenti e dalla proporzione relativa tra le popolazioni, nonché dal fatto che le specie sono esclusive di tale ambiente e quindi gli conferiscono una specie di identità ben riconoscibile. La Scienza che descrive e interpreta la distribuzione globale delle specie sulla superficie della terra e nei mari è la **biogeografia**.

Tra le perturbazioni indotte dalle attività umane sulla biodiversità va quindi considerata a tutti gli effetti anche l'introduzione di specie non native in aree dove queste non si sarebbero diffuse naturalmente. La biogeografia di quasi tutti i bacini oceanici e marini ha registrato, specie negli ultimi lustri, un incremento molto importante di specie introdotte da parte dell'uomo. È questa una diretta conseguenza della globalizzazione, che ha incrementato ed accelerato gli scambi di materiali e merci tra zone del mondo che finora avevano sperimentato una relativa segregazione, anche per quanto riguarda l'ambiente marino, pur nella sua sostanziale continuità. Gli scambi operati dalle diverse attività umane, in particolare con l'incremento dei trasporti commerciali navali, hanno comportato una dispersione di specie in aree biogeografiche anche molto distanti. Tali specie possono trovare condizioni adatte al proprio sviluppo nelle nuove aree ed in taluni casi dar luogo a crescite molto consistenti, che provocano veri e propri *shift* (spostamenti) nella struttura delle comunità native. Anche se, almeno per ora, si è riusciti raramente a documentare l'estinzione di specie native mediterranee (Gravili et al., 2015), l'**omogenizzazione** di molte comunità marine (in particolare costiere) in vari luoghi è sicuramente una manifestazione di perdita di biodiversità che preoccupa seriamente (Morri et al., 2019). Per rendere l'idea, il Mediterraneo è stato senza dubbio investito con grande forza dal processo di perdita della propria individualità e molte delle sue biocenosi, considerate tipiche e descritte come archetipi della sua singolarità nei diversi sottobacini in cui viene distinto, sono ormai difficilmente individuabili, per la prevalenza di specie non-indigene, che hanno avuto successo e si sono rapidamente espanse.

Le specie non indigene o "**aliene**" sono quelle rinvenute in aree geografiche al di fuori del loro areale nativo di distribuzione ed espansione naturale possibile, e la cui introduzione è legata volontariamente

o involontariamente all'azione dell'uomo. Nel Mediterraneo assumono particolare rilevanza le specie aliene provenienti dal Mar Rosso, entrate in modo autonomo attraverso il Canale di Suez (Figura 4.1), che è stato scavato dall'uomo creando una connessione artificiale tra bacini marini con una storia evolutiva ben distinta. Al contrario, non sono da considerarsi aliene le specie che entrano spontaneamente attraverso il passaggio naturale dello Stretto di Gibilterra, che a partire dal Pliocene ha messo in connessione la fauna e flora atlantica con quella mediterranea.

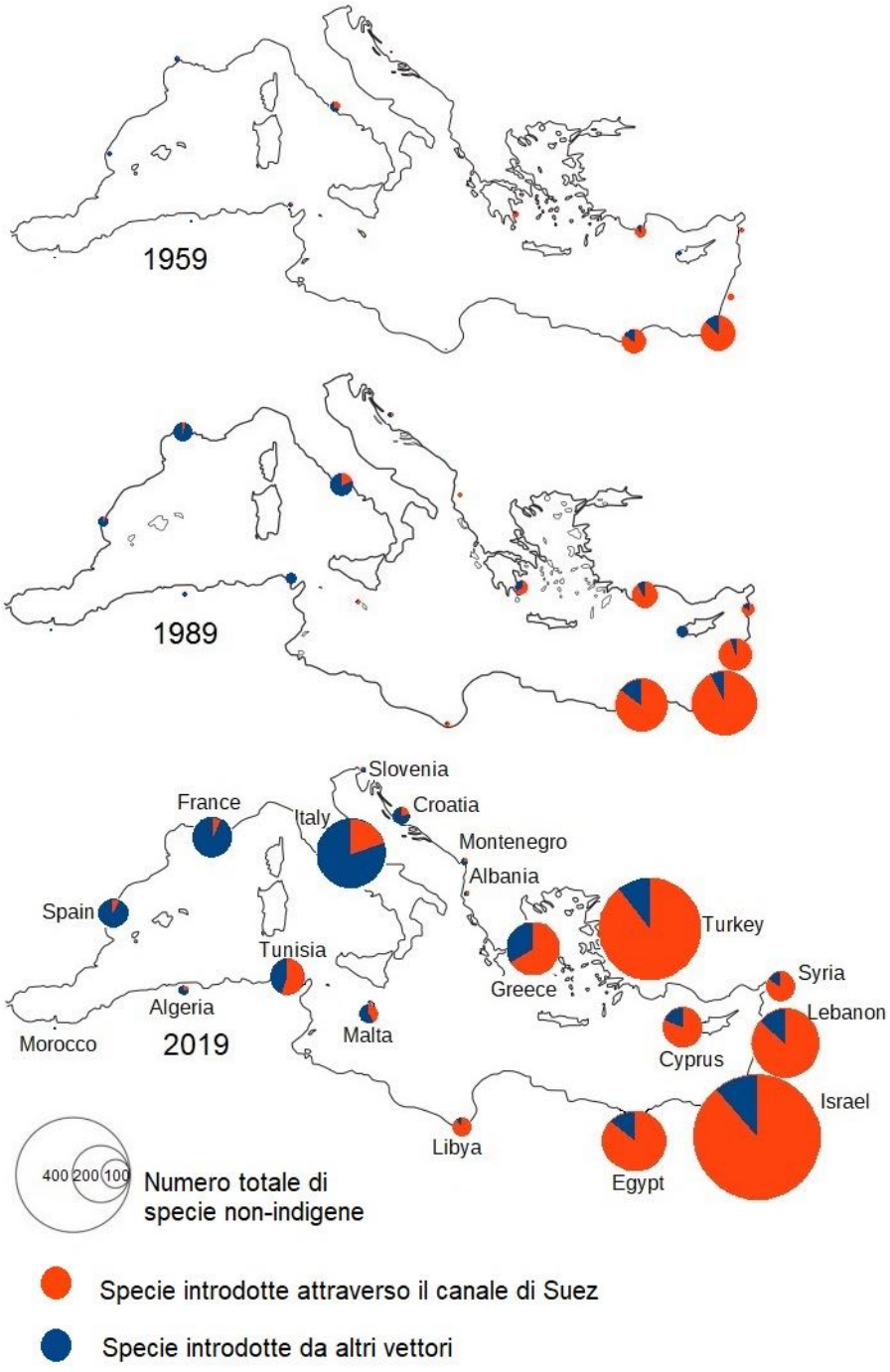


Figura 4.1. Andamento nel tempo delle introduzioni di specie aliene nei Paesi Mediterranei: la dimensione dei cerchi è proporzionale al numero di specie aliene multicellulari registrate in ciascun Paese. Modificata da Galil et al. (2017).

La comparsa in Mediterraneo di specie tropicali Atlantiche è un fenomeno in aumento, probabilmente amplificato dal cambiamento climatico, e crea talvolta problemi nell'assegnazione dello *status* delle specie (aliena o no), perché non sempre è evidente se l'espansione di areale sia stata spontanea, o derivi da una introduzione mediata dall'uomo (Evans et al., 2020).

Le introduzioni non intenzionali di specie marine in Mediterraneo non sono comunque un fenomeno recente: sono iniziate nel XV secolo, con l'espansione degli orizzonti mercantili in seguito alle scoperte geografiche. Tuttavia, queste prime introduzioni, dovute soprattutto ad incrostazioni sullo scafo delle navi, rimasero a lungo trascurate, perché avvenute secoli prima dell'inizio degli studi biogeografici. La prima introduzione che si è potuto documentare riguarda il gasteropode *Littorina saxatilis*, specie descritta nel 1792 dall'abate Giuseppe Olivi in Laguna di Venezia (Figura 4.2), a lungo reputata nativa del Nord Adriatico. Recenti analisi del DNA mitocondriale di diverse popolazioni hanno rivelato che il suo areale di origine risiede invece in Nord Europa, e che la popolazione veneziana è stata verosimilmente introdotta dai mercantili della *Serenissima* che scambiavano merci nei porti di Londra e Southampton (Panova et al., 2011).

Figura 4.2. Il gasteropode Littorina saxatilis*, la prima specie marina di cui è stato possibile documentare lo status di aliena nel Mediterraneo (Foto: Luca Mizzan).*

Specie aliene presenti da diversi secoli o anche solo da alcuni decenni vengono spesso percepite come 'naturalizzate', ovvero componenti naturali della fauna o della flora di una determinata area; tuttavia, la scienza rigetta questo concetto, in quanto decine o centinaia di anni sono un tempo molto breve se paragonato alle migliaia di anni che le specie hanno impiegato per co-evolvere con gli altri componenti di una comunità in rapporti di predazione, parassitismo, competizione, mutualismo. La consapevolezza scientifica dell'ingresso di specie esotiche arrivò in seguito all'apertura del Canale di Suez, nel 1869, ma

solo negli anni '80 del secolo scorso il fenomeno cominciò a sollevare le prime preoccupazioni (Galil et al., 2018).

Soggetto a intensi traffici mercantili, ad allevamento intensivo ed estensivo di specie aliene di interesse commerciale, e messo artificialmente in comunicazione con la regione indopacifica tramite il canale di Suez, il Mediterraneo ha ricevuto nei secoli centinaia di nuove specie provenienti dagli areali biogeografici più disparati: dall'Oceano Indiano ai Caraibi, dal Pacifico Nord-Occidentale a quello Sud-Orientale. Attualmente, il Mediterraneo è il mare che contiene il maggior numero di specie aliene al mondo (Bailey et al., 2020).

4.1.2 I meccanismi di introduzione

A livello mondiale, la gran parte delle introduzioni di specie aliene marine è causata dal **traffico navale**. Adulti, larve, uova, spore possono essere trasportati sia nelle acque di zavorra di grandi navi (*ballast waters*), caricate in porti dove la nave alleggerisce il proprio carico e trattenute durante il tragitto per mantenere il bilanciamento, per essere poi scaricate nel porto successivo. Oppure, possono viaggiare attaccati alle chiglie delle imbarcazioni (*biofouling*; Figura 4.3), o in cavità presenti nei grossi scafi commerciali (*sea chests*), nelle quali trovano riparo e protezione durante il trasporto. A causa della sua posizione geografica, il Mediterraneo è da sempre al centro delle rotte navigabili mondiali e attualmente il rischio di nuove introduzioni dovute alla navigazione è da considerarsi elevato, se si combinano i dati dei traffici marittimi globali con le condizioni climatico-ambientali dei porti d'oltreoceano maggiormente connessi con quelli mediterranei (Seebens et al., 2013). Non solo le grandi navi, ma anche le piccole imbarcazioni private, come barche a vela e motore, contribuiscono all'introduzione e diffusione di specie aliene marine (Ferrario et al., 2017). Il fenomeno, a lungo sottovalutato, è invece stato recentemente dimostrato essere di enorme portata: dall'osservazione di circa 600 chiglie di imbarcazioni da diporto provenienti da marine turistiche di tutto il Mediterraneo, un sorprendente 70% di queste barche viaggia inconsapevolmente con 'a bordo' almeno una (e spesso più d'una!) specie aliena attaccata alla chiglia (Ulman et al., 2019).

Figura 4.3. Chiglia di una imbarcazione privata infestata da biofouling, in particolare dalle fronde del briozoo eretto Amathia verticillata*, di probabile origine caraibica (Foto: Jasmine Ferrario).*

Anche l'**acquacoltura** ha una lunga storia in Mediterraneo: già nel 97 d.C. il pretore romano Sergius Orata (*nomen omen!*) aveva ideato il modo per costruire un '*ostrearum vivarium*' (un vivaio per ostriche) chiudendo artificialmente porzioni del Lago di Lucrino nella Baia di Pozzuoli per offrire ai molluschi un habitat di acque calme (Günther, 1897). Bisogna arrivare però agli anni '60 del secolo scorso per l'avvio in Mediterraneo, così come nel resto del mondo, dell'allevamento intensivo ed estensivo di molluschi esotici a fini commerciali. Oltre alle specie oggetto di allevamento, introdotte volontariamente, questa pratica spesso comporta anche l'introduzione non intenzionale di altre specie, associate alla specie *target*. Ovviamente, i parassiti rappresentano il problema principale, ma spesso anche specie epibionti (alghe e invertebrati) possono essere introdotte accidentalmente (Mineur et al., 2014). Un'introduzione intenzionale di successo riguarda l'ostrica giapponese *Magallana gigas* (*Crassostrea gigas*), ovvero l'ostrica da allevamento più diffusa in tutto il mondo, e immancabile nei *menu* di molti ristoranti francesi. Questa specie è stata introdotta volontariamente verso la fine degli anni '60 in diversi ambienti lagunari ed estuariali del Mediterraneo e Nord Atlantico, con lo scopo di incrementare la produzione e il commercio di ostriche in un periodo di crisi delle specie autoctone, caratterizzato da fenomeni di mortalità massive per parassitosi e infezioni virali. L'ampia valenza ecologica e la notevole produttività dell'ostrica giapponese hanno contribuito ad un enorme successo del suo allevamento negli impianti di molluschicoltura e, di conseguenza, a un notevole incremento degli scambi di semi tra il Giappone e le diverse località di introduzione. Sfortunatamente, ciò ha causato anche l'introduzione accidentale di svariate specie di alghe e invertebrati, associate al seme o alla conchiglia dell'ostrica e al materiale usato per gli imballaggi.

In alcuni siti Mediterranei dove è stato attivato l'allevamento di ostrica giapponese, come lo Stagno di Thau nella regione francese della Camargue, la Laguna di Venezia in Nord Adriatico, e il Mar Piccolo di Taranto nel Mar Ionio, sono comparse dozzine di specie di alghe asiatiche, che hanno cambiato drasticamente la struttura biologica e il funzionamento di quegli ecosistemi (Boudouresque et al., 2011; Marchini et al., 2015; Cecere et al., 2016).

Specie marine di origine lontana vengono importate vive anche per altri scopi: per l'immissione diretta nel mercato ittico, come esche vive, o come specie ornamentali per decorare acquari, pubblici o privati. In ciascuno di questi casi, esiste il rischio, più o meno elevato a seconda dei contesti locali, di rilascio accidentale ed immissione in natura.

Il caso forse più eclatante di rilascio accidentale in Mediterraneo riguarda l'alga verde *Caulerpa taxifolia*, specie pantropicale, probabilmente originaria dell'Oceano Indiano. Particolarmente apprezzata come pianta ornamentale per acquari, è stata oggetto di selezione, al fine di renderla sempre più resistente alle variazioni di temperatura. La sua introduzione in Mediterraneo è stata attribuita all'**acquariologia**, in particolare ad un rilascio accidentale da parte dell'acquario del Museo Oceanografico del Principato di Monaco. A partire dalla fine degli anni '80 del secolo scorso, tale specie ha avuto uno sviluppo massiccio lungo le coste francesi e italiane, da Tolone a tutta la Liguria, dove ha cambiato il paesaggio subacqueo, arrivando a raggiungere le isole Baleari, la Tunisia e la Croazia (Meinesz et al., 2001). *Caulerpa taxifolia* rappresenta in realtà uno dei pochi casi in cui una specie rilasciata da acquario è riuscita a espandersi in Mediterraneo; gli altri casi, perlopiù riguardanti pesci ornamentali, non hanno ad oggi portato a popolazioni stabili, ma il rischio è sempre attuale, anche

visto quanto è accaduto in Florida con i pesci scorpione provenienti da acquari privati (Ruttenberg et al., 2012).

