

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali

TESI DI LAUREA IN TECNOLOGIE FORESTALI E AMBIENTALI

Relazioni allometriche delle caratteristiche anatomiche
in *Pinus sylvestris*

Relatore

Prof. Tommaso Anfodillo

Correlatore

Dr. Alan Crivellaro

Laureando

Simone Iacopino

Matricola n. 1005515

ANNO ACCADEMICO 2013 - 2014

INDICE

Riassunto.....	4
Abstract.....	5
1. Introduzione.....	6
2. Materiali e metodi.....	12
3. Risultati e discussione.....	17
4. Conclusioni.....	27
5. Bibliografia.....	29

RIASSUNTO

Le piante terrestri hanno evoluto un' articolata rete di cellule specializzate per il trasporto dell'acqua dalle radici alle foglie. La struttura di tale rete sembra avere almeno una caratteristica universale (ossia comune a tutte le specie del pianeta): il diametro delle cellule aumenta in direzione basipeta. Tale variazione consente alle piante di mantenere praticamente costante la resistenza idraulica con l'ontogenesi. In questo studio è stata indagata l'architettura idraulica (ossia la struttura della rete di cellule) di un pino silvestre di quasi 4 m di altezza, con lo scopo di misurare le principali caratteristiche anatomiche dello xilema dell'ultimo anello lungo il fusto. Come atteso, il lume delle tracheidi aumenta in direzione basipeta ma tale variazione è regolare solo fino ad una certa altezza da terra. Nella parte più vicina alla base del fusto si osserva un andamento leggermente decrescente del lume cellulare ed una diminuzione dell'area complessiva dell'anello. Ciò dipende, probabilmente, dal fatto che verso la base vi sono molti anelli legnosi attivi nel trasporto per cui la pianta, per ottimizzare l'uso del carbonio, riduce il numero delle nuove cellule verso la base. La rete idraulica che ne deriva non è perfettamente predicibile dai modelli teorici attualmente in uso e quindi è necessario proporre nuovi modelli che tengano conto delle più recenti evidenze sperimentali.

ABSTRACT

Plants have evolved a specialized cells complex network to transport water from roots toward leaves. The cells network structure seems to have at least one universal feature (in common with all plants on the planet): cells diameter increases basipetally (from the apex downwards). This anatomical variation allows plants to keep hydraulic resistance nearly constant during ontogenesis. In this study the hydraulic architecture was analysed (that is the cells network structure) of a nearly 4 m high Scotch pine to measure the main xylem anatomical feature of the youngest growth ring along the stem. As expected, tracheids lumen increases basipetally, however this variation is constant only up to a certain height from the ground. In the nearest part to the base of the stem it was observed a lightly decreasing trend of cell lumen and overall ring area. Likely, since in the lower part of the stem there is a higher number of woody rings taking part in water transport thus the plant, optimising carbon use, reduces the number of new cells towards the stem base. The hydraulic network depicted is not perfectly described by the actual theoretical models, so it is necessary to propose new models taking into account the latest experimental evidences.

1. INTRODUZIONE

Le piante terrestri, come tutti gli esseri viventi, dipendono dal loro costituente più importante: l'acqua. Di tutta l'acqua che viene utilizzata da una pianta solo una ridottissima percentuale (circa il 5%) è destinata ai processi metabolici (fotosintesi ed accrescimento) mentre la maggior parte di essa viene persa attraverso il processo di traspirazione che si verifica quando la pianta apre gli stomi per consentire la diffusione della CO₂ nel mesofillo. Per mantenere l'idratazione fogliare le piante hanno evoluto un sistema di trasporto dell'acqua che ha consentito loro di colonizzare ambienti molto diversi. Lo xilema è il risultato di queste pressioni evolutive e rappresenta il tessuto della pianta deputato a due funzioni fondamentali: il trasporto dell'acqua, di nutrienti e ormoni e il sostegno meccanico della chioma. Il sistema di trasporto è costituito da cellule morte e allungate in direzione assiale e le Gimnosperme, in particolare, hanno un sistema xilematico formato da un unico tipo cellulare: le tracheidi. Il movimento dell'acqua nello xilema avviene nel continuum suolo-pianta-atmosfera (Zimmermann, 1983; Tyree, 2003) in direzione di una diminuzione di potenziale idrico tra foglie e radici (che può essere anche dell'ordine di 3-4 MPa) generata dall'evaporazione dell'acqua nel mesofillo.

Nel suo complesso, il sistema idraulico di una pianta si caratterizza per avere cellule di diversa dimensione che si aggregano tra loro in una rete di trasporto che raggiunge tutte le foglie. Vi è un'enorme varietà di forme e dimensioni sia delle piante sia delle foglie ma l'evoluzione sembra aver favorito alcune "proprietà" basilari e quindi ubiquitarie nel "sistema pianta". Una di queste proprietà, ad esempio, è che le piante riescano a rifornire nello stesso modo tutte le foglie, sebbene esse siano a distanze molto diverse dalla radice; un'altra è che durante l'ontogenesi l'efficienza metabolica delle foglie non vari significativamente (Anfodillo *et al.* 2013).