Come accennato prima, l'evento maggiormente responsabile in assoluto dell'introduzione di specie aliene in Mediterraneo è stato l'apertura nel 1869 del **Canale di Suez**, che ha messo in comunicazione questo mare con il Mar Rosso e quindi con la regione tropicale indo-pacifica (da cui la denominazione di 'specie Eritree' attribuita alle specie introdotte attraverso questa via). L'importanza del fenomeno è stata rilevata già da Por (1978) che aveva recensito 30 pesci, 31 crostacei decapodi e 44 molluschi, da lui denominati collettivamente come specie lessepsiane (dal nome del costruttore del canale di Suez, Ferdinand de Lesseps). Nei decenni, il Canale è stato progressivamente allargato per consentire il passaggio di navi cargo sempre più mastodontiche e parallelamente è aumentato il numero di specie aliene penetrate in Mediterraneo attraverso il Canale. Dati recenti (Galil et al., 2018) riportano che, delle quasi 800 specie aliene multicellulari segnalate nel Mediterraneo orientale, oltre il 50% è dovuto al passaggio attraverso il Canale di Suez. Per la maggior parte del XX secolo, molte di queste specie sono rimaste confinate lungo le coste di Egitto, Israele, Libano e Siria. A partire dal 1990, però, sono intervenuti significativi cambiamenti idrografici, dovuti ad anomalie climatiche che hanno determinato un'interruzione dell'apporto di acque adriatiche nelle profondità del bacino orientale. Alla fine degli anni '80 fino a metà degli anni '90 del secolo scorso, le acque profonde del Mediterraneo orientale non si sono più originate in Adriatico, bensì in Egeo. Questo fenomeno, chiamato "*Eastern Mediterranean Climatic Transient*", ha fatto sì che allo scorrimento in profondità delle acque dell'Egeo corrispondesse un richiamo di acque superficiali calde dal bacino levantino. Il maggior influsso superficiale di acque calde provenienti dall'Asia minore e dall'Anatolia ha conciso con l'improvvisa espansione verso nord e verso ovest di specie eritree. Emblematico il caso di un protozoo Indo-Pacifico, il foraminifero *Amphistegina lobifera*, penetrato in Mediterraneo da Suez e diffusosi fino al Mediterraneo centrale. Carote di sedimento raccolte a Malta e datate radiometricamente hanno mostrato che questo foraminifero è stato stabilmente presente nel sedimento dagli anni '40 del secolo scorso fino ai giorni nostri, ma con densità di popolazione variabili. Per ben cinque decenni questa specie, di dimensioni comparabili a un granello di sabbia, è rimasta presente a Malta solo con rari, sporadici individui. A partire dagli anni '90, invece, la sua popolazione è aumentata in abbondanza, fino a divenire localmente specie dominante. L'aumento di abbondanza di *A. lobifera* corrisponde all'aumento delle temperature superficiali del mare, in particolare delle medie invernali, che probabilmente limitavano l'esplosione demografica di questa specie tropicale (Guastella et al., 2021).

Così come il piccolo 'granello di sabbia' alieno, molte altre specie del Mar Rosso, anche di dimensioni assai più cospicue, stanno raggiungendo il Mediterraneo centrale, lambendo le coste siciliane e tunisine: pesci, meduse, crostacei, molluschi e altri invertebrati fanno la loro comparsa e, talvolta, si affermano con prepotenza nei nuovi ambienti conquistati (Gianguzza et al., 2019).

4.2. Bioinvasioni marine e Uomo: impatti e possibili soluzioni

4.2.1 Minacce ad ambiente, salute, economia e società

Le specie marine non-indigene sono state ufficialmente riconosciute dalla Direttiva Quadro sulla Strategia per l'Ambiente Marino del Consiglio per l'Unione Europea (2008/56/CE) come una tra le minacce più rilevanti per la "buona salute dell'ecosistema".

Ma quali sono le caratteristiche che definiscono l'impatto, tanto da far denominare il fenomeno delle bioinvasioni come **inquinamento biologico**? (*biological pollution;* Occhipinti-Ambrogi 2021). Abbiamo già menzionato il ruolo delle invasioni biologiche nell'influenzare la biodiversità e questo può avvenire agendo direttamente su determinate specie native, oppure attraverso la modifica strutturale dell'habitat e delle sue funzioni. Ad esempio, troviamo in Mediterraneo pesci erbivori alieni del genere *Siganus* (Figura 4.4) che trasformano fondali marini vegetati e ricchi di vita in substrati nudi e desolati (Sala et al. 2011), oppure alghe aliene del genere *Caulerpa* (Figura 4.5) che rimpiazzano pregevoli piante marine come *Posidonia oceanica* e alterano i sedimenti (Balata et al., 2015), i cicli dei nutrienti (Gennaro et al., 2015), la meiofauna (invertebrati di taglia compresa tra 0.03 e 5 mm; Rizzo et al., 2020), la macrofauna (invertebrati visibili ad occhio nudo; Žuljević et al., 2011), e le catene trofiche (Deudero et al. 2011), arrivando ad alterare la qualità nutrizionale dei pesci (Felline et al, 2014). Varie altre specie aliene possono rivelarsi dannose anche per l'uomo, impattando la salute, l'economia ed in generale il benessere della popolazione umana (Tabella 4.1, Figura 4.6).

*Figura 4.4. Il pesce coniglio (*Siganus rivulatus*) è un vorace erbivoro che in alcune località del Mediterraneo orientale ha sterminato la vegetazione del fondale marino (Foto: Zvika Fayer).*

Figura 4.5. L'alga verde Caulerpa cylindracea *ha un impatto negativo sulla biodiversità del Mediterraneo (Foto: Alice Lodola).*

Tabella 4.1. Alcuni esempi di impatti sulla società umana esercitati da specie aliene marine presenti in Mediterraneo.

Nome specie	Tipo di impatto
Amathia verticillata (briozoo spaghetto – animale sessile coloniale)	Economia: danni al settore nautico e alla mitilicoltura
Diadema setosum (riccio di mare diadema)	Salute: spine velenose
Didemnum vexillum (tunicato – animale sessile coloniale)	Economia: danni al settore nautico e alla mitilicoltura
Ficopomatus enigmaticus (verme polichete costruttore di tubi calcarei)	Economia: danni a settore nautico
Lagocephalus sceleratus (pesce palla argenteo)	Salute: mortale se ingerito Economia: danni al settore pesca
Mnemiopsis leidyi (noce di mare – animale gelatinoso)	Economia: danni al settore pesca
Pinctada imbricata radiata (ostrica perlata)	Economia: danni al settore acquacoltura
Plotosus lineatus (pesce gatto dei coralli)	Salute: spine velenose
Pterois miles (pesce scorpione)	Salute: spine velenose Economia: danni al settore turismo
Rapana venosa (lumaca di mare predatrice)	Economia: danni al settore acquacoltura
Rhopilema nomadica (medusa nomade)	Salute: tentacoli urticanti Economia: danni al settore turismo

Figura 4.6. Individuo del mollusco asiatico Rapana venosa *nell'atto di predare il comune mitilo Mediterraneo,* Mytilus galloprovincialis*, specie di interesse commerciale (Foto: Agnese Marchini).*

Non mancano esempi di alieni che hanno portato benefici alla società umana: specie asiatiche come la già citata ostrica giapponese *Magallana gigas* o la vongola filippina *Ruditapes philippinarum* sono alla base di redditizie attività di molluschicoltura, che tuttavia dopo decenni faticano ad autosostenersi e devono continuamente affidarsi a importazioni di seme dall'estero (Galil et al., 2018). Lo sfruttamento commerciale di specie con potenzialità di immissione sul mercato ittico, quali il granchio blu *Callinectes sapidus* (Figura 4.7), è attualmente considerata una delle migliori opzioni di gestione (Mancinelli et al., 2017).

Figura 4.7. Maschio di granchio blu americano, Callinectes sapidus *(Foto: Giorgio Mancinelli).*

Delle circa 800 specie aliene multicellulari apparse in Mediterraneo, comunque, solo di una minima parte si conoscono gli effetti sugli ecosistemi riceventi o sulla società umana. Per la maggior parte di queste specie, infatti, esiste solo documentazione della loro presenza, ma mancano studi ecologici quantitativi, o anche solo osservazionali, sugli effetti della loro presenza. Questa situazione di scarsa conoscenza sull'impatto spesso viene erroneamente tradotta come 'assenza di impatto' delle specie aliene marine, il che sta causando drammatici ritardi nella risposta politica al fenomeno (Ojaveer et al., 2015).

4.2.2 Fermare le specie aliene marine: missione impossibile?

Una volta stabilizzatesi in ambiente naturale, le specie aliene marine sono virtualmente impossibili da eliminare. La tridimensionalità dell'habitat marino e l'opportunità dei propaguli di persistere nella colonna d'acqua rendono vani gli sforzi di eradicazione, a meno di interventi particolarmente tempestivi (Ojaveer et al., 2018).

Se non si può quindi pensare di rimuovere tutto quello che è già arrivato, la strategia proposta dalla comunità scientifica e adottata anche dalle Nazioni Unite è di limitare il più possibile le nuove introduzioni.

In particolare, molto si è lavorato nel caso delle acque di zavorra (*ballast waters*), a partire dalle regole imposte nella regione dei Grandi Laghi nordamericani (Bailey, 2015). La Convenzione internazionale che prevede misure di controllo e di gestione delle acque di zavorra e dei sedimenti sversati in ambienti

portuali dalle navi commerciali (IMO, 2007), è entrata in vigore nel 2017 quando è stata adottata da 30 Stati rappresentanti almeno il 35% del tonnellaggio mondiale.

Meno sviluppate sono le misure che hanno per oggetto gli organismi del *fouling* (organismi incrostanti) delle imbarcazioni, anche a fronte dell'impossibilità di utilizzare agenti protettivi altamente tossici per la vita acquatica. La pulizia frequente degli scafi in condizioni controllate è in questo caso la misura più adatta, ma si scontra con l'estrema capillarità e varietà del parco navale circolante, senza considerare le imbarcazioni da diporto. In Australia e Nuova Zelanda, Paesi dove la problematica delle specie introdotte è molto sentita, sono state varate regole molto severe per il monitoraggio ed il controllo anche delle specie marine (Hayes et al., 2019), con l'obiettivo di evidenziare, a seguito di analisi di rischio standardizzate, anche la possibilità di procedere ad eradicazione mirata di specie oggetto di segnalazioni precoci (*early alert).* Tali pratiche sono in corso di adozione anche in altri Paesi, ma con gradi di decisione e di severità molto diversificati.

In generale, la sensibilità dell'opinione pubblica e degli operatori in questo settore è un punto discriminante per l'adozione di comportamenti che possano ridurre l'impatto causato dalle specie non-indigene e la conoscenza delle specie, della loro biologia e di alcune semplici precauzioni nel comportamento sicuramente aiuta il lavoro del legislatore e di chi ha responsabilità nella gestione dell'ambiente marino. Il monitoraggio sistematico e standardizzato, del resto previsto dalla Direttiva Quadro sulla Strategia per l'Ambiente Marino è il punto di partenza della conoscenza sull'ampiezza del fenomeno, ma la coscienza popolare, a partire dai cultori delle discipline ecologiche e della biologia marina, è fondamentale.

4.3. Bibliografia

Bailey SA, 2015. An overview of thirty years of research on ballast water as a vector for aquatic invasive species to freshwater and marine environments. *Aquat Ecosyst Health Manag* 18 (3): 261–268.

Bailey SA, Brown L, Campbell ML, et al., 2020. Trends in the detection of aquatic non-indigenous species across global marine, estuarine and freshwater ecosystems: A 50-year perspective. *Divers Distrib* 26(12):1780-1797.

Balata D, Piazzi L, Bulleri F, 2015. Sediment deposition dampens positive effects of substratum complexity on the diversity of macroalgal assemblages. *J Exp Mar Biol Ecol* 467:45–51

Boudouresque C-F, Klein J, Ruitton S, et al., 2011. Biological invasion: the Thau Lagoon, a Japanese biological island in the Mediterranean Sea. In: Global change: mankind-marine environment interactions, Ceccaldi H-J, Dekeyser I, Girault M, Stora G, Editors, pp 151–156. Springer Science, Dordrecht.

Carlton JT, 2009. Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time. In: Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives, Rilov G, Crooks JA Editors, pp.13-56, Springer Berlin, Heidelberg.

Cecere E, Petrocelli A, Belmonte M, et al., 2016. Activities and vectors responsible for the biological pollution in the Taranto Seas (Mediterranean Sea, southern Italy): a review. *Environ Sci Pollut Res* 23(13):12797-12810.

Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, et al., 2006 The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PloS one* 5(8):e11842.

Deudero S, Box A, Alós J et al., 2011. Functional changes due to invasive species: food web shifts at shallow *Posidonia oceanica* seagrass beds colonized by the alien macroalga *Caulerpa racemosa*. *Estuar Coast Shelf Sci* 93(2):106–116.

Evans J, Arndt E, Schembri PJ, 2020. Atlantic fishes in the Mediterranean: using biological traits to assess the origin of newcomer fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 643:133-143.

Felline S, Mollo E, Ferramosca A et al., 2014. Can a marine pest reduce the nutritional value of Mediterranean fish flesh? *Mar Biol* 161:1275–1283.

Ferrario J, Caronni S, Occhipinti-Ambrogi A, et al., 2017. Role of commercial harbours and recreational marinas in the spread of non-indigenous fouling species. *Biofouling* 33(8):651-660.

Galil BS, Marchini A, Occhipinti-Ambrogi A, et al., 2017. The enlargement of the Suez Canal—Erythraean introductions and management challenges. *Manag Biol Invasions* 8:141–152.

Galil BS, Marchini A, Occhipinti-Ambrogi A, 2018. Mare Nostrum, mare quod invaditur—the history of bioinvasions in the Mediterranean Sea. In: Histories of Bioinvasions in the Mediterranean (pp. 21-49). Springer, Cham.

Gennaro P, Piazzi L, Persia E et al., 2015. Nutrient exploitation and competition strategies of the invasive seaweed *Caulerpa cylindracea*. *Eur J Phycol* 50(4):384–394

Gianguzza P, Insacco G, Zava B et al., 2019. Much can change in a year: the Massawan mantis shrimp, *Erugosquilla massavensis* (Kossmann, 1880) in Sicily, Italy. *BioInvas Rec* 8(1):108-112.

Gravili C, Bevilacqua S, Terlizzi A, et al., 2015. Missing species among Mediterranean non-Siphonophoran Hydrozoa. *Biodivers Conserv* 24(6):1329-1357.

Guastella R, Marchini A, Caruso A, et al., 2021. Reconstructing bioinvasion dynamics through micropaleontologic analysis highlights the role of temperature change as a driver of alien foraminifera invasion. *Front Mar Sci* 8:675807.

Günther RT, 1897. The oyster culture of the ancient Romans. *J Mar Biol Assoc UK* 4(4):360-365.

Hayes KR, Inglis GJ, Barry SC, 2019. The assessment and management of marine pest risks posed by shipping: The Australian and New Zealand experience. *Front Mar Sci* 6:489.

IMO [International Maritime Organization], 2007. Guidelines for Risk Assessment Under Regulation A-4 of the BWM Convention (G7), IMO, Marine Environment Protection Committee, Resolution MEPC. 162(56), 13 2007. London: International Maritime Organisation, London, UK.

Mancinelli G, Chainho P, Cilenti L, et al., 2017. On the Atlantic blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun 1896) in southern European coastal waters: Time to turn a threat into a resource? *Fish Res* 194:1-8.

Marchini A, Ferrario J, Sfriso A, et al., 2015. Current status and trends of biological invasions in the Lagoon of Venice, a hotspot of marine NIS introductions in the Mediterranean Sea. *Biol Invasions* 17(10):2943-2962.

Meinesz A, Belsher T, Thibaut T, et al., 2001. The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biol Invasions* 3(2):201-210.

Mineur F, Le Roux A, Maggs CA et al., 2014. Positive feedback loop between introductions of non-native marine species and cultivation of oysters in Europe. *Conserv Biol* 28(6):1667-1676.

Morri C, Montefalcone M, Gatti G, et al., 2019. An alien invader is the cause of homogenization in the recipient ecosystem: a simulation-like approach. *Diversity* 11(9):146.

Occhipinti-Ambrogi A, 2021. Biopollution by Invasive Marine Non-Indigenous Species: A Review of Potential Adverse Ecological Effects in a Changing Climate. *Int J Environ Res Public Health* 18(8):4268.

Ojaveer H, Galil BS, Campbell ML et al., 2015. Classification of non-indigenous species based on their impacts: considerations for application in marine management. *PLoS Biol* 13:e1002130.

Ojaveer H, Galil BS, Carlton JT et al., 2018. Historical baselines in marine bioinvasions: Implications for policy and management. *PloS one* 13(8):e0202383.

Panova M, Blakeslee AM, Miller AW, et al., 2011. Glacial history of the North Atlantic marine snail, *Littorina saxatilis*, inferred from distribution of mitochondrial DNA lineages. *PloS one* 6(3):e17511.