Lo studio di queste proprietà nelle diverse specie porta alla definizione della loro "architettura idraulica". Molti ricercatori hanno cercato di proporre modelli semplici di come tale architettura sia organizzata e come essa possa essere correlata alla superficie fogliare. Questi modelli, se pur limitati nel cogliere solo alcuni caratteri dell'architettura idraulica delle piante, hanno permesso di far maggior luce sull'organizzazione del sistema di conduzione e sulle relazioni con l'ammontare delle foglie e delle radici.

Un primo traguardo nel cogliere gli aspetti fondamentali dell'architettura delle specie arboree fu raggiunto nel 1964 (Shinozaki *et al.*, 1964). Fusto e rami venivano proposti

come un raggruppamento di unità tubolari, a sezione costante, ciascuno a supporto di un'unità fogliare costante: per questo tale modello fu denominato “*pipe model*”. Conseguenza di tale visione è che vi dovrebbe essere una relazione isometrica tra numero di condotti ed area fogliare. Il modello è tuttora molto citato ed utilizzato (Enquist *et al.* 2002) perché sperimentalmente si osserva che l'area basimetrica (ossia la somma di tutti i condotti) scala circa isometricamente con l'area fogliare (la somma di tutte le foglie).

La struttura idraulica che deriverebbe da tale organizzazione è illustrata in fig. 1.1

Il principale limite della visione di una pianta secondo il modello “*pipe*” deriva dal fatto che la resistenza idraulica di condotti a sezione costante aumenta linearmente con la lunghezza del percorso (vedi equazione 1.1),

$$R = \frac{128 \cdot \eta \cdot L}{\pi \cdot d^4} \quad \text{Eq. 1.1}$$

dove η [Pa s] è la viscosità dinamica del fluido, L [m] è la lunghezza del percorso e d [m] è il diametro del vaso.

Conseguenza diretta è che in una pianta a “*pipe*” la portata alle foglie diminuirebbe linearmente con l'altezza. Questo vorrebbe anche dire che con l'ontogenesi (ossia con la crescita in altezza) le piante arboree diminuirebbero la loro efficienza d'uso dell'acqua. Tale condizione non sembra aderente a quanto si osserva in natura dove, invece, gli organismi molto grandi sembrano essere favoriti perché hanno maggiore potere competitivo.

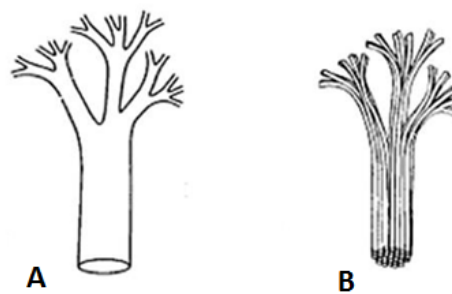


Figura 1. 1: Architettura esterna di una ramificazione (A) e sistema di condotti xilematici nella medesima ramificazione (B) secondo il “*Pipe model*”.

Nel 1999 West *et al.* hanno proposto un modello di architettura idraulica (di seguito definito “WBE model”) e di organizzazione della pianta che supera il limite del modello a “*pipe*”. In quest'ultimo modello viene semplicemente introdotto il concetto di “variazione

assiale del lume cellulare” (rastremazione o aumento del diametro dei condotti in direzione basipeta o anche “*cell widening*”). Questa semplice proprietà della rete di trasporto consentirebbe alla pianta di compensare l’aumento della resistenza idraulica che si potrebbe verificare con l’aumento in altezza. Così l’evoluzione avrebbe premiato quelle piante in grado di mantenere l’efficienza fogliare inalterata nonostante l’aumento di altezza.

Il meccanismo compensativo è molto efficiente perché da un piccolo aumento del diametro di una cellula si ottiene un’enorme diminuzione della resistenza idraulica complessiva dato che la resistenza varia con la quarta potenza del diametro (Eq. 1.1). Se si mette in relazione la resistenza di un condotto tipo con diversi gradi di allargamento basipeto (*axial cell widening*) in relazione alla sua lunghezza L , si vede che la resistenza diventa praticamente costante con L quando il coefficiente di rastremazione $b \rightarrow 0.2$ (Fig. 1.2).

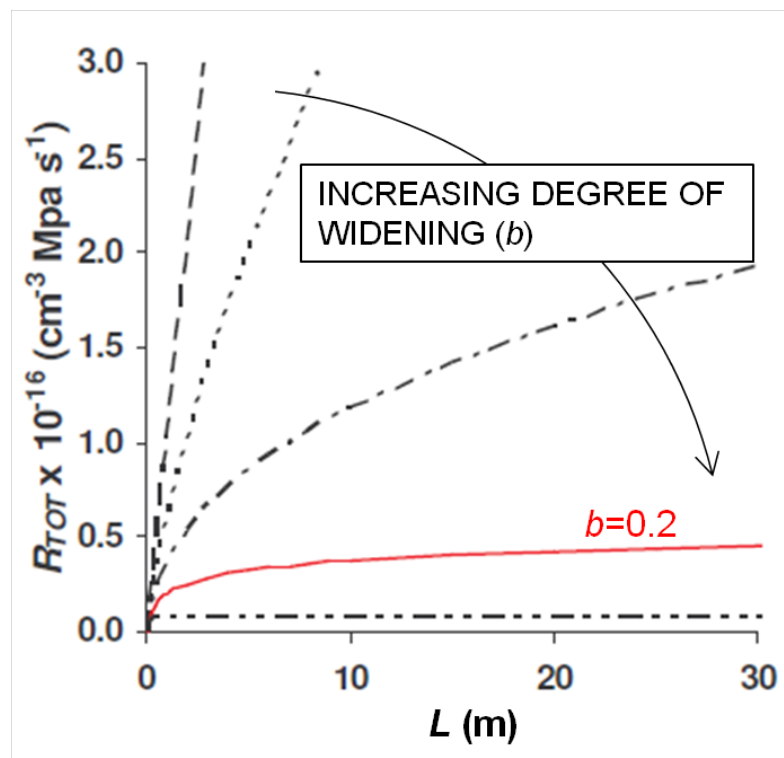


Figura 1.2: Variazione della resistenza di un condotto tipico a diversi gradi di rastremazione (curve con diverso tratteggio) in funzione della lunghezza del percorso (L) ossia dell’altezza della pianta.

Tenendo conto delle approssimazioni del modello *WBE* (Anfodillo *et al.* 2006) il valore del coefficiente di scala (b) dell'equazione di rastremazione $Dh \propto h^b$ dovrebbe essere circa $b=0.20$ e tale esponente è stato più volte misurato sperimentalmente (Anfodillo *et al.* 2006, Petit *et al.* 2008; Leicht, 2001; Anfodillo *et al.*, 2006; Weitz *et al.*, 2006; Coomes *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2008, 2009, 2010)

Emerge così un sistema di conduzione che eredita tutti gli aspetti caratterizzanti del modello a “*pipe*” di Shinozaki ma che è formato da un insieme di condotti con diametro crescente verso la base per cui corrisponderebbe una relazione isometrica tra numero di condotti e numero di foglie.

Inoltre emerge che, tra un internodo e quello successivo, il numero di condotti aumenta mentre all'interno dello stesso internodo il numero di cellule resta invariato perché non si inseriscono ulteriori foglie. Riprendendo l'ipotesi avanzata da Leonardo da Vinci (Richter, 1970) secondo la quale l'area conducente è mantenuta costante nelle progressive ramificazioni, anche il *WBE model* assume che l'area totale complessiva (conducente e non conducente) ad ogni ramificazione resti invariata. Secondo il modello *WBE*, quindi, l'aumento di dimensioni dei condotti atto a compensare l'aumento di resistenza idraulica riguarda esclusivamente il lume cellulare e non l'intera sezione cellulare (lume + parete). La cellula xilematica nel suo complesso è pertanto rappresentabile come un cilindro contenente un cono: esternamente la cellula è assimilabile ad un cilindro la cui sezione (esterna) è mantenuta costante dal progressivo assottigliamento della parete cellulare dall'apice alla base. È chiaro invece che se la parete cellulare seguisse il medesimo profilo del lume, si registrerebbe un aumento dell'area conducente anche all'interno del medesimo internodo.

Il profilo longitudinale del condotto, così ipotizzato dal *WBE model*, rappresenta un compromesso per conciliare la rastremazione dei condotti e l'ipotesi di conservazione dell'area nelle ramificazioni così come suggerito da Leonardo da Vinci.

Lo xilema delle piante legnose di ambiente temperato e boreale è composto da strati diversi depositi dal cambio anno dopo anno (anelli). Questi strati differiscono in struttura anatomica in legno primaticcio e in legno tardivo. Il sistema idraulico di una pianta, integrato nello xilema ogni anno, è quindi variabile nella sua struttura e capacità di condurre efficacemente l'acqua. Nelle specie in cui le foglie restano in vita più anni inoltre il legno prodotto nell'ultimo anno non è l'unico tessuto conducente: la pianta infatti per mantenere in vita le foglie di uno o più anni d'età mantiene attivi gli anelli più interni.

Precedenti studi su diverse specie di conifere hanno dimostrato che le foglie dell'ultimo anno, non sono rifornite solamente dal tessuto xilematico del medesimo anno (Maton & Gartner, 2005), ma dispongono anche di una certa area di tessuto conduttivo appartenente agli anelli più interni.