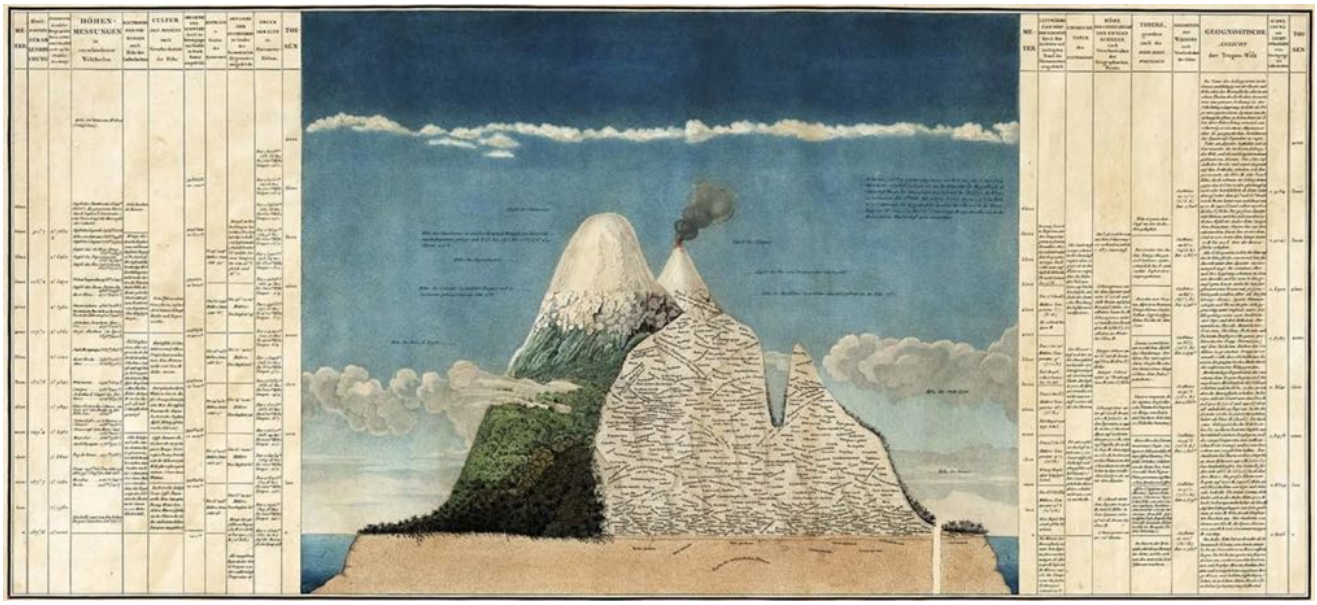
Rizzo L, Pusceddu A, Bianchelli S, et al., 2020. Potentially combined effect of the invasive seaweed *Caulerpa cylindracea* (Sonder) and sediment deposition rates on organic matter and meiofaunal assemblages. *Mar Environ Res* 159:104966.

Ruttenberg BI, Schofield PJ, Akins JL, et al., 2012. Rapid invasion of Indo-Pacific lionfishes (*Pterois volitans* and *Pterois miles*) in the Florida Keys, USA: evidence from multiple pre-and post-invasion data sets. *Bull Mar Sci* 88(4):1051-1059.

Sala E, Kizilkaya Z, Yildirim D et al., 2011. Alien marine fishes deplete algal biomass in the eastern Mediterranean. *PLoS One* 6(2):e17356-

Ulman A, Ferrario J, Forcada A, et al., 2019. Alien species spreading via biofouling on recreational vessels in the Mediterranean Sea. *J Appl Ecol* 56:2620–2629.

Žuljević A, Thibaut T, Despalatović M et al., 2011. Invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* makes a strong impact on the Mediterranean sponge *Sarcotragus spinosulus*. *Biol Invasions* 13(10):2303–2308.



Il *Naturgemälde* (il “quadro della natura”) di von Humboldt (von Humboldt e Bonpland, 1805)

An ecosystem is the whole system (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense

Arthur Tansley (1935)

5. UNA MONTAGNA DI ECOSISTEMI

Antonello Provenzale

Istituto di Geoscienze e Georisorse del CNR, Pisa

5.1 Preludio

Ne erano rimaste poche decine. Riparati dall'ambiente impervio, protetti dalla caccia che li aveva quasi sterminati, sopravvivevano a stento solamente nella zona di Leviona, in Valsavarenche. Finché un re-cacciatore decise di prendersene cura. Nel 1922 tutta questa area, insieme a diverse altre nelle valli circostanti, divenne il Parco Nazionale Gran Paradiso (PNGP), che proprio nel 2022 compie cento anni.

Dal 1922 ad oggi, la popolazione di stambecchi ebbe alterne vicende. Già prima di essere protetti dal nuovo Parco, alcuni esemplari furono trasportati in Svizzera, nel Parco dell'Engadina. E man mano che la popolazione cresceva, furono effettuati altri trasferimenti, ripopolando tutto l'arco alpino che si era svuotato di questi ungulati. Durante la Seconda guerra mondiale si verificò un nuovo crollo della popolazione, a causa sia della minore sorveglianza, passata nel periodo fascista alla "Milizia" spesso poco esperta, sia delle difficili condizioni della gente di montagna in quegli anni terribili. Dopo la guerra, riprese l'attività del corpo di sorveglianza (i "guardaparco"), e dal 1956 la popolazione di stambecchi del PNGP è stata censita in genere due volte all'anno, con grande accuratezza, dando origine a una delle più lunghe serie storiche di censimenti quantitativi di grandi mammiferi, un insieme di dati di enorme valore ecologico. Insieme agli stambecchi (dividendo maschi, femmine, giovani e capretti dell'anno), sono state anche misurate le condizioni meteoclimatiche quali temperatura, precipitazione, copertura nevosa, permettendo lo sviluppo di modelli empirici predittivi della dinamica di questa popolazione (e.g. Jacobson et al., 2004, Mignatti et al., 2012). Quando si parla di "ricerche ecologiche di lungo termine" … direi che questo è un buon esempio. E con il passare degli anni, sempre più misure, individui marcati, studi genetici, fisiologici, di alimentazione, di etologia. Il Parco Nazionale Gran Paradiso è un laboratorio a cielo aperto, che insegna molto su quanto sta succedendo in montagna.

E in effetti, in montagna stanno avvenendo molte cose. Le aree di alta quota sono particolarmente esposte ai cambiamenti climatici, che qui sono amplificati. Molte specie sono adattate al clima freddo, alle condizioni estreme, e possono risentire negativamente dei cambiamenti, soprattutto se sono molto rapidi come quelli che stiamo osservando in questi decenni. Vediamone allora alcuni, di questi cambiamenti, selezionandone qualcuno senza pretesa di completezza. È un insieme di storie, frammenti, analisi quantitative di alcuni aspetti, in cui sono stato coinvolto più o meno direttamente, che tuttavia inizia a disegnare un quadro generale piuttosto preoccupante. I risultati si riferiscono a diverse aree montane, soprattutto di alta quota, con una predilezione per quanto abbiamo imparato nel Parco Nazionale Gran Paradiso.

5.2 Riscaldamento amplificato

Come nell'Artico, anche in montagna il riscaldamento risulta essere più rapido di quanto avviene come media globale. Sulle Alpi il riscaldamento è stato di circa 0.5 °C ogni dieci anni, come indicato dall'Agenzia Europea per l'Ambiente (EEA, 2009). In molte aree montane si osserva ciò che è stato chiamato il «riscaldamento dipendente dalla quota» (*Elevation-Dependent Warming, EDW*), ovvero,

un aumento delle temperature che diventa via via più intenso ad altitudini maggiori, e che risulta particolarmente significativo intorno all'isoterma degli zero gradi centigradi. Questo fenomeno, molto evidente per le montagne europee e asiatiche, è stato discusso in dettaglio da un gruppo di lavoro della *Mountain Research Initiative* (www.mountainresearchinitiative.org, Pepin et al., 2015), analizzando anche i risultati di modelli climatici ad alta risoluzione (Palazzi et al., 2019).

I meccanismi responsabili di questo comportamento sono svariati, e possono variare con la stagione e con la zona geografica. Un ruolo importante è giocato dai cambiamenti di albedo, con il meccanismo della retroazione (f*eedback*) ghiaccio-albedo o neve-albedo: l'aumento di quota dell'isoterma degli zero gradi centigradi, dovuta al riscaldamento globale, porta alla fusione di grandi quantità di ghiaccio e neve nelle aree che prima erano glacializzate. Questa fusione espone il suolo e le rocce sottostanti, più scure, che riducono l'albedo, assorbono maggiormente il calore solare, si scaldano, amplificano l'aumento delle temperature e intensificano il riscaldamento.

I dati indicano, tuttavia, che il cambiamento di albedo non è l'unico fattore all'opera. Un altro elemento è legato all'aumento della radiazione infrarossa dall'atmosfera verso terra, in breve, all'aumento locale dell'effetto serra. La causa principale risulta essere un aumento del vapore acqueo atmosferico, che genera un *feedback* positivo. Il meccanismo è più complesso, ma per semplificare possiamo dire che l'atmosfera sulle montagne si scalda e diventa più umida, e trattiene più vapore acqueo che amplifica l'effetto serra. Questi meccanismi sono stati discussi ampiamente, in particolare per il Plateau Tibetano (Rangwala et al., 2009, Rangwala, 2012, Palazzi et al., 2016), e sono stati verificati in altre aree montane. Analogamente, l'aumento del carico di aerosol atmosferici, e in particolare di fuliggine (*black carbon*) può modificare localmente le proprietà dell'atmosfera e favorire il riscaldamento. In aggiunta, quando la fuliggine scura si deposita su una superficie innevata, assorbe il calore solare e favorisce la fusione della neve (Pepin et al., 2022).

Il punto importante, nel contesto ecologico che stiamo discutendo, è allora che le montagne non solo ospitano specie endemiche, molto particolari e adattate alle condizioni (fredde e nevose) delle alte quote, ma si scaldano in genere più rapidamente delle pianure circostanti e, quindi, gli effetti del "disturbo" climatico risultano in montagna più intensi che altrove.

5.3 Salendo sempre più in alto

Gli ambienti montani, a causa della eterogeneità delle loro caratteristiche fisiche, topografiche e climatiche, creano un mosaico di habitat che cambia con l'altitudine e genera un altissimo livello di biodiversità. Allo stesso tempo, le montagne ospitano alcuni dei più rari ecosistemi del mondo, capaci di resistere a condizioni estreme. Le popolazioni vegetali e animali che vivono alle alte quote sono spesso piccole e isolate, composte da specie adattate alle basse temperature e con limitata capacità di dispersione, facilmente soggette a estinzione locale. Perciò, gli ecosistemi montani sono particolarmente sensibili ai cambiamenti climatici e ambientali. Se poi questi sono rapidi, come quelli in corso negli ultimi decenni, è possibile che gli ecosistemi passino attraverso una fase di modifiche caotiche e fortemente disomogenee fra una regione e un'altra.

Un primo effetto è che l'aumento delle temperature induce le specie montane a spostarsi verso quote più elevate, ovvero l'analogo montano dello spostamento verso il nord di molte specie dell'emisfero boreale, come descritto per esempio da Parmesan (2006). Sebbene le evidenze siano ancora

frammentarie, ci sono indicazioni di un aumento di quota delle piante alpine in molte aree montane, dalle Alpi svizzere al Sichuan in Cina, alle *Green Mountains* del Vermont e altre (Beckage et al., 2008, Walther et al., 2005, Zu et al., 2021). Analogamente, il limite degli alberi sta salendo sempre più in alto in molte aree montane del mondo (e.g. Cazzolla Gatti et al., 2019), ma almeno sulle Alpi è difficile distinguere l'effetto del riscaldamento da quello, probabilmente più importante, dell'abbandono dei pascoli in quota e dei cambiamenti di occupazione e uso del territorio, con la conseguente ricolonizzazione delle praterie da parte di alberi e arbusti (Kammer et al., 2007).

Anche molti animali, in particolare invertebrati ma non solo (e.g. McCain et al., 2021), che negli scorsi decenni erano confinati a quote più basse sono ora presenti ad altitudini sempre maggiori, sulle Alpi, in America Centrale, sulle Montagne Rocciose, nelle Ande tropicali. Il problema per molte specie endemiche, però, è che via via che si sale di quota lo spazio disponibile si riduce, e oltre una certa altitudine non c'è più montagna. In questo senso, si dice che le specie salgono su una "scala mobile verso l'estinzione" (*escalator to extinction*). Ad esempio, nel 2018 Freeman et al. (2018) hanno descritto un caso di questo genere per alcune specie di uccelli nelle Ande tropicali.

Il rimescolamento con specie provenienti dal basso, poi, minaccia direttamente la sopravvivenza di organismi poco mobili o con esigenze ambientali specifiche, portando a una potenziale perdita di biodiversità.

5.4 Comunità che cambiano

Al Parco Nazionale Gran Paradiso, il gruppo di ricerca guidato dalla biologa Ramona Viterbi ha attivato sin dal 2007 un monitoraggio quantitativo di diversi *taxa* di invertebrati e di uccelli, per stimare i cambiamenti della biodiversità alpina in seguito all'aumento delle temperature e alle variazioni nel regime delle precipitazioni. Il monitoraggio, con il medesimo protocollo, è stato dapprima condotto, oltre che al PNGP, anche al Parco Orsiera-Rocciavrè e al Parco Alpe Veglia e Alpe Devero in Piemonte, ed è stato poi esteso ad altri parchi dell'arco alpino. L'analisi dei dati raccolti ha consentito di identificare i principali *driver* della biodiversità e della composizione delle comunità (Viterbi et al., 2013), permettendo la stima dei cambiamenti delle comunità in seguito alle variazioni di temperatura e precipitazione (Viterbi et al., 2020). Sono state identificate tre fasce altitudinali (orizzonte montano, subalpino e alpino) e analizzati i cambiamenti attesi nelle diverse parcelle (*plot*)

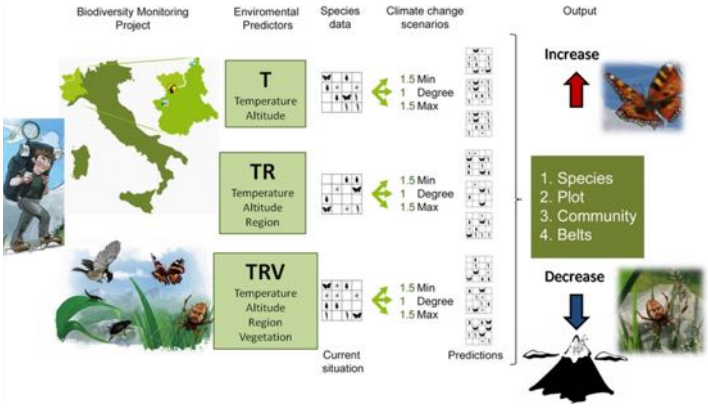


Figura 5.1 Quadro concettuale dell'approccio modellistico per la stima nei cambiamenti della composizione delle comunità. I dati sulla presenza delle specie e sulle variabili ambientali sono stati ricavati dal progetto di monitoraggio avviato nel 2007. Le variabili ambientali sono state combinate per ottenere 3 classi di modelli, con un numero crescente di driver. Ciascuna di esse, attraverso simulazioni ottenute mediante il software Maxent, ha prodotto una stima delle condizioni attuali, alle quali sono stati poi applicati tre diversi scenari di cambiamento climatico. I risultati dei vari scenari di cambiamento sono stati quindi confrontati con i dati di Maxent relativi alle specie attuali (Viterbi et al., 2020). T = temperatura e altitudine; TR = temperatura e altitudine e regione; TRV = temperatura e altitudine, regione, vegetazione. Da Viterbi et al., 2020

monitorate. La Figura 5.1, che rappresenta il "*graphical abstract*" del lavoro, mostra la strategia per determinare i cambiamenti attesi, mediante cosiddetti scenari "*what-if*" ('cosa succede se') in cui viene variata in diverso modo la temperatura dei prossimi anni (Viterbi et al., 2020).

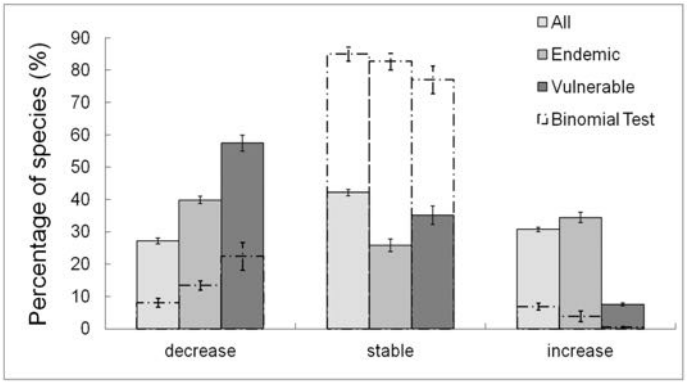


Figura 5.2 Percentuale di specie per cui ci si attende una diminuzione, un aumento o nessuna variazione nel numero di plot occupati. Le linee tratteggiate rappresentano i risultati del test binomiale. I grafici a barre rappresentano i valori medi, le barre di errore sono gli errori standard sulle classi di modelli e sui diversi scenari. Da Viterbi et al., 2020.