L'interpretazione del sistema idraulico nelle conifere risulta perciò più complessa in quanto non si hanno ancora chiare evidenze circa il numero di anelli attivi ed il loro contributo relativo sul sistema idraulico nel suo complesso.

L'obiettivo di questa tesi è quello di studiare nel dettaglio l'architettura idraulica di una conifera attraverso un'analisi delle caratteristiche anatomiche lungo il fusto dell'anello più esterno e, quindi, mettere le basi per analisi più mirate sulla funzionalità dell'intera area conduttiva.

2. MATERIALI E METODI

2.1 SCELTA E CAMPIONAMENTO DELL'ALBERO

L'albero oggetto di studio è un esemplare di pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) prelevato nei pressi del Centro Studi per l'Ambiente Alpino del Dip. TeSAF nel comune di San Vito di Cadore (BL) a circa 1000 m s.l.m.

La scelta del materiale di studio è ricaduta su un unico albero per rispondere chiaramente ad un limite di tempo ma anche per una scelta qualitativa dell'indagine. Si è voluto ottenere un'analisi dettagliata delle variazioni anatomiche lungo il fusto, effettuando un'analisi su tutta la superficie dell'ultimo anello. Per realizzare tale scopo si è data importanza all'età della pianta poiché un numero limitato di anni comporta minori sezioni da osservare rendendo così possibile uno studio approfondito dei parametri anatomici dell'albero.

L'esemplare scelto è stato individuato in base a buone condizioni di salute, assenza visibile di stress biotici ed abiotici, con fusto eretto, slanciato, privo di difetti.

Un'altra importante discriminante nella scelta dell'albero è stata la lunghezza degli internodi. Lo studio si è incentrato sulle variazioni dovute alla rastremazione delle tracheidi (effetto *tapering*) osservato tra gli internodi ed all'interno degli stessi, un discreto accrescimento annuale permette di avere una maggiore distanza tra i due punti analizzati nell'internodo e quindi una massimizzazione delle variazioni tra le due sezioni.

L'albero è stato abbattuto alla fine di Marzo 2013 al limitare di un'area boscata confinante con una piccola radura, in passato destinata al pascolo ed ora mantenuta da periodici tagli, il prato presumibilmente non è soggetto a concimazioni.

Il sito di prelievo si trova immediatamente a monte della radura in un bosco composto da *Picea abies* come specie dominante.

2.2 CAMPIONAMENTO E PREPARAZIONE DELLE SEZIONI

Il taglio dell'albero è stato effettuato a pochi centimetri dal suolo. Successivamente, presso il laboratorio del Centro studi, sono state effettuate le prime misurazioni: altezza complessiva e distanza dall'apice di ciascun palco. I palchi sono stati numerati con ordine crescente dal cimale alla base.

La preparazione dei campioni è stata condotta in parte presso il laboratorio di Xilologia (Dipartimento TeSAF) sito nel Complesso Universitario di Agripolis, Legnaro (PD) ed in parte nel laboratorio del Centro Studi per l'Ambiente Alpino "Lucio Susmel".

Per ogni palco sono state tagliate 2 rotelle del fusto per la preparazione delle sezioni trasversali. Queste rotelle sono state ricavate sopra e sotto dell'internodo ad una distanza variabile dal punto d'inserzione dei rami (compresa tra 1 e 3 cm). Tale posizione è stata scelta in base alla minima distanza possibile dal nodo dove il diametro del tronco non è influenzato dall'inserzione dei rami sul fusto.

Ottenute le rotelle, queste sono state bollite in acqua per circa 5 minuti in un becker posto su piastra elettrica da laboratorio per facilitare la successiva fase di taglio. Le rotelle bollite sono state conservate in bustine di plastica con chiusura ermetica in acqua con poche gocce di alcol al 95% per evitare attacchi fungini.

Ogni campione è stato nominato con un codice per identificare il palco di riferimento, la sezione se inferiore o superiore (INF O SUP) e la parte della sezione composta da semicerchi o quarti (A,B,C,D). Esempio: P6TINF B indica un vetrino dell'esemplare di studio *Pinus sylvestris* appartenente al secondo quarto (B) della sezione inferiore (INF) del sesto palco.



Figura 2.1: Il microtomo *Leica* RM2145

A seconda della dimensione di ciascuna rotella, le relative sezioni sono state preparate per poterle disporre sui vetrini con una larghezza di 2,6 cm. Spostandosi dall'apice alla base dell'albero, la rotella inizialmente veniva sezionata intera, poi in due semicerchi ed infine in 4 quarti. La sezione di ciascun campione è stata preparata con un microtomo (*Leica* RM2145, Wetzlar, Germany).