La Figura 5.2 combina i risultati dei diversi scenari e mostra che l'insieme delle specie non mostra grandi variazioni nell'occupazione dei *plot*, sia rimanendo stabile oppure mostrando incrementi e diminuzioni sostanzialmente simmetrici (Viterbi et al., 2020). Tuttavia, le specie endemiche, e in particolare quelle considerate vulnerabili, mostrano una forte tendenza alla diminuzione nel numero di *plot* occupati, confermando il rischio proprio per le specie più caratteristiche degli ambienti di alta quota.

I risultati appena discussi possono essere inseriti in un quadro più generale, che rivela come le specie più a rischio siano quelle più tipiche. Per esempio, un recente lavoro di analisi dei censimenti di farfalle al Parco Naturale Alpi Marittime (Bonelli et al., 2022) ha preso in considerazione i dati ottenuti negli ultimi 40 anni (censimenti nel 1978, 2009 e 2019). I risultati indicano una diminuzione degli habitat di prateria e un aumento della copertura arborea e arbustiva (specialmente nel periodo 1978-2009). Inoltre, è stata osservata una "sostituzione di specie" per le farfalle, associata a una perdita delle specie più specialistiche e un aumento di quelle più generaliste.

Analoghi cambiamenti nella composizione delle comunità sono osservabili per la vegetazione, non solo nel senso di aumento delle aree boschive a scapito delle praterie, ma anche nella tipologia e nei tratti funzionali delle specie vegetali (Körner, 1999, Porro et al., 2021, Steinbauer et al., 2022). Particolarmente rilevante è quanto sta accadendo di recente nelle aree deglacializzate (Cannone et al., 2008, Ficetola et al., 2021), colonizzate da nuove comunità vegetali, in seguito anche alla possibile sostituzione delle piante non vascolari da parte delle piante vascolari, come nel caso dell'Artico (Elmendorf et al., 2012). La situazione è assai complessa, con la possibilità che le forti variazioni di micro-habitat naturalmente presenti nelle aree montane possano almeno temporaneamente ridurre i rischi di estinzione per diverse specie, permettendo piccoli spostamenti per compensare i cambiamenti di temperatura (Suggitt et al., 2018, Lembrechts et al., 2019). Servono nuove misure a vasto raggio nelle aree periglaciali di tutto il mondo, osservatori specifici come i siti che partecipano al progetto GLORIA (https://www.gloria.ac.at/home) o all'infrastruttura europea eLTER (https://elter-ri.eu/), nonché la possibilità di sperimentare su ecosistemi specifici, nello spirito dell'infrastruttura europea AnaEE ERIC (https://www.anaee.eu/), e infine la realizzazione di ambienti di ricerca virtuale che permettano di accedere a tutti i dati disponibili, ai metodi di analisi e ai modelli per trarre conclusioni più generali, come sta proponendo l'infrastruttura europea LifeWatch ERIC (https://www.lifewatch.eu/).

5.5 Il respiro della prateria alpina

Le interazioni fra geosfera e biosfera e i cicli biogeochimici possono essere studiati ovunque ci sia un ecosistema, e quindi in qualunque luogo del pianeta. Nel caso degli ecosistemi terrestri, queste interazioni avvengono in modo preponderante nel sottile strato che sta fra la roccia inalterata (o quasi) e la cima della vegetazione. È la cosiddetta "zona critica", termine adottato dall'Accademia delle Scienze statunitense a inizio del nostro secolo per descrivere quel complesso insieme di roccia fratturata e alterata, suolo, acqua, microbiota, funghi, vegetali e animali, dove "la roccia incontra la vita". Qui avvengono i processi di alterazione delle rocce e di formazione di suolo, la fotosintesi e la respirazione delle piante, la decomposizione e l'attività batterica, la circolazione dell'acqua sotterranea e superficiale, ovvero tutti i processi che sostengono gli ecosistemi di terraferma (Giardino and Houser, 2015). Questa zona è detta critica perché è cruciale per il buon funzionamento degli ecosistemi, ma anche perché è criticamente importante per noi, ed è spesso in condizioni, appunto, critiche. Inquinamento, fertilizzazione eccessiva e devastazione del ciclo dell'azoto, perdita di biodiversità (naturale e agricola), specie invasive ed esplosioni di parassiti, erosione e impoverimento del suolo, modifiche nel ciclo dell'acqua dovute ai cambiamenti climatici, siccità e aumentato rischio di incendio, sono tutte minacce – in gran parte di origine antropica – che possono danneggiare seriamente la zona critica e, con essa, il buon funzionamento degli ecosistemi. Particolarmente nelle zone estreme, come l'alta montagna, le regioni polari, le regioni aride e semi-aride, la zona critica è fortemente esposta ai cambiamenti climatici e ambientali, che possono indurre effetti a cascata sull'intero ecosistema.

La comprensione di come funziona la zona critica richiede, necessariamente, di misurarne e monitorarne le caratteristiche e di costruire modelli concettuali (e matematici) dei processi che ne governano la dinamica. Occorre, cioè, individuare delle aree particolari dove installare strumenti, condurre campagne di misura, e analizzare tutto quello che si riesce a misurare, osservare, registrare. Ovvero, istituire degli "Osservatori di Zona Critica" (Brantley et al., 2017). Nel caso degli ambienti montani, esistono Osservatori nelle Montagne Rocciose in USA, in Francia e in altre nazioni. In Italia, in una collaborazione con il PNGP, nel 2016 abbiamo costituito un Osservatorio di Zona Critica presso l'altopiano del Nivolet, a circa 2700 metri di altitudine. Quest'area è caratterizzata da praterie di alta quota e tundra alpina, e ospita sia ungulati selvatici come camosci e stambecchi sia, durante l'estate, bestiame di allevamento. Capire il funzionamento della Zona Critica nelle praterie alpine permetterà di determinare lo stato di salute e l'evoluzione (in corso e attesa) di una parte rilevante degli ecosistemi di alta quota. A tal fine, nell'Osservatorio al Nivolet sono analizzati i flussi di acqua e di anidride carbonica (CO_2) fra suolo, vegetazione e atmosfera mediante campagne di misura con camere di accumulo mobili, installazioni di misuratori fissi basati sulla tecnica di *Eddy Covariance* e camere di accumulo automatiche (Figura 5.3). Recentemente, la stazione di *Eddy Covariance* del Nivolet è diventata una stazione associata all'infrastruttura europea europea ICOS ERIC (*Integrated Carbon Observation System*). Al Nivolet, oltre ai flussi sono analizzate le proprietà fisiche e chimiche del suolo, dell'acqua e della neve, i parametri meteorologici e climatici, mentre il PNGP conduce campagne di misura della biodiversità, censimenti degli ungulati, e misure nei laghi che costellano la zona di studio.

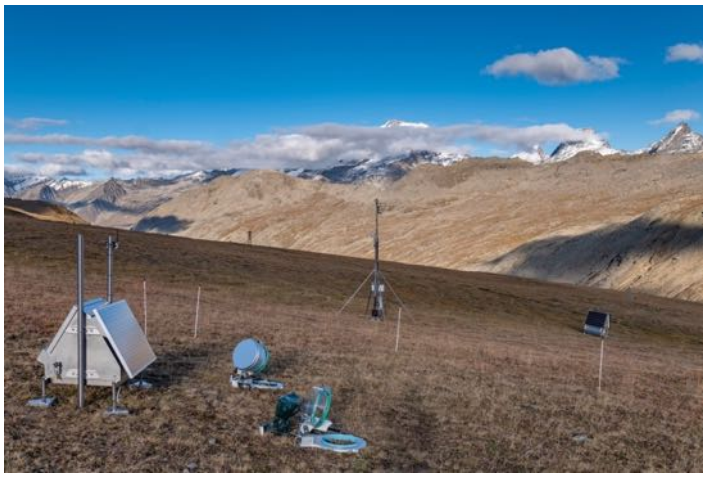


Figura 5.3 Alcune installazioni fisse dell'Osservatorio di Zona Critica al Nivolet, Parco Nazionale Gran Paradiso, altitudine di circa 2750 metri slm. In primo piano, le camere di accumulo automatiche. Più distante, la torre di misura basata sulla tecnica di Eddy Covariance. Questo strumento è ora una stazione associata dell'infrastruttura europea ICOS ERIC. Sullo sfondo, il massiccio del Gran Paradiso. Foto dell'autore.

Nel prossimo futuro, utilizzeremo i droni dell'Area della Ricerca CNR di Pisa per ottenere nuove informazioni e nuovi dati, per completare la nostra visione di questo sistema e confrontare misure al suolo, rilevamenti da drone e immagini satellitari.

Grazie a queste misure, sono state individuate le principali variabili ambientali che controllano gli scambi di CO_2 tra suolo, vegetazione e atmosfera. In generale, l'assorbimento di anidride carbonica è dominato dalla fotosintesi ed è legato alla Produzione Primaria Lorda (*Gross Primary Production*, GPP), per convenzione negativa se il flusso è dall'atmosfera al suolo/vegetazione. L'emissione di CO_2, invece, è legata alla Respirazione dell'Ecosistema (*Ecosystem Respiration,* ER), associata ai processi di respirazione delle piante e del suolo (per esempio, decomposizione di materia organica), ed è positiva se il flusso va dal suolo all'atmosfera. La somma dei due, NEE=GPP+ER, è lo Scambio Netto dell'Ecosistema (*Net Ecosystem Exchange*), che può essere positivo o negativo a seconda che domini rispettivamente la respirazione o l'assorbimento per fotosintesi. La GPP è principalmente determinata dalla radiazione solare utile per la fotosintesi (PAR, *Photosynthetically Active Radiation*), mentre la ER è principalmente controllata dalla temperatura del suolo e dell'aria. Il lavoro di analisi al Nivolet ha mostrato che ci sono anche altre variabili cruciali, quali l'umidità del suolo e lo stato/tipologia della vegetazione, che determinano l'intensità dei flussi di carbonio associati alla respirazione e alla fotosintesi (Magnani et al., 2020, 2022). Utilizzando questi risultati, sono stati sviluppati modelli, sia empirici (*data-driven*) sia di processo (*process-based*), che permettono di stimare la risposta della Zona Critica nella prateria alpina ai cambiamenti climatici e ambientali. La Figura 5.4 è il "graphical abstract" di questo lavoro, e mostra un esempio della corrispondenza fra dati misurati e *output* del modello completo, per tre specifiche aree di misura all'altopiano del Nivolet (Magnani et al., 2020).

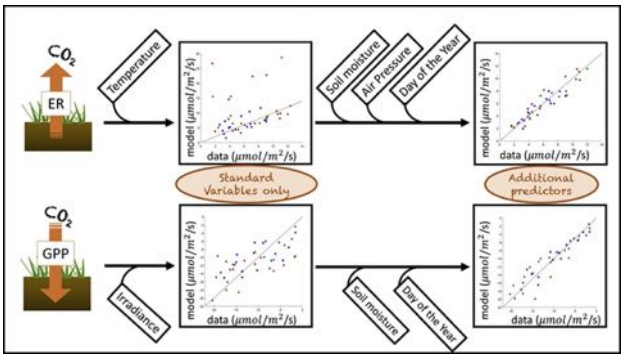


Figura 5.4 Confronto fra i flussi di carbonio estivi dal 2017 al 2019 misurati con camere di accumulo mobili (ascisse) e ottenuti dal modello (ordinate), per GPP (a sinistra) e ER (a destra) all'Osservatorio di Zona Critica del Nivolet, Parco Nazionale Gran Paradiso, per l'area contigua alla torre di Eddy Covariance. Mentre le sole variabili standard non rappresentano sufficientemente bene i flussi, il modello completo, sulla destra, riesce a darne un'ottima descrizione. Da Magnani et al. (2020).

Al di là dello specifico risultato, il punto cruciale è l'importanza dell'umidità del suolo, che può controllare il funzionamento degli scambi di carbonio (e acqua) fra suolo, vegetazione e atmosfera, la natura di sorgente o pozzo di C dell'ecosistema e, ovviamente, lo stato di salute delle praterie alpine. Nei giorni in cui scrivo queste note (luglio 2022), buona parte dell'Italia è in una morsa di caldo e siccità, i ghiacciai perdono volume con un ritmo impressionante, e incendi divampano in tutta Europa. L'acqua è un elemento essenziale per gli ecosistemi, e anche questi risultati sui flussi di carbonio lo confermano.

5.6 Re fragile

Le praterie alpine sono il sistema di supporto per un grande numero di erbivori, inclusi invertebrati, roditori come le marmotte e grandi ungulati selvatici come stambecchi e camosci, oltre che per il bestiame domestico. Capire come cambiano le praterie alpine è dunque essenziale per capire come si modificano le caratteristiche e le proprietà delle piante che sostengono un'ampia parte degli ecosistemi alpini. Lo stambecco (*Capra ibex*), considerato il "re delle Alpi" anche se viene, in realtà, dalle montagne calde e rocciose del Medio Oriente è assai diffuso su tutto l'arco alpino; tuttavia la sua variabilità genetica è ancora molto bassa per il fatto che tutti gli individui oggi presenti provengono da un'unica popolazione di poche decine di esemplari. Il "re" è, quindi, ancora fragile.

L'analisi dei dati di censimento e delle concomitanti misure meteoclimatiche rivela che la popolazione di stambecchi del Gran Paradiso (fra 3000 e 5000 individui circa) è controllata principalmente dalla combinazione di densità numerica della popolazione e profondità media della neve invernale (Jacobson et al., 2004). Ovvero, il "collo di bottiglia" è l'inverno, perché in questo periodo gli stambecchi devono nutrirsi scavando nella neve oppure cercando le poche zone rocciose libere ed esposte al sole. Pertanto, se la neve è troppa e la popolazione troppo numerosa, la fatica di procurarsi il cibo diventa eccessiva e molti adulti non ce la fanno. Viceversa, anni con poca neve favoriscono la crescita della popolazione. Da metà degli anni '80 del secolo scorso, quando la copertura nevosa alpina ha iniziato a diminuire drasticamente, la popolazione di stambecchi al Gran Paradiso è cresciuta e ha toccato il suo massimo di circa 5000 individui censiti negli anni fra il 1990 e il 1993. Ma a metà anni '90 la popolazione è crollata, per scendere a valori addirittura inferiori a quelli osservati prima dell'esplosione demografica, a causa del fatto che i capretti fanno più fatica a sopravvivere al loro primo inverno: la sopravvivenza media dei capretti si è circa dimezzata. Le cause di questa difficoltà possono essere diverse. L'aumentata sopravvivenza degli adulti, legata alla riduzione della neve, può aver portato ad una popolazione di individui più vecchi, meno capace di generare capretti robusti. Oppure, potrebbe invece essere la fioritura delle piante d'alta quota, che sulle Alpi, come in Artico, è sempre più precoce. La minor durata della copertura nevosa in primavera favorisce infatti una crescita anticipata della vegetazione. Qui, il rischio che emerge è uno sfasamento fra la vegetazione, che cresce prima, e altre componenti dell'ecosistema che si adattano più lentamente alle nuove condizioni, creando uno scompenso nella dinamica delle diverse specie. In estate, poi, quando le madri avrebbero bisogno di nutrimento di alta qualità per produrre latte sufficientemente energetico, e quando i capretti iniziano a nutrirsi da soli, è possibile che la vegetazione abbia già superato la fase di massimo rigoglio e che quindi non sia più abbastanza nutriente per svezzare capretti sufficientemente robusti. Ecco, dunque, un possibile esempio di sfasamento fra erbe alpine ed erbivori, che al momento è ancora soltanto un'ipotesi. In questo caso, comunque, è interessante notare il duplice effetto della neve, che limita la

sopravvivenza degli adulti in inverno ma che, se troppo scarsa, può portare a disequilibri nella complessa rete di relazioni che governa un ecosistema (Mignatti et al., 2012).