Durante la fase di taglio la superficie esposta alla lama è stata mantenuta idratata con pipetta e/o pennellino (pelo di bue). Le sezioni sono state tagliate con uno spessore

compreso tra i 17 e i 25 μm scelto a seconda della resistenza del tessuto legnoso di ogni campione ed adagiate sul vetrino costantemente tenuto bagnato fino al passaggio in cappa. Sotto la cappa le sezioni sono state immerse in alcune gocce di colorante costituito al 50% da safranina di colore rosso con affinità alla lignina e astra blu al 50% di colore blu con affinità alla cellulosa.

Dopo aver fatto agire il colorante per circa 5 minuti le sezioni vengono lavate dal colorante e da eventuali residui di resine mediante una graduale disidratazione per stadi:

acqua distillata, alcol al 50% e alcol al 95%. Le sezioni a questo punto vengono asciugate con attenzione, vi si applicano alcune gocce di balsamo e si adagia il copri oggetto. Ciascun campione viene tenuto sotto calamita per circa 24 ore allo scopo di rimuovere le bolle d'aria imprigionate tra copri oggetto e vetrino.

Le sezioni sono state osservate al microscopio ottico *Nikon Eclipse 80i* (*Nikon*, Tokio, Japan) e, utilizzando una fotocamera integrata al microscopio è stato possibile acquisire le immagini dell'ultimo anello (sul quale è stato condotto lo studio) ad un ingrandimento pari a 40x. Le immagini sono state acquisite con una risoluzione di 1280 x 960 pixel in formato *jpeg*.

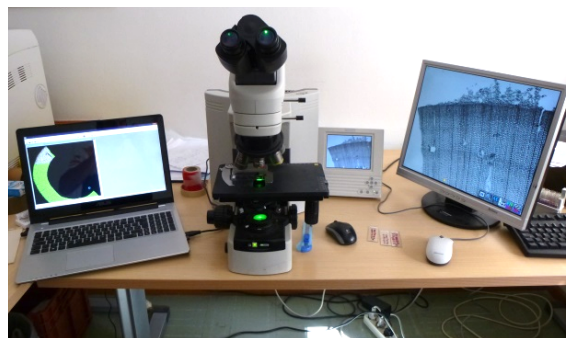


Figura 2.2: Microscopio ottico *Nikon Eclipse 80i* (*Nikon*, Tokyo, Japan)

La ricostruzione fotografica dell'intero anello è stata condotta con *Ptgui*, software per la creazione di foto panoramiche. Il panorama di ciascun vetrino è stato ritoccato con un software di fotoritocco (*Gimp* 2.8.6) lasciando solamente l'anello d'interesse. Per le sezioni trasversali più piccole, come già descritto, la dimensione del vetrino è stata adeguata mentre, per quelle di dimensioni maggiori, il medesimo software è stato utilizzato per accostare le singole parti formanti l'intera sezione del fusto centrale.

2.3 MISURAZIONI ANATOMICHE

Le immagini acquisite dal microscopio sono state analizzate utilizzando un software (*Roxas*, Von Arx *et al.* 2013) per la misurazione dei condotti e dei relativi parametri. Il programma identifica e misura il lume cellulare grazie ai contrasti chiaro-scuro.

Ad analisi terminata, *Roxas* crea un foglio elettronico con numerosi parametri calcolati sulla relativa sezione. Vengono qui riportati i parametri delle tracheidi caratterizzanti la conduzione del sistema xilematico dell'ultimo anello utilizzati in questo lavoro di ricerca:

- *RA* - Area dell'anello [mm²];
- *Dh* - Diametro idraulico [μm];
- *CTA* - Area cumulata delle tracheidi [mm²];
- *CNo* - Numero di condotti [n.];
- *CD* - Densità dei condotti [n./mm²].

Il diametro idraulico (*Dh*) è espresso dall'equazione:

$$Dh = \frac{\sum dn^5}{\sum dn^4}$$

con *d* diametro di ciascuna cellula misurata nella sezione e *n* cellule presenti nella sezione. *Dh* è un diametro medio ponderato in cui l'importanza di ciascun vaso è proporzionale alla sua dimensione tenendo conto del diverso contributo nella conduzione. Conseguentemente, l'influenza relativa di vasi di piccole dimensioni nell'ambito della permeabilità del condotto è molto ridotta (Zimmermann, 1983).

Come fase preliminare all'analisi della sezione, il software *Roxas*, richiede di calibrare l'immagine in funzione della risoluzione con la quale è stata fotografata per poter convertire l'immagine (da cm a μm). Successivamente viene individuato il limite esterno dell'anello ed in riferimento a questo la ricerca dei vasi viene effettuata nell'area interna al poligono.

3. RISULTATI E DISCUSSIONE

Nella maggior parte delle figure che seguono, le singole variabili sono state confrontate con la distanza dall'apice. Essa non copre la variazione dell'intera lunghezza del fusto della pianta campionata, ma solo i punti compresi tra l'apice e il decimo palco dall'alto (corrispondente a 304,3 cm dall'apice mentre la pianta misura 360 cm).

La fig. 3.1 mostra i valori del diametro idraulico (Dh) con una variazione da un minimo di 19,10 μm ad un massimo di 27,16 μm .

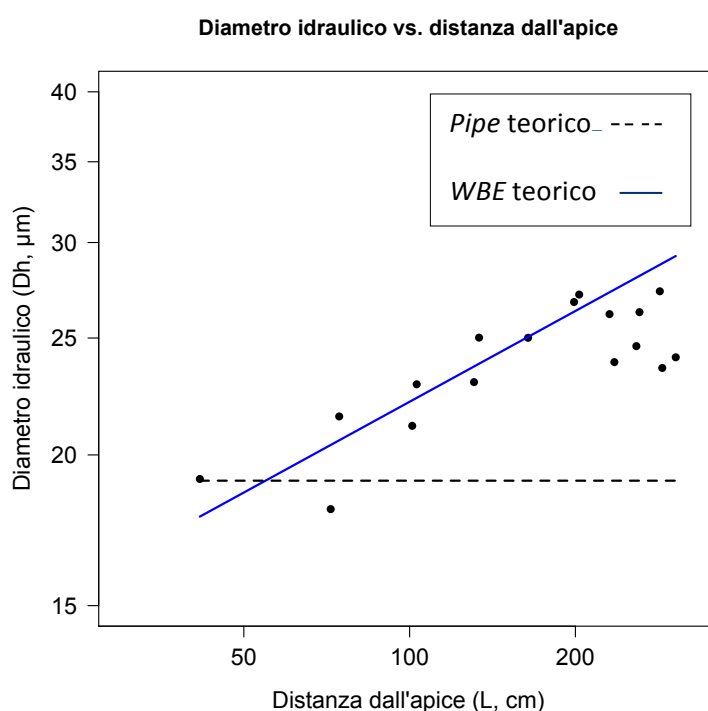


Figura 3.1: Relazione tra diametro idraulico (Dh , μm) e distanza dall'apice (L , cm) dell'ultimo anello della pianta campione confrontati con le predizioni dei modelli teorici *WBE* (con $b=0,25$) e a “*pipe*” raffigurati rispettivamente nella curva di regressione intera e in quella tratteggiata.

Il modello a “*pipe*” assimila i condotti a tubi con sezione costante pertanto, per essere applicabile alla reale architettura dell'albero studiato il Dh dovrebbe essere costante dall'apice alla base della pianta (con valori disposti lungo curva di regressione tratteggiata in figura 3.1). Per quanto concerne il modello *WBE* invece, i condotti sono rastremati con diametro crescente dall'apice alla base secondo la funzione potenza $Dh \propto h^b$ con esponente $b=0,25$ (rappresentata dalla curva di regressione intera in figura 3.1).

Si osserva (figura 3.1) che la variazione del Dh non è compatibile con il modello a “pipe”, i condotti infatti non sono tubi cilindrici ma hanno sezione variabile.

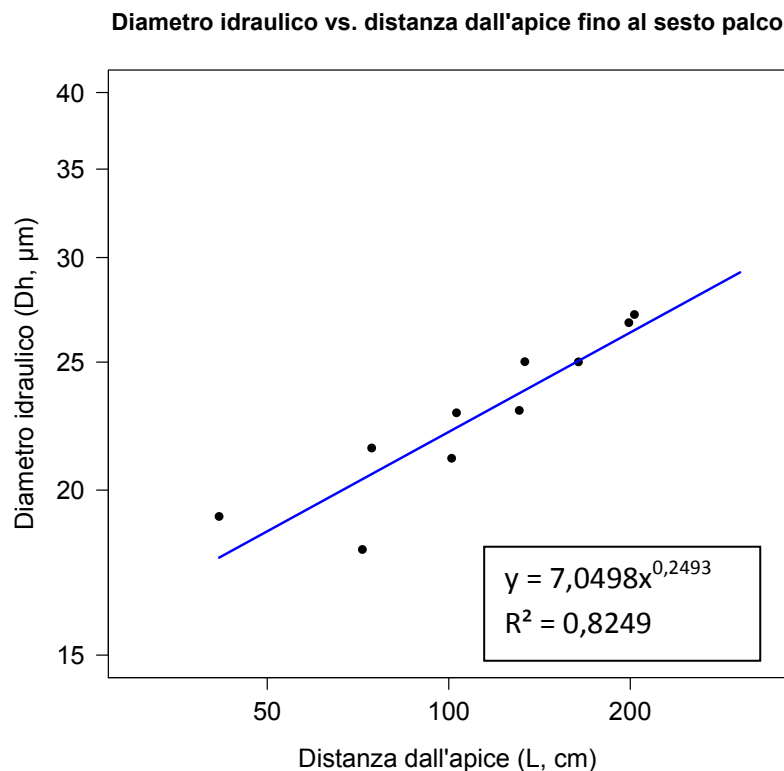


Figura 3.2: Relazione tra diametro idraulico (Dh , μm) e distanza dall'apice (L , cm) osservati fino al sesto palco (assi con variabili log-trasformate).