5.7 Questioni di acqua, ghiaccio e neve

In montagna, osserviamo l'acqua in tutti i suoi stati. I ghiacciai montani sono lenti fiumi di ghiaccio, che scorrono dalle quote più alte verso valle. Generalmente, l'estensione di un ghiacciaio è controllata da due fattori: l'accumulo di ghiaccio, associato alle precipitazioni nevose che per i ghiacciai alle medie latitudini sono generalmente in inverno, e l'ablazione nella stagione calda, che induce fusione del ghiaccio ed è controllata dalla temperatura e dalla radiazione solare. Se vince l'accumulo, il ghiacciaio cresce, mentre se predomina l'ablazione, il ghiacciaio si riduce. Il "bilancio di massa" di un ghiacciaio misura proprio la differenza fra accumulo e ablazione. Un bilancio positivo porta alla crescita del ghiacciaio, viceversa un bilancio negativo ne indica la diminuzione. A causa del riscaldamento globale, amplificato nelle regioni montane, negli ultimi decenni i bilanci di massa dei ghiacciai sono diventati fortemente negativi quasi ovunque, si veda per esempio la rassegna di Beniston et al. (2018) sulla criosfera montana europea. Nell'estate 2022, i ghiacciai alpini hanno perso volume con velocità impressionante, con la conseguente apertura di crepacci e fenomeni di instabilità che generano crolli che possono risultare drammatici.

Il ritiro dei ghiacciai ha importanti conseguenze sulla disponibilità di risorse idriche, specialmente nei mesi secchi, quando la fusione glaciale alimenta i torrenti e i fiumi nel periodo di magra. Ancora più cruciale risulta essere la diminuzione della copertura nevosa e la fusione precoce della neve stagionale (Beniston et al., 2018). Negli ultimi decenni, la profondità media del manto nevoso invernale si è ridotta in quasi tutte le regioni delle Alpi, non tanto per la diminuzione delle precipitazioni invernali quanto per le temperature più alte, che favoriscono la fusione e aumentano la frazione di precipitazione che cade come pioggia anziché sotto forma di neve. La fusione anticipata della neve riversa molta acqua nei fiumi in primavera ma sempre meno con l'avanzare della stagione, riducendo ulteriormente la portata dei fiumi nei mesi caldi e contribuendo allo *stress* idrico delle regioni a valle, amplificato dalle alte temperature estive.

Uno dei motivi per cui ci interessa come cambia il ciclo dell'acqua in montagna è dovuto al fatto che le regioni montane sono, in molti casi, "serbatoi d'acqua" (*water towers*) per le regioni circostanti, da cui dipende la disponibilità di acqua per gli ecosistemi, l'agricoltura, l'industria, gli usi potabili. Le analisi condotte da Immerzeel et al. (2020) mostrano l'importanza delle aree montane nelle diverse parti del mondo: l'acqua che viene dalle montagne oggi riguarda, direttamente o indirettamente, quasi due miliardi di persone e le aree più rilevanti dal punto di vista della capacità di fornire acqua sono anche quelle più vulnerabili. In queste aree, i cambiamenti del ciclo dell'acqua, la fusione precoce della neve e la perdita dei ghiacciai possono portare a carenza di risorse idriche, problemi di stabilità sociale e geopolitica, e in generale a difficoltà di gestione.

Per gli ecosistemi terrestri, l'acqua è, ovviamente, un elemento cruciale. L'umidità del suolo determina lo stato di salute della vegetazione, gli scambi di carbonio fra suolo, vegetazione e atmosfera, e di conseguenza il benessere di tutta la rete trofica basata sui processi di produzione primaria. Acqua: ecco la grande questione legata al cambiamento climatico, e non solo. Necessaria per la vita, per gli ecosistemi, per l'agricoltura, per la società. Motivo di guerre e di trattati di pace, di invasioni e di

negoziati. In tutto il mondo, non solo in montagna, la questione acqua è un punto centrale delle strategie di adattamento al cambiamento climatico e di sviluppo sostenibile. La disponibilità di acqua – troppa o troppo poca – e la sua qualità sono e saranno sempre di più fra i temi cruciali che dovremo affrontare nei prossimi decenni. E in tutto il bacino mediterraneo e anche nell'arco alpino, le proiezioni climatiche indicano un aumento degli episodi di siccità (Baronetti et al., 2022), continuando e amplificando un comportamento già riscontrabile nei dati degli ultimi decenni.

5.8 Futuri multipli

Un punto importante è legato alla necessità di ottenere stime del comportamento futuro degli ecosistemi, o almeno di alcune loro componenti. Queste proiezioni si basano in genere sullo sviluppo di modelli empirici (*data-driven*) o di processo (*process-based*) per i sistemi in esame, che rappresentano la dipendenza di alcune variabili di interesse (ad esempio biodiversità, consistenza o distribuzione spaziale di una popolazione, flussi di materia ed energia, struttura dell'ecosistema) da *driver* sia biotici (es. interazione con altre specie o intra-specifiche) sia abiotici, di tipo climatico o ambientale (es. temperatura, umidità, struttura e uso del suolo, copertura nevosa, ecc.). Poi, vengono utilizzati possibili scenari (modellistici o ipotetici) di modifica dei *driver* abiotici, delle interazioni biotiche (es. scomparsa di una specie chiave) e di interventi di gestione per stimare cosa può succedere. Addirittura, negli ultimi anni è emerso il concetto di *digital twin*: un "gemello digitale" del sistema in esame, su cui poter valutare l'effetto di diversi cambiamenti o modifiche nelle pressioni e nella gestione prima di operare sul sistema reale.

Detto così, sembra semplice, ma ci sono svariate trappole lungo il percorso. Per esempio, l'incertezza nelle proiezioni dei cambiamenti della precipitazione si propagano sull'ecosistema, portando potenzialmente all'incapacità di ottenere stime realistiche dei cambiamenti attesi per i *driver* e quindi della risposta dell'ecosistema. In aggiunta, modelli diversi spesso forniscono proiezioni molto diverse fra loro, specialmente per le componenti del ciclo dell'acqua (ad esempio per la neve; Terzago et al., 2017). Risulta quindi necessario considerare un *ensemble* di proiezioni, valutando alla fine la probabilità di ottenere una certa risposta (si veda per esempio Brussolo et al., 2022 per la ricarica degli acquiferi pedemontani). Qui, tuttavia, il problema è come è stato definito l'*ensemble*, e se è rappresentativo della variabilità reale. Le proiezioni climatiche hanno, poi, risoluzione spaziale spesso troppo grossolana per risultare significative per gli ecosistemi montani, che hanno scale spaziali piccole e orografia molto complessa. Sono quindi necessari metodi di *downscaling* dell'informazione climatica, che però rischiano di amplificare ulteriormente l'incertezza.

E infine, identificati i valori attesi per le forzanti ambientali, è necessario verificare come il modello di ecosistema (o di dinamica di popolazione) risponda ai cambiamenti delle forzanti. Cosa che non è sempre facile. Spesso, infatti, i modelli di dinamica di popolazione, o di rete trofica, si basano sulla costruzione di relazioni empiriche (*data-driven*) fra le variabili in gioco, in approcci che possono essere di tipo correlativo-regressivo (più o meno raffinato) e, ultimamente, con tecniche di *machine learning* sviluppate nell'ambito dell'Intelligenza Artificiale. Ma a volte, i pochi dati disponibili non permettono di identificare con sicurezza il modello migliore, e versioni diverse del modello (o dei suoi parametri) possono portare a conclusioni assai diverse.

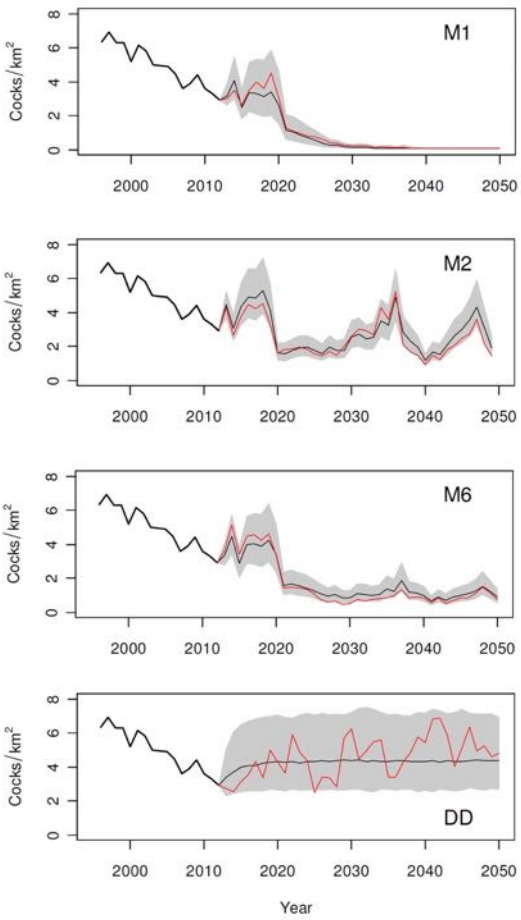


Figura 5.5 Andamento della popolazione di maschi di pernice bianca al Parco Naturale Alpe Veglia e Alpe Devero, in ascisse gli anni e in ordinate la densità di maschi. La linea nera senza ombreggiatura rappresenta i dati misurati, mentre la parte ombreggiata riporta i risultati delle proiezioni di diversi modelli di popolazione (qui chiamati M1, M2, M6 e DD) per lo stesso scenario climatico A1B. M1 ha solo dipendenza dalla variabile climatica (data di inizio e di fine dell'innevamento), M2 include una dipendenza ritardata dalla densità, M6 include una dipendenza diretta dalla densità, e DD include soltanto la dipendenza diretta dalla densità. I modelli di popolazione sono stati ripetuti molte volte per ottenere un insieme di realizzazioni. Nelle proiezioni, la linea nera rappresenta il 50° percentile dell'insieme di simulazioni, la parte ombreggiata include i valori dal 5° al 95° percentile, e la linea rossa rappresenta una delle realizzazioni dell'insieme di simulazioni. Tratto da Imperio et al. (2013).

Come esempio, la Figura 5.5 riporta i dati misurati e le proiezioni future per la popolazione di pernice bianca (*Lagopus muta*) al Parco Naturale Alpe Veglia e Alpe Devero (Imperio et al., 2013), a partire dai censimenti primaverili dei maschi. Le tre proiezioni sono generate da tre modelli di dinamica di popolazione diversi, tutti forzati dallo stesso futuro climatico (scenario A1B con il modello regionale PROTHEUS; Artale et al., 2010). Qui mostriamo i risultati di quattro modelli empirici di popolazione, *Generalized Linear Models* (GLM) con dipendenza dalle variabili climatiche più rilevanti (date di inizio e fine della copertura nevosa) e dalla densità (abbondanza) della popolazione. Si vede immediatamente che la sola dipendenza dalla densità (DD) non riesce a proiettare correttamente i dati, confermando il ruolo cruciale delle variabili ambientali. Confrontati con i dati di censimento, invece, i tre modelli M, che incorporano anche le variabili ambientali, hanno un livello di prestazione simile, ma prevedono futuri diversi, anche se in ogni caso non rosei per la popolazione alpina di pernici bianche. Chi ha ragione? Difficile a dirsi, soltanto con questi dati. L'importante è determinare l'insieme dei futuri possibili, capire – come è stato fatto – quali elementi favoriscono un futuro o un altro, e identificare più precisamente, con nuove osservazioni e analisi, i *driver* cruciali.

5.9 Epilogo

I cambiamenti del clima, della biodiversità, e le molte pressioni antropiche dirette e indirette stanno influenzando pesantemente gli ecosistemi montani: aumento delle temperature più rapido che nelle regioni circostanti, cambiamenti nell'uso del territorio, arrivo di specie alloctone e potenzialmente invasive, inquinamento, modifiche nel ciclo dell'acqua, nell'umidità del suolo, nella quantità e qualità delle risorse idriche, incendi che possono estendersi anche ad aree tradizionalmente non colpite da

questi eventi (come, ad esempio, sta avvenendo alle alte latitudini). La siccità, in particolare, potrà mettere a dura prova la sopravvivenza di molte specie e la composizione delle comunità. Non è solo questione di temperature più alte, ma di tutto il sistema montano che sta andando incontro a cambiamenti molto più rapidi che in passato. Durante l'ultima deglaciazione, la temperatura media globale è aumentata di un po' più di 7 gradi in circa 8000 anni (Osman et al., 2021). Nell'ultimo secolo, è aumentata di oltre 1 grado in appena 100 anni. Questa rapidità di cambiamento, associata all'impatto globale delle attività umane, può favorire risposte caotiche e complesse degli ecosistemi, che possono non essere in grado di adattarsi efficacemente alle modifiche ambientali.

Serve, dunque, capire ancora meglio come funzionano gli ecosistemi e le loro componenti, capire quali sono i *driver* dei diversi sistemi, e come elementi biotici e abiotici interagiscano fra loro. **Capire per prevedere**. E, una volta ottenute previsioni sufficientemente robuste (e questo è naturalmente un altro problema) serve usare la capacità di previsione per valutare gli effetti di interventi di gestione, di metodologie di adattamento, per provare nel mondo virtuale come il sistema potrebbe rispondere alle azioni di correzione che possiamo mettere in pratica.

Da un punto di vista concettuale, in queste note ho cercato di illustrare come le componenti biotiche e abiotiche siano entrambe cruciali nell'ecosistema, e come l'interazione continua e mutua fra geosfera e biosfera sia alla base del funzionamento del nostro pianeta, e quindi anche degli ecosistemi montani. Forse qui in modo ancora più evidente che altrove.

Il nostro pianeta, nelle parole di Alfred Russel Wallace (1876), è un "*Grand Organic Whole*" (un grande insieme organico). Una comprensione che ha le radici proprio nel lavoro pionieristico, visionario e multidisciplinare di Alexander von Humboldt, un gigante della scienza, padre fondatore del concetto di natura come insieme di cicli, interazioni, interrelazioni. In chiusura, torniamo allora alla sua visione del vulcano Chimborazo (von Humboldt e Bonpland, 1805), riprendendo l'*incipit* di questo capitolo, in cui viene illustrato il sistema ove tutte le componenti sono connesse in una varietà di interazioni che rendono il nostro pianeta vivo, complesso, affascinante.

Questo capitolo si conclude con i ringraziamenti a chi ha partecipato a queste ricerche, che non sono mai il frutto degli sforzi di una singola persona ma provengono da un lavoro di collaborazione e confronto. Voglio citare, in particolare, Bruno Bassano e Ramona Viterbi del Parco Nazionale Gran Paradiso, che mi hanno iniziato ai misteri e alle meraviglie degli ecosistemi montani, e tutto il corpo di sorveglianza del PNGP senza la cui opera non sarebbero state possibili le ricerche che ho descritto. Ringrazio Dante Alpe, che mi ha condotto per le montagne a censire fagiani di monte, cervi e caprioli e a scattare fotografie, Marino Gatto, i cui lavori modellistici ho studiato – tanti anni fa – quando ero uno studente di Fisica, Simona Imperio, ora a ISPRA, con cui ho collaborato su tanti temi diversi, Elisa Palazzi, con cui ho lavorato su molte questioni di cambiamenti climatici in montagna, e Mariasilvia Giamberini, con cui collaboro su molti temi legati agli ecosistemi montani e artici. Ringrazio Anna Fano, con cui stiamo lavorando per il Museo Virtuale degli Ecosistemi e che mi ha gentilmente ma fermamente ricordato le scadenze per queste note. E poi il Critical Zone Collective di IGG, ovvero (in ordine alfabetico) Francesca Avogadro di Valdengo, Ilaria Baneschi, Alice Baronetti, Virginia Boiani, Maurizio Catania, Simone D'Incecco, Mariasilvia Giamberini, Marta Magnani, Pietro Mosca, Angelica Parisi, Maddalena Pennisi, Brunella Raco, Gianna Vivaldo, e poi tutte le colleghe e i colleghi con cui ho avuto la fortuna di lavorare e discutere delle questioni legate al funzionamento degli ambienti montani.

5.10 Bibliografia

Artale V et al 2010. An atmosphere-ocean regional climate model for the Mediterranean area: assessment of a present climate simulation. *Climate Dynamics*, 35: 721-740.

Baronetti A et al 2022. Future droughts in northern Italy: high-resolution projections using EURO-CORDEX and MED-CORDEX ensembles. *Climatic Change*, 172: 22.

Beckage B et al 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *PNAS*, 105: 4197-4202.

Beniston M et al 2018. The European mountain cryosphere: a review of its current state, trends, and future challenges. *The Cryosphere*, 12: 759-794.