La fig.3.2 illustra la relazione tra il Dh e L espressa da una funzione potenza del tipo $y = ax^b$ con esponente di 0,25. Entrambi gli assi sono stati trasformati in base logaritmica per linearizzare l'andamento.

Il *WBE model*, come si osserva in figura 3.2, rappresenta bene l'anatomia dei condotti fino al sesto palco. L'esponente b trovato (indica il grado della rastremazione dei condotti) è pari a 0,25 dunque coincidente con il modello. Anche questo modello però non può essere pienamente adottato per descrivere l'architettura idraulica dell'albero campione. Il *WBE* infatti prevede un aumento costante del lume cellulare e quindi dell'intera area conducente lungo il fusto muovendosi dall'apice alla base, tale da compensare l'aumento di resistenza idraulica generata dall'aumento in lunghezza del condotto (altezza della pianta). Dal momento che l'andamento del diametro idraulico è costante fino al sesto palco (distanza dall'apice 203,2 cm) mentre poi decresce

significativamente nei palchi successivi si può affermare che anche il *WBE model* non è in grado di rappresentare l'architettura idraulica di questo pino silvestre.

Questo andamento indicherebbe una minore efficienza nel trasporto dell'acqua nell'ultimo anello a partire dal sesto palco verso il basso. Dal momento che ogni modificazione anatomica è risultato di una selezione naturale che dovrebbe favorire le soluzioni più efficienti, è probabile che analizzando l'intero sistema di conduzione della pianta (ossia tutti gli anelli attivi) vi si possano identificare altri possibili meccanismi compensativi.

Osservato il particolare andamento di Dh nell'ultimo anello, sono stati analizzati anche altri parametri dell'anatomia del tessuto conduttivo al fine di verificare la presenza del medesimo fenomeno anche su altre variabili.

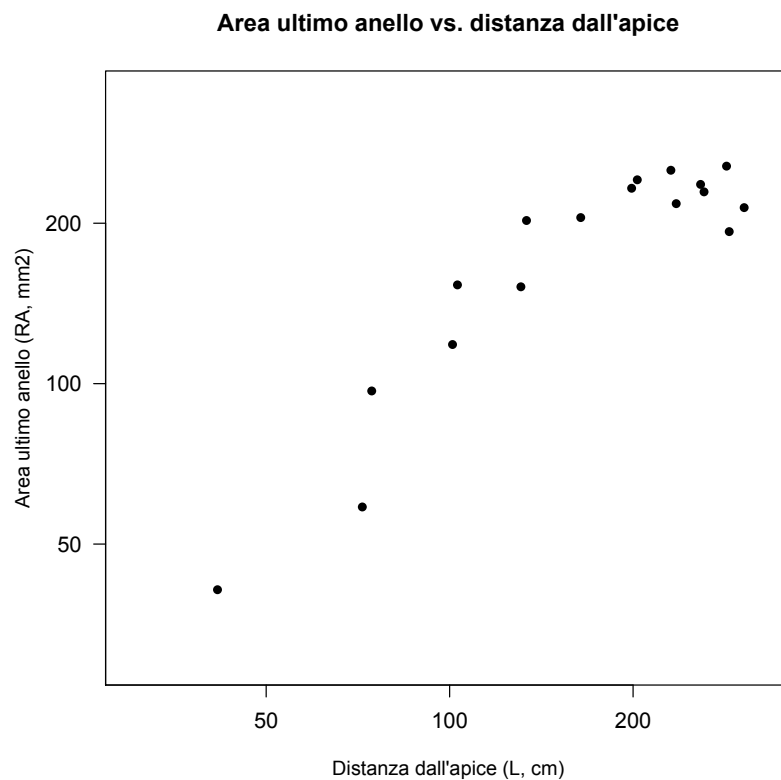


Figura 3.3: Rappresentazione dell'area dell'ultimo anello (RA , mm^2) in funzione della distanza dall'apice (L , cm).