Bonelli S et al 2022. Changes in Alpine Butterfly Communities during the Last 40 Years. Insects, 13: 43, https://doi.org/10.3390/insects13010043.

Brantley SL et al 2017. Designing a network of critical zone observatories to explore the living skin of the terrestrial Earth. *Earth Surface Dynamics*, 5: 841–860.

Brussolo E et al 2022. Aquifer recharge in the Piedmont Alpine zone: historical trends and future scenarios. *Hydrology and Earth System Science*, 26: 407–427.

Cannone et al 2008. Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the European Alps. *Ecological Applications*, 18: 637-648

Cazzolla Gatti R et al 2019. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last-century climate change. *Scientific Reports*, 9: 7678.

Elmendorf SC et al 2012. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, 2: 453–457.

European Environmental Agency (EEA), 2009. Regional climate change and adaptation - The Alps facing the challenge of changing water resources, *EEA Report 8/2009*, https://www.eea.europa.eu/publications/alps-climate-change-and-adaptation-2009.

Ficetola et al 2021. Dynamics of ecological communities following current retreat of glaciers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 52: 405-426.

Freeman BG et al 2018. Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *PNAS*, 115: 11982-11987.

Giardino J, Houser C, 2015. *Principles and Dynamics of the Critical Zone*. Elsevier, Amsterdam.

von Humboldt A, 1845-1862. *Kosmos, Entwurf einer physischen Weltbeschreibung (Il cosmo, progetto di una descrizione fisica del mondo).*

von Humboldt A, Bonpland A, 1805, 1807. *Essai sur la Géographie des Plantes*. Levrault, Schoell et Compagnie, Libraires.

Immerzeel WW et al 2020. Importance and vulnerability of the world's water towers. *Nature*, 577: 364–369.

Jacobson AR, Provenzale A, von Hardenberg A et al 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85:1598–1610.

Kammer PM, Schöb C, Choler P, 2007. Increasing Species Richness on Mountain Summits: Upward Migration Due to Anthropogenic Climate Change or Re-Colonisation? *Journal of Vegetation Science*, 18: 301-306.

Körner C, 1999. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, Springer, Berlin.

Lembrechts JJ, Nijs I, Lenoir J 2019. Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography*, 42: 1267-1279.

Magnani, M et al 2020. Drivers of carbon fluxes in Alpine tundra: a comparison of three model approaches. *STOTEN*, 732: 139139.

Magnani, M et al 2022. Microscale drivers of summer CO_2 fluxes in the Svalbard High Arctic tundra. *Scientific Reports*, 12: 763.

McCain CM, King SRB, Szewczyk TM, 2021. Unusually large upward shifts in cold-adapted, montane mammals as temperature warms, *Ecology*, 102: e03300.

Mignatti A, Casagrandi R, Provenzale A et al 2012. Sex- and age-structured models for Alpine ibex Capra ibex ibex population dynamics. *Wildlife Biology* 18:318-332.

Nature Editorial, 2019. Humboldt's legacy. *Nature Ecology and Evolution*, 3: 1265–1266.

Osman et al 2021. Globally resolved surface temperatures since the Last Glacial Maximum. *Nature*, 599: 239–244.

Palazzi E, Filippi L, von Hardenberg J, 2016. Insights into elevation-dependent warming in the Tibetan Plateau-Himalayas from CMIP5 model simulations. *Climate Dynamics*, DOI 10.1007/s00382-016-3316-z.

Palazzi E et al 2019. Elevation-dependent warming in global climate model simulations at high spatial resolution. *Climate Dynamics*, 52: 2685–2702

Parmesan C, 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37: 637–669.

Pepin N et al 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5: 424-430.

Pepin N et al 2022. Climate Changes and Their Elevational Patterns in the Mountains of the World, *Reviews of Geophysics*, 60: e2020RG000730.

Porro F et al 2021. Richer, greener, and more thermophilous? – a first overview of global warming induced changes in the Italian alpine plant communities within the new GLORIA ITALIA NETWORK. *Plant Biosystems*, 156, https://doi.org/10.1080/11263504.2021.1992527.

Rangwala I, 2012. Amplified water vapour feedback at high altitudes during winter, *International Journal of Climatology*, doi: 10.1002/joc.3477.

Rangwala I et al 2009. Using a global climate model to evaluate the influences of water vapor, snow cover and atmospheric aerosol on warming in the Tibetan Plateau during the twenty-first century. *Climate Dynamics*, DOI 10.1007/s00382-009-0564-1.

Steinbauer K et al 2022. Recent changes in high-mountain plant community functional composition in contrasting climate regimes. *STOTEN* 829: 154541.

Suggitt et al 2018. Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, 8: 713-717.

Tansley A, 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284–307.

Terzago S et al 2017. Snow water equivalent in the Alps as seen by gridded data sets, CMIP5 and CORDEX climate models. *The Cryosphere*, 11: 1625–1645.

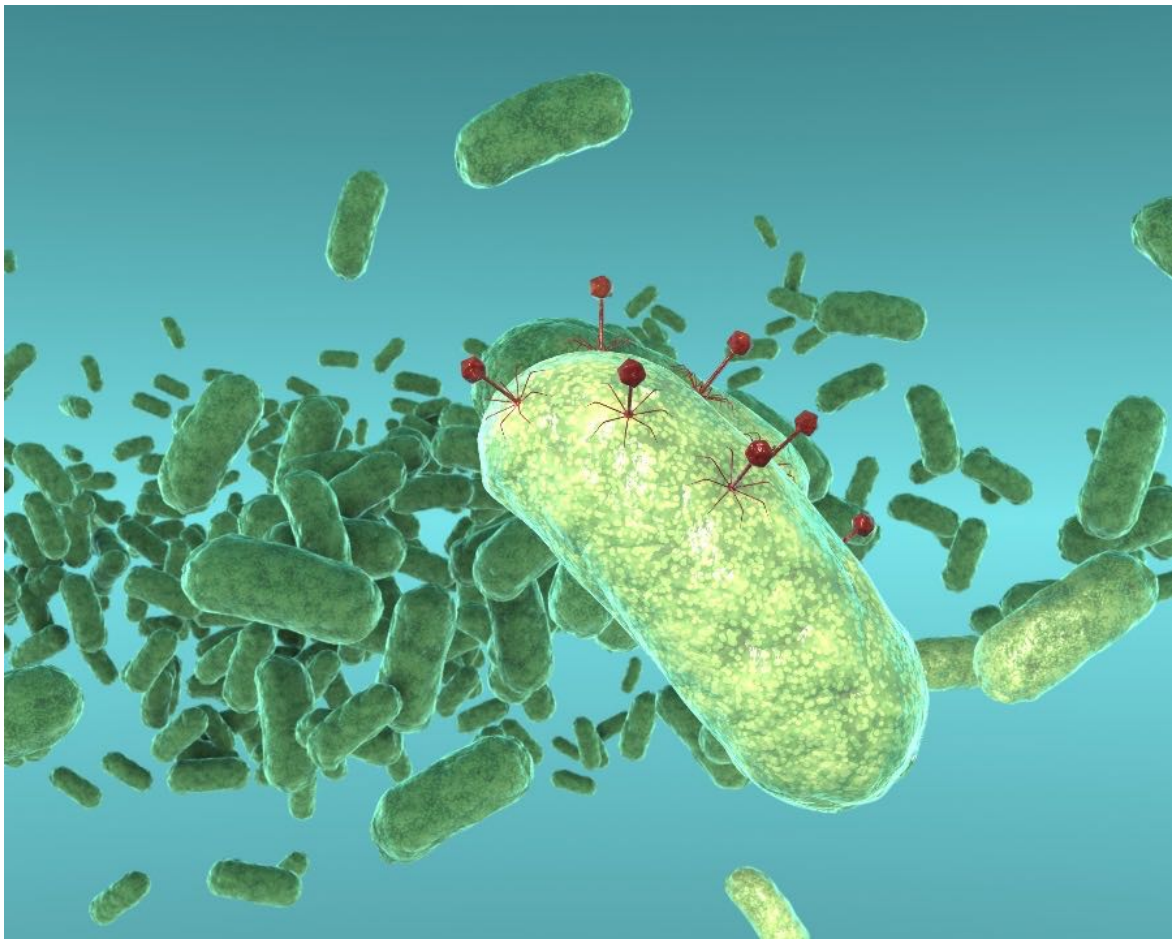
Viterbi R et al 2013. Patterns of biodiversity in the northwestern Italian Alps: a multi-taxa approach. *Community Ecology*, 14: 18-30.

Viterbi R et al 2020. Effects of Temperature Rise on Multi-Taxa Distributions in Mountain Ecosystems. *Diversity*, 12: 210, doi:10.3390/d12060210.

Wallace AR, 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Harper, New York.

Walther GR, Sascha B, Burga CA, 2005. Trends in the Upward Shift of Alpine Plants. *Journal of Vegetation Science*. 16: 541-548.

Zu K et al. 2021. Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change. *Science of the Total Environment*, 783: 146896.



If aliens randomly sampled Earth they would see a planet dominated by microbial life, most of which would be viruses

Se gli alieni campionassero a caso la Terra, troverebbero un pianeta dominato dalla vita microbica, la maggior parte della quale sarebbe rappresentata da virus

Curtis A. Suttle

5. I VIRUS MARINI: LA MAGGIORANZA INVISIBILE CHE CONTROLLA IL FUNZIONAMENTO DEGLI OCEANI

Cinzia Corinaldesi

Dipartimento di Scienze e Ingegneria della Materia dell'Ambiente ed Urbanistica, Università Politecnica delle Marche

Michael Tangherlini

Fano Marine Centre, Stazione Zoologica Anthon Dhorn

5.1 Introduzione

Quando parliamo di virus, il nostro pensiero va subito alle malattie dell'uomo come quelle da Coronavirus, ovvero da COVID-19 (SARS-CoV-2), SARS (SARS-CoV-1), Ebola, Zika, vaiolo o influenza. In realtà, i virus possono infettare tutti gli organismi viventi dai batteri fino ai mammiferi, dalle microalghe alle piante superiori. Dove li troviamo? Ovunque trovino un essere vivente da infettare. Infatti, i virus, non essendo in grado di replicarsi autonomamente, infettano gli esseri viventi. Sono presenti nell'aria che respiriamo (Prussin et al., 2015), nella terra che coltiviamo (Roy et al. 2020), negli ambienti più estremi come nelle pozze termali del parco dello Yellowstone a temperature fino a oltre 90 °C e a pH molto acidi (Rice et al., 2001), nella neve e nel ghiaccio polare (Emerson et al., 2018; Zhong et al., 2021) e ovviamente anche negli oceani, fino a diversi metri (> 35m) di profondità sotto il fondale (Cai et al., 2019). Ma i virus sono vivi? I virus sono diversi dalle altre forme biologiche e, in effetti, spesso non sono considerati "vivi" perché non hanno metabolismo autonomo e non possono riprodursi a meno che non infettino un ospite adatto. Molto spesso, quindi, vengono definiti come "entità biologiche".

Sebbene già dalla fine degli anni '70 ci fossero prove convincenti che i virus nel mare sono abbondanti (Torrella et al. 1979), soltanto circa due decenni dopo, le stime quantitative rivelarono che ogni millilitro di acqua di mare contiene milioni di particelle virali (Bergh et al., 1989; Proctor et al., 1990; Suttle et al., 1990) e che la quantità di virus negli oceani è addirittura superiore a quella delle cellule batteriche. Ebbene sì, i virus sono le entità biologiche più abbondanti in assoluto negli oceani con valori superiori a 10^{30} (Suttle, 2005). Immaginate come possa essere la vita dei pesci o dei mammiferi negli oceani dove questa enorme quantità di virus infetta, ogni secondo, 10^{23} organismi (Suttle 2005). Per fortuna, non sono i pesci e i mammiferi gli ospiti più abbondanti dei virus, i quali infettano soprattutto i microrganismi (Breitbart, 2012). Inoltre, i virus che infettano i batteri non infettano noi. Possiamo quindi tirare un respiro di sollievo: fare un bagno in mare difficilmente ci farà ammalare.

Sembra difficile da credere, ma i virus non sono solo i responsabili di infezioni e morti negli oceani (Figura 5.1), ma, paradossalmente, anche agenti positivi per il funzionamento degli ecosistemi. Anzi potremmo dire che in qualche modo la nostra stessa sopravvivenza dipende anche da loro. Circa il 95 % della biomassa negli oceani è rappresentata da microrganismi (inclusi cianobatteri e microalghe), i quali producono circa la metà dell'ossigeno sulla Terra (Suttle 2013; Cavicchioli et al. 2019). Si stima che circa il 20% della biomassa di questi microrganismi sia uccisa dai virus, con conseguente liberazione

in acqua di nutrienti che fertilizzano le acque e sostengono gli organismi che respirano ossigeno (Morris et al., 2020; Zao et al., 2019). Non solo, i virus hanno un ruolo centrale nell'evoluzione, nella ciclizzazione dei nutrienti e nei cicli biogeochimici, nella regolazione della biodiversità e del clima dell'intero pianeta Terra. Proprio questi saranno gli argomenti trattati nei prossimi paragrafi.

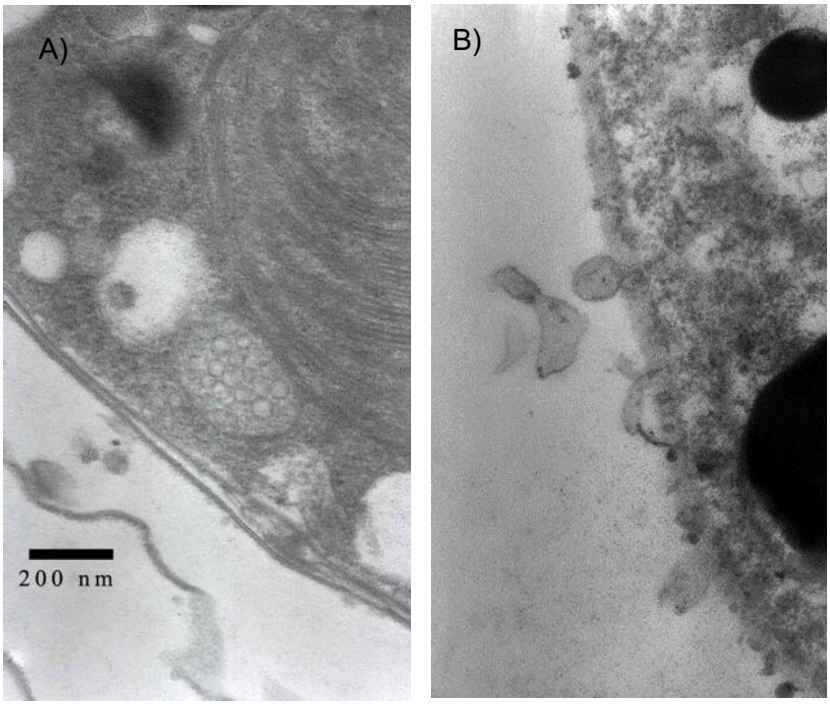


Figura 5.1 Virus replicati all'interno di una microalga (A); virus marino che infetta una microalga (B)

5.2 Incontri ravvicinati con i virus degli oceani

I virus marini sono particelle sub-microscopiche (generalmente < 0.2 micrometri) almeno 10.000 volte più piccole di una capocchia di spillo (ca. 2 mm). La maggior parte dei virus acquatici ha dimensioni comprese tra 30 e 60 nanometri, anche se esistono virus giganti con dimensioni anche superiori a 400 nanometri, come quelli recentemente scoperti negli ambienti profondi che infettano le amebe (i.e. Tupanvirus, Rodrigues et al., 2019). Ogni virus contiene solo uno dei due acidi nucleici (DNA o RNA, mai insieme) che può essere sia a singola (ssRNA, ssDNA) sia a doppia elica (dsRNA, dsDNA; Yoshida et al., 2018). I virus marini contengono tipicamente DNA sebbene recenti studi di metagenomica abbiano mostrato che gli oceani rappresentano una riserva di virus a RNA precedentemente sconosciuta (Labonté et al., 2022; Sadeghi et al., 2021; Zayed et al. 2022).

Generalmente il genoma virale è circondato da un rivestimento proteico (capside) costituito da unità ripetute identiche (capsomeri), poi da una matrice proteica (matrice) ed in certi casi anche da un rivestimento lipidico- glicoproteico (pericapside). Tale struttura fa sì che il genoma virale sia ben protetto e che possa penetrare all'interno dell'ospite durante l'infezione. Alcuni virus, come il batteriofago T4 – che nella storia della scienza è stato anche fondamentale in numerose scoperte riguardanti il "funzionamento" del materiale genetico e dell'evoluzione – presentano anche delle strutture accessorie come la coda contrattile, le fibre della coda e la piastra basale che servono per il riconoscimento dell'ospite e per iniettare l'acido nucleico al suo interno.