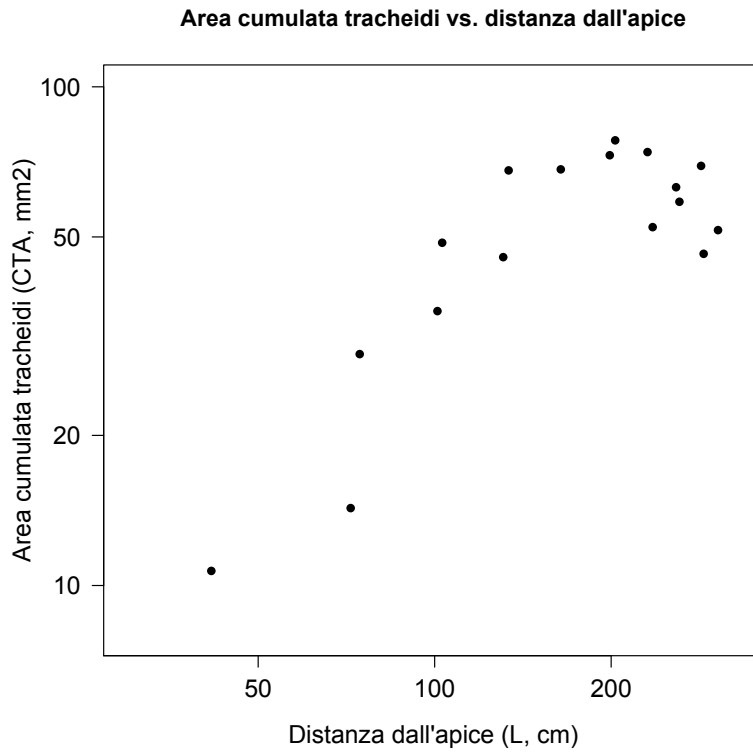


Figura 3.4: Rappresentazione dell'area cumulata delle tracheidi (CTA , mm^2) in funzione della distanza dall'apice (L , cm).

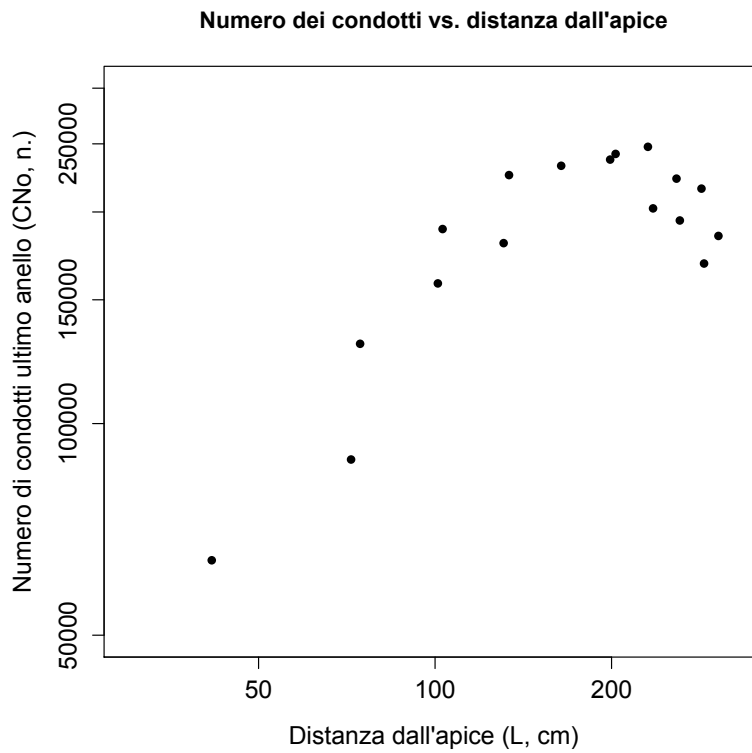


Figura 3.5: Rappresentazione del numero di condotti per sezione (CNo , n°) in funzione della distanza dall'apice (L , cm).

Nelle figure 3.3, 3.4 e 3.5 si vedono le relazioni tra alcuni parametri anatomici del tessuto conduttivo osservati in funzione della distanza dall'apice (L): Area dell'ultimo anello (RA), Area cumulata delle tracheidi (CTA) e numero dei condotti totali (CNo).

L'area dell'ultimo anello varia da un minimo di 41,05 mm² ad un massimo di 213,95 mm². L'area cumulata dei lumi delle tracheidi invece varia da 10,7 a 51,6 mm².

Il numero dei condotti infine varia da 63.906 a 184.898 toccando il valore massimo nella sezione al di sopra del settimo palco con 247.578 tracheidi.

In tutte le figure 3.3, 3.4, 3.5 si osserva il medesimo andamento osservato in figura 3.1. I parametri RA e CNo crescono fino alla sezione sopra il settimo palco mentre il parametro CTA fino alla sezione sottostante il sesto palco. A partire dal sesto-settimo palco verso il basso si registra una diminuzione del numero di condotti, delle loro dimensioni e dell'area dell'anello. Tali modificazioni anatomiche, in particolare il diametro idraulico delle tracheidi, non sono coerenti con il *WBE model* che prevede un aumento del diametro dei condotti lungo l'asse del fusto.

Dati empirici hanno già dimostrato come il meccanismo di rastremazione delle cellule sia fondamentale per compensare l'effetto della lunghezza dei condotti sulla resistenza idraulica totale (Becker *et al.* 2000, Petit 2008, Petit 2010, Petit e Anfodillo 2010) e gli stessi dati mostrano come questo andamento sia mantenuto lungo il fusto della pianta anche