Gli studi effettuati in microscopia elettronica a trasmissione (TEM) sulle comunità virali marine e sugli isolati fagici ovvero i virus che infettano sia i batteri sia gli archaea (i.e., entrambi microrganismi appartenenti al gruppo dei procarioti ma che, avendo caratteristiche filogenetiche e cellulari differenti, sono stati classificati come domini differenti; Pace 2006) rivelano una ampia varietà di morfotipi (Suttle 2005; DeLong et al., 2022) a seconda delle dimensioni del genoma e della simmetria del capside (i.e. elicoidale, icosaedrica e complessa; Figura 5.2). Possiamo trovare virus con la coda (Figura 5.2 A-C), con capside icosaedrico (Figura 5.2 D), fusiformi (Figura 5.2 E) o filamentosi (Figura 5.2 F) e molte altre forme, delle quali probabilmente alcune ancora ignote, dal momento che la gran parte dei virus marini resta ancora sconosciuta.

In mare come sulla terra, i virus presentano diverse strategie di replicazione (Correa et al., 2021). Le principali sono il ciclo litico e il ciclo lisogenico. Sia i virus litici sia quelli lisogeni infettano una cellula iniettando all'interno di essa il proprio acido nucleico. Tuttavia, il genoma dei virus litici è come un codice dannoso che si impadronisce della cellula ospite e la costringe a diventare una fabbrica per la produzione di nuovi virus. Una volta che i nuovi virus sono assemblati all'interno dell'ospite e sono pronti per infettare nuove cellule, vengono rilasciati mentre la cellula ospite spesso esplode e muore. I virus lisogenici invece integrano l'acido nucleico virale nel genoma dell'ospite.

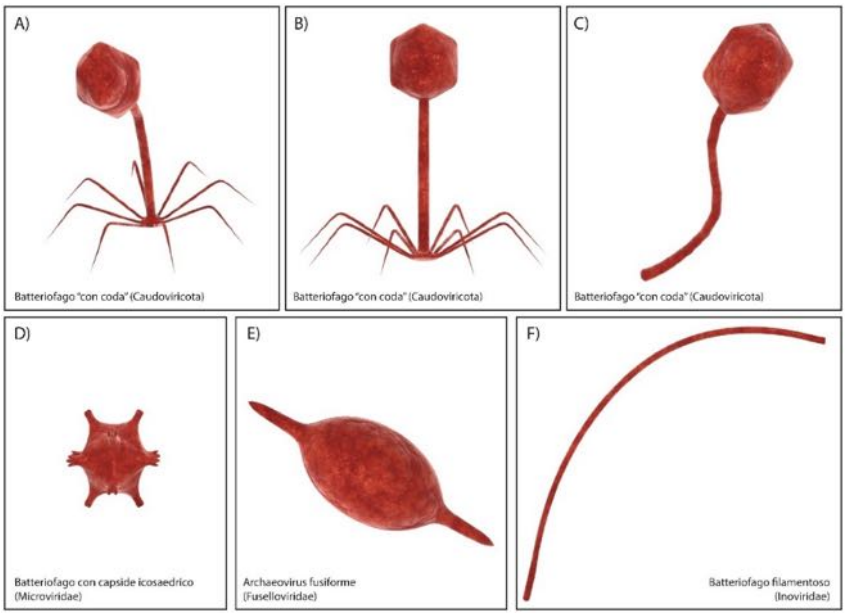


Figura 5.2 Alcuni dei molteplici morfotipi di virus marini

Il genoma virale si replica insieme al genoma dell'ospite per un po' di tempo, finché alcuni fattori esterni (e.g., raggi ultravioletti, alta temperatura, inquinanti) inducono il ciclo litico. Alcuni virus marini hanno geni che consentono loro di modificare i processi cellulari, come la fotosintesi, la produzione di componenti cellulari specifici o il modo in cui le cellule percepiscono il loro ambiente (Breitbart 2012; Heyerhoff et al., 2022). In questi casi, è come se il codice dannoso del virus prendesse il controllo del centro di comando di una cellula infetta, cambiandone il modo in cui funziona.

Un esempio particolarmente "estremo" di questa dinamica è quello della cosiddetta "virocella," che è stata studiata principalmente per i virus di micro-eucarioti (come amebe o microalghe; Moniruzzaman et al., 2020); in questi casi, un virus a ciclo litico è in grado di "riprogrammare" completamente i meccanismi interni di una cellula ospite, modificandone per l'intera durata del processo di infezione

persino le capacità metaboliche, il tutto per consentire al virus di massimizzare la produzione di nuove particelle virali (Rosenwasser et al., 2016). È stato anche riportato che alcuni virus possono formare associazioni di lunga durata con i loro ospiti specifici, compromettendo la loro salute o al contrario fornendo dei vantaggi agli ospiti infetti rispetto agli ospiti non infetti, come ad esempio una miglior resistenza a stress ambientali, nuove funzioni cellulari e la protezione da altre infezioni virali (Roossinck and Bazán, 2017).

5.3 I virus marini numerosi come 100 delle nostre galassie

Attualmente, le nostre migliori stime indicano che gli oceani contengono $\sim 10^{30}$ virus. Possiamo dire quindi che esistono più virus in mare che stelle in cielo, e poiché un virus marino contiene circa 0.2 femtogrammi (milionesimi di miliardesimo) di carbonio ed è lungo circa 100 nm (nanometri), questo si traduce in 200 Mt (megatonnellate) di carbonio contenuto in tutti i virus marini. Se allineassimo i virus come in un filo di perline, questo si estenderebbe per circa 10 milioni di anni luce, ovvero 100 volte il diametro della nostra galassia (Suttle 2005). Seguendo questo calcolo, il carbonio contenuto nei virus è equivalente a quello presente in circa 75 milioni di balenottere azzurre (Suttle 2005). È evidente, quindi, che i virus costituiscono l'entità biologica più abbondante negli oceani del mondo e la seconda componente più grande in termini di biomassa dopo i procarioti (batteri ed archaea).

Effettivamente, attraverso il metodo di conteggio diretto dei virus più utilizzato, la microscopia ad epifluorescenza, è possibile fare un'immersione virtuale nel mondo dei virus (Figura 5.3). Questa tecnologia, accoppiata all'utilizzo di sonde fluorescenti che si legano agli acidi nucleici dei virus, permette proprio di osservare i nostri campioni marini, come se guardassimo un cielo stellato e le stelle più piccole fossero i virus.

La microscopia ad epifluorescenza ha permesso di valutare l'abbondanza e la distribuzione dei virus negli ecosistemi marini ed è stato mostrato che l'abbondanza dei virus supera quella dei microrganismi (batteri e archaea) di almeno 15 volte.

Nelle acque dei mari ed oceani abbiamo approssimativamente 10^7-10^{10} virus in 1 L di acqua di mare mentre nei sedimenti del fondale marino le abbondanze sono fino a 3 ordini di grandezza più alte (Danovaro et al., 2008a; Corinaldesi 2015; Danovaro et al., 2016; Danovaro et al., 2017). Questi numeri variano non solo su scala spaziale (anche a livello di cm) ma anche su scala temporale (a livello di minuti), all'interno dello stesso habitat. Infatti, i virus sono influenzati da fattori biologici e ambientali. Ad esempio, i virus dipendono dalla numerosità e stato metabolico dei loro ospiti, oppure dalla temperatura e dai raggi ultravioletti, che sono noti agenti che inducono il ciclo litico anche nei batteri che mostrano infezioni lisogene.

Inoltre, studi scientifici hanno documentato una stretta relazione con la produttività del sistema, in quanto i sistemi più ricchi di nutrienti mostrano abbondanze virali più alte rispetto a quelli più poveri. Di conseguenza, l'abbondanza virale decresce con l'aumentare della profondità e dagli ambienti costieri verso il mare aperto. Tuttavia, alte concentrazioni di virus sono state trovate fino ad 1 m di profondità nel sedimento (10^8 virus g^{-1}) e si ipotizza che le acque meso-batipelagiche (comprese tra i 1000 e i 2000 m di profondità) possano rappresentare delle riserve di virus finora non considerate.

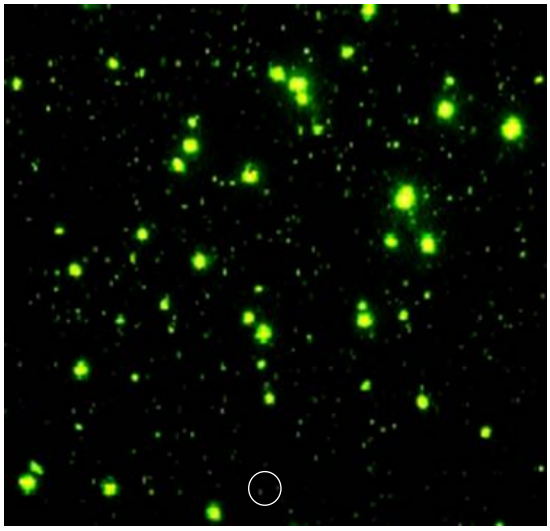


Figura 5.3 Virus e altri microorganismi in campioni di acqua di mare visti al microscopio ad epifluorescenza. La fluorescenza verde è prodotta dalla colorazione con SYBR Green I. I virus (evidenziati con il circolo bianco) possono essere distinti dai procarioti perché le loro dimensioni in genere cadono nell'intervallo dimensionale di 0.02-0.2 µm, mentre quelle dei procarioti (cioè batteri e archaea) mostrano una dimensione cellulare che varia da 0.2 a 2 µm.

L'ampia variazione del numero dei virus negli oceani, nello spazio e nel tempo, suggerì agli scienziati che i virus marini sono più che solo "un pezzo di cattive notizie intrappolato in un rivestimento proteico", come riportato dal premio Nobel per la biologia, D. Baltimore nel 1982, ma membri dinamici e attivi delle comunità microbiche acquatiche. Queste scoperte portarono non solo all'innovazione della nomenclatura classica utilizzata in biologia ed ecologia marina con l'inclusione di nuovi termini come virioplancton (virus della colonna d'acqua) e viriobenthos (virus dei fondali marini) ma anche alla completa ridefinizione dei modelli concettuali riguardanti il funzionamento delle reti trofiche marine.

5.4 Virus: i killer necessari al funzionamento degli oceani

Trovare virus negli oceani è la parte più semplice della ricerca sui virus marini. Capire come questi influenzano la vita e le reti trofiche è molto più complicato.

Nei primi anni 90 gli scienziati documentarono che i virus infettano gli organismi dominanti e che sono agenti di mortalità (Proctor & Fuhrman, 1990; Suttle et al., 1990). Queste osservazioni vennero effettuate sullo sfondo di un importante cambiamento di pensiero tra gli ecologi e gli oceanografi che per la prima volta riconosceva un ruolo ecologico chiave ai virus marini, come manipolatori del funzionamento delle reti alimentari.

Secondo il concetto di rete trofica classica, dopo il riconoscimento del ruolo dei batteri eterotrofi (*Microbial Loop*; Azam et al., 1983), il controllo dell'abbondanza procariotica è dovuto esclusivamente ai loro predatori principali, ovvero i protozoi (Herndl et al., 2008; De Laender et al., 2010). In tal caso la maggior parte del carbonio sarà canalizzato ai più alti livelli della rete alimentare. Al contrario, con l'inserimento dei virus nei modelli concettuali, si ha una sorta di corto circuito: l'infezione e la successiva lisi delle cellule procariotiche (e anche eucariotiche) determina la liberazione di prodotti contenuti all'interno (i.e. componenti citoplasmatici e materiale cellulare, DNA extracellulare e nutrienti come azoto e fosforo) e una deviazione del flusso di carbonio dagli organismi più grandi a quelli più piccoli, accelerando così la trasformazione della biomassa in materia organica particellata (di

taglia superiore a 0.2 µm, POM) e disciolta (di taglia inferiore a 0.2 µm, DOM). Tuttavia, dato che in mare non si spreca nulla, questo detrito cellulare viene riutilizzato per la loro crescita da organismi detritivori e in particolare dai procarioti eterotrofi non infettati. Quindi possiamo dire che questo corto-circuito virale (definito *viral shunt,* Wommack & Collwell, 2000) è un circuito "killer" ma allo stesso tempo può stimolare la produzione e la respirazione procariotica e incrementare la rigenerazione dei nutrienti, con importanti implicazioni ecologiche e biogeochimiche (**Figura 1.4, Figura 1.5**).

Alcuni studi hanno mostrato che i fagi (virus di batteri) prevalgono negli ambienti acquatici e che gli ospiti principali dei virus sono i procarioti, sebbene recenti indagini abbiano riportato anche la rilevanza quantitativa dei virus di organismi eucariotici come il fitoplancton (Dominguez-Huerta et al., 2022; Kaneko et al., 2022). La mortalità dei procarioti dovuta all'infezione virale varia in media dal 10 al 40%, ma può anche raggiungere quasi il 100% come negli ambienti profondi o in habitat caratterizzati da elevate salinità e mancanza di ossigeno (i.e., bacini anossici ipersalini profondi), dove l'impatto dei virus è atteso essere enorme (Danovaro et al., 2008b; Corinaldesi et al., 2014).

I primi virus infettanti alghe che sono stati isolati appartenevano ad un gruppo di grandi virus a DNA a doppia elica e includevano anche virus di importanti taxa di produttori primari e di alghe che producono fioriture tossiche. I virus, quindi, possono causare perdite significative di fitoplancton, che è alla base delle reti trofiche, e sono in grado di porre fine alle loro fioriture, determinando la diminuzione della produzione primaria (Bidle & Vardi, 2011).

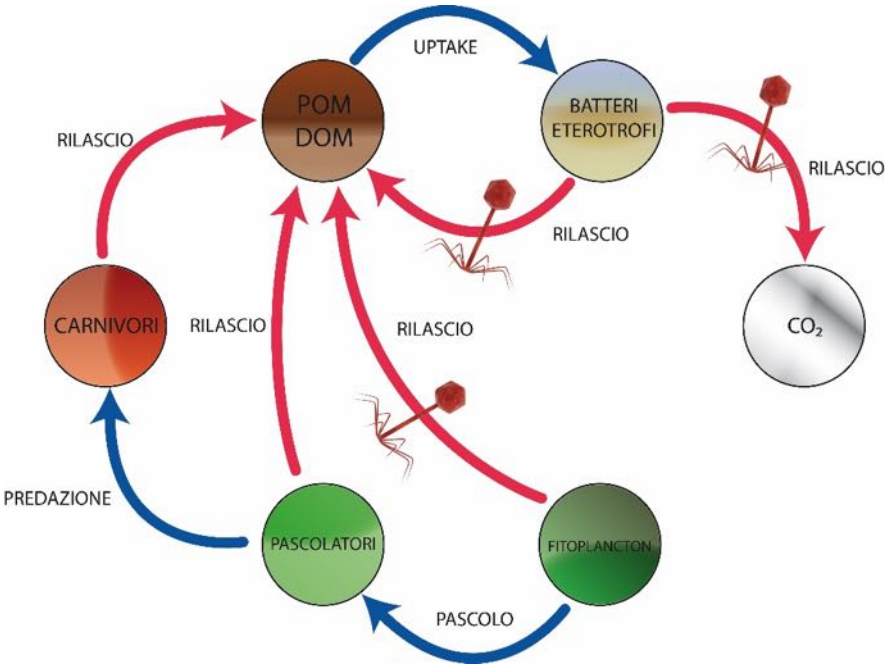


Figura 5.4 Ruolo dei virus nella rete trofica della zona fotica. I virus attraverso la lisi delle cellule determinano il cosiddetto "viral shunt" ovvero la deviazione di biomassa dai livelli superiori della rete trofica al "pool" della materia organica disciolta (DOM) e particellata (POM).

Allo stesso tempo, i nutrienti rilasciati dalla lisi delle cellule algali (e.g. N, P) possono essere resi disponibili per sostenere nella zona superficiale della colonna d'acqua nuove fioriture algali e di cianobatteri (Jover et al., 2014; Huang et al., 2015). I prodotti rilasciati dalla lisi virale contengono anche polimeri che possono aumentare la formazione di gel e influenzare le proprietà biologiche, fisico-chimiche e ottiche dell'acqua di mare (Uitz et al., 2010), generando aggregati e influenzando la quantità

di carbonio esportato nelle profondità oceaniche (la cosiddetta “pompa biologica”) (Lehahn et al., 2014; Figura 5.4; Figura 5.5). È ormai evidente che i virus marini influenzano direttamente e indirettamente i cicli biogeochimici e la capacità di sequestro del carbonio da parte degli oceani (Hurwitz et al., 2013; Du Toit, 2018); pertanto, alcuni studi hanno anche sottolineato l’importanza di questa componente nel fornire *feedback* positivi o negativi ai cambiamenti climatici in corso e futuri (Danovaro et al., 2011; Figura 5.5).

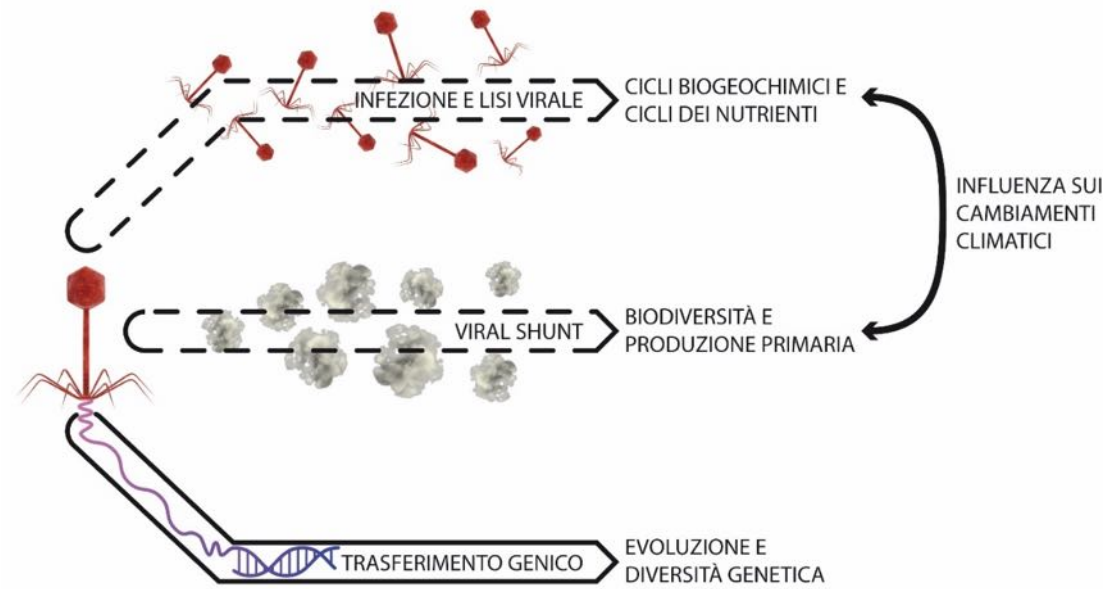


Figura 5.5 Implicazioni dell’infezione virale, del “viral shunt” e del trasferimento genico mediato dai virus marini sul funzionamento degli ecosistemi.

5.5 Infinitamente diversi come i numeri primi?

I virus rappresentano il più grande serbatoio di diversità e risorse genetiche non caratterizzate sulla Terra (Suttle, 2007). Da quando è stato isolato il primo fago dall'ambiente marino (più di 60 anni fa), il numero di virus recentemente scoperti è aumentato notevolmente a causa dell'avvento delle tecniche genomiche e metagenomiche. Nell’ultimo decennio, anche grazie all’enorme quantità di dati ottenuti da sequenziamento massivo nell’ambito di programmi di ricerca internazionali, la nostra conoscenza della ricchezza genetica dei virus degli oceani è fortemente aumentata (Sunagawa et al., 2020; Gregory et al., 2019). Tuttavia, ad oggi solo poco più di 9.100 “specie” di virus sono state classificate dall’*International Committee on Taxonomy of Viruses* (ICTV; Dance, 2021).

Uno dei motivi principali per cui la diversità virale negli oceani è ancora in gran parte inesplorata riguarda le difficoltà metodologiche nel suo studio. In particolare, i virus possono essere “coltivati” su un terreno di coltura e caratterizzati soltanto se il loro ospite viene identificato e “coltivato” (Coclet & Roux, 2021). Ma dal momento che gran parte degli ospiti virali marini sono microrganismi e che meno dello 0.1 % di tali microrganismi può essere coltivata su un terreno di coltura, ci troviamo di fronte ad un collo di bottiglia. Un altro limite è rappresentato dal fatto che, a differenza degli organismi cellulari, di cui possiamo studiare la diversità usando specifici marcatori molecolari comuni (ad esempio il gene ribosomiale 18S per tutti gli eucarioti, il gene mitocondriale COI per tutti i metazoi o il gene ribosomiale

16S per tutti i procarioti), questo non è possibile per i virus, che non ne possiedono (Sullivan, 2005). Gli approcci basati sulla metagenomica (che non considerano singoli marker genetici ma consentono di sequenziare l'intero contenuto degli acidi nucleici di una comunità) hanno però permesso di superare questo limite, consentendoci di ricostruire genomi virali nuovi e sconosciuti senza prima dover recuperare i loro ospiti, e hanno evidenziato una diversità genetica esorbitante (Suttle, 2016; Schulz et al., 2020). L'analisi ottenuta da dataset globali ha rivelato la presenza di centinaia di migliaia di specie diverse di virus a DNA a doppia elica negli oceani del mondo (Gregory et al. 2019). Tuttavia, circa il 90% di questi non può essere mappato su nessuna tassonomia virale conosciuta, il che li rende totalmente nuovi per la scienza (Kieft & Anantharaman, 2022). Pertanto, il collo di bottiglia purtroppo resta.

L'enorme diversità di virus negli oceani ha spinto i virologi a ripensare alle modalità di classificazione dei virus per chiarire la loro evoluzione, ovvero la possibilità di classificarli attraverso l'analisi del genoma e non più attraverso la "coltivazione" delle cellule ospiti (Bin Jang et al., 2019). Ci sono prove evidenti che i virus sono emersi più volte, e non hanno avuto un'unica origine. A differenza delle forme di vita basate sulle cellule, i virus non hanno un antenato comune, il che rende impossibile creare un albero filogenetico comune a tutti essi o, come già sottolineato, in comune con gli organismi cellulari (Koonin et al., 2021; Harvey & Holmes, 2022).

Nonostante la complessità dell'esplorazione della "viriosfera" (ovvero della porzione di biosfera che contiene virus), ormai è universalmente accettato che gran parte della diversità genetica degli oceani e dell'intero pianeta Terra risiede nei virus. E non solo: attraverso le loro continue infezioni, i virus controllano anche la restante biodiversità eliminando gli organismi che altrimenti diventerebbero troppo abbondanti e mantenendo anche i membri della comunità meno numerosi. Questo processo è chiamato "*killing the winner*" (ovvero uccidi chi vince) e costituisce uno dei modelli matematici più famosi teorizzato per i virus e le sue interazioni con i procarioti (Thingstad, 2000).

I virus influenzano la biodiversità anche attraverso il processo di trasferimento genico orizzontale. Ogni volta che si verifica un'infezione da virus, c'è una probabilità, sebbene assai piccola, che una parte del suo materiale genetico venga lasciata nella cellula infettata (Breitbart, 2012). Anche se tali eventi sono estremamente rari, nel corso di milioni di anni e miliardi di infezioni, il materiale genetico è stato lasciato "indietro" molte volte. In effetti, anche il nostro genoma contiene circa 100.000 resti di geni originati da virus che hanno avuto un ruolo cruciale per la nostra evoluzione.

5.6 Bibliografia

Azam F, Fenchel T, Field JG, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 257-263.

Bergh Ø, Børsheim KY, Bratbak et al., 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* 340, 467–468.

Bidle KD, Vardi A. 2011. A chemical arms race at sea mediates algal host–virus interactions. *Curr Opin Microb* 14(4), 449-457

Bin Jang H, Bolduc B, Zablocki O, et al., 2019. Taxonomic assignment of uncultivated prokaryotic virus genomes is enabled by gene-sharing networks. *Nature Biotech* 37(6), 632-639.

Breitbart M, 2012. Marine viruses: truth or dare. *Annu Rev Mar Sci* 4:425–48.

Cai L, Jørgensen BB, Suttle CA, et al., 2019. Active and diverse viruses persist in the deep sub-seafloor sediments over thousands of years. *ISME J* 13(7), 1857-1864.

Cavicchioli R, Ripple WJ, Timmis KN, et al. 2019. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. Nature Rev Microbiol 17: 569-586.

Coclet C, Roux S, 2021. Global overview and major challenges of host prediction methods for uncultivated phages. *Curr Opin Virol*, 49, 117-126.

Corinaldesi C, 2015. New perspectives in benthic deep-sea microbial ecology. *Front Mar Sci* 2, 17.

Corinaldesi C, Tangherlini M, Luna GM, et al., 2014. Extracellular DNA can preserve the genetic signatures of present and past viral infection events in deep hypersaline anoxic basins. *Proc R Soc B: Biol Sci* 281(1780), 20133299.

Correa A, Howard-Varona C, Coy SR, et al., 2021. Revisiting the rules of life for viruses of microorganisms. *Nature Rev Microb* 19(8), 501-513.

Dance A, 2021. The incredible diversity of viruses. *Nature* 595, 22-25.

Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'Anno A, et al., 2017. Potential impact of global climate change on benthic deep-sea microbes. *FEMS Microb Lett* 364(23), fnx214.

Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'Anno A, et al., 2011. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microb Rev* 35(6), 993-1034

Danovaro R, Corinaldesi C, Filippini M, et al., 2008a. Viriobenthos in freshwater and marine sediments: a review. *Fresh Biol* 53(6), 1186-1213.

Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al., 2008b. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. *Nature* 454(7208), 1084-1087.

Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al., 2016. Virus-mediated archaeal hecatomb in the deep seafloor. *Scie Adv* 2(10), e1600492.

De Laender F, Van Oevelen D, Soetaert K, et al., 2010. Carbon transfer in a herbivore-and microbial loop-dominated pelagic food webs in the southern Barents Sea during spring and summer. *Mar Ecol Progr Ser* 398, 93-107.

DeLong JP, Al-Sammak MA, Al-Ameeli ZT, et al., 2022. Towards an integrative view of virus phenotypes. *Nature Rev Microbiol* 20(2), 83-94.

Dominguez-Huerta G, Zayed AA, Wainaina JM, et al., 2022. Diversity and ecological footprint of Global Ocean RNA viruses. *Science* 376(6598), 1202-1208

Du Toit A, 2018. Carbon export into the deep ocean. *Nature Rev Microb* 16(5), 260-261.

Gregory AC, Zayed AA, Conceição-Neto N, et al., 2019. Marine DNA viral macro-and microdiversity from pole to pole. *Cell* 177(5), 1109-1123.

Harvey E, Holmes EC, 2022. Diversity and evolution of the animal virome. *Nature Rev Microb* 20(6), 321-334.

Herndl GJ, Agogué H, Baltar F, et al., 2008. Regulation of aquatic microbial processes: the 'microbial loop' of the sunlit surface waters and the dark ocean dissected. *Aq Microb Ecol* 53(1), 59-68.

Heyerhoff B, Engelen B, Bunse C, 2022. Auxiliary Metabolic Gene Functions in Pelagic and Benthic Viruses of the Baltic Sea. *Front Microb* 13.

Huang S, Zhang S, Jiao N, et al., 2015. Marine cyanophages demonstrate biogeographic patterns throughout the global ocean. *Appl Env Microb* 81(1), 441-452.

Hurwitz BL, Hallam SJ, Sullivan MB, 2013. Metabolic reprogramming by viruses in the sunlit and dark ocean. *Genome Biol*, 14(11), 1-14.

Jover LF, Effler TC, Buchan A, et al., 2014. The elemental composition of virus particles: implications for marine biogeochemical cycles. *Nature Rev Microb* 12(7), 519-528.

Kaneko H, Blanc-Mathieu R, Endo H et al., 2021. Eukaryotic virus composition can predict the efficiency of carbon export in the global ocean. *iScience* 24(1), 102002.

Kieft K, Anantharaman K, 2022. Virus genomics: what is being overlooked? *Curr Opin Virol* 53, 101200.

Koonin EV, Krupovic M, Agol VI, 2021. The Baltimore classification of viruses 50 years later: how does it stand in the light of virus evolution? *Microb Mol Biol Rev* 85(3), e00053-21.

Labonté JM, Campbell KL, 2022. There's more to RNA viruses than diseases. *Science* 376(6589), 138-139.

Lehahn Y, Koren I, Schat D, et al., 2014. Decoupling physical from biological processes to assess the impact of viruses on a mesoscale algal bloom. *Curr Biol* 24(17), 2041-2046.

Moniruzzaman M, Martinez-Gutierrez CA, Weinheimer, AR et al., 2020. Dynamic genome evolution and complex virocell metabolism of globally-distributed giant viruses. *Nature Comm*, 11(1), 1-11.

Morris RM, Cain KR, Hvorecny KL et al., 2020. Lysogenic host–virus interactions in SAR11 marine bacteria. *Nature Microb* 5(8), 1011-1015.

Pace, N. R. (2006). Time for a change. Nature, 441(7091), 289-289.

Proctor LM, Fuhrman JA, 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature* 343, 60–62.

Prussin AJ, Garcia EB, Marr LC, 2015. Total virus and bacteria concentrations in indoor and outdoor air. *Env Sci Tech Lett* 2(4), 84.

Rice G, Stedman K, Snyder J, et al., 2001. Viruses from extreme thermal environments. *Proc Nat Acad Sci* 98(23), 13341-133,45

Rodrigues RAL, Mougari S, Colson P, et al., 2019. "Tupanvirus", a new genus in the family Mimiviridae. *Archiv Vir* 164(1), 325-331.

Roossinck MJ, Bazán ER, 2017. Symbiosis: viruses as intimate partners. *Ann Rev Virol*, 4(1), 123-139.

Rosenwasser S, Ziv C, Van Creveld, et al. 2016. Virocell metabolism: metabolic innovations during host–virus interactions in the ocean. *Trends in Microbiol* 24(10), 821-832

Sadeghi M, Tomaru Y, Ahola T, 2021. RNA viruses in aquatic unicellular eukaryotes. *Viruses* 13(3), 362.

Schulz F, Roux S, Paez-Espino D, et al., 2020. Giant virus diversity and host interactions through global metagenomics. *Nature* 578(7795), 432-436.

Sullivan MB, 2015. Viromes, not gene markers, for studying double-stranded DNA virus communities. *J Vir* 89(5), 2459-2461.

Sunagawa S, Coelho LP, Chaffron S, et al., 2015. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* 348(6237), 1261359.

Suttle CA, Chan AM, Cottrell MT, 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature* 347, 467–469.

Suttle CA, 2016. Environmental microbiology: viral diversity on the global stage. *Nature Microb* 1(11), 1-2.

Suttle CA, 2005. Viruses in the sea. *Nature* 437.7057: 356-361.

Thingstad TF, 2000. Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems. *Limnol Oceanogr* 45(6), 1320-1328.

Torrella F, Morita RY, 1979. Evidence by electron micrographs for a high incidence of bacteriophage particles in the waters of Yaquina Bay, Oregon: ecological and taxonomical implications. *Appl Environ Microbiol* 37, 774–778

Uitz J, Claustre H, Gentili B, et al., 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations. *Glob Biogeochem Cycles*, 24(3).

Wommack KE, Colwell RR, 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol Mol Biol Rev* 64(1), 69-114.

Yoshida M, Mochizuki T, Urayama SI, et al., 2018. Quantitative viral community DNA analysis reveals the dominance of single-stranded DNA viruses in offshore upper bathyal sediment from Tohoku, Japan. *Front Miicrob* 9, 75.

Zayed, A. A., Wainaina, J. M., Dominguez-Huerta, G., Pelletier, E., Guo, J., Mohssen, M., ... & Wincker, P. (2022). Cryptic and abundant marine viruses at the evolutionary origins of Earth's

RNA virome. *Science* 376(6589), 156-162.

Zhao Z, Gonsior M, Schmitt-Kopplin P, et al., 2019. Microbial transformation of virus-induced dissolved organic matter from picocyanobacteria: coupling of bacterial diversity and DOM chemodiversity. *ISME J* 13(10), 2551-2565.

Zhong ZP, Tian F, Roux S, et al., 2021. Glacier ice archives nearly 15,000-year-old microbes and phages. *Microbiome* 9(1), 1-23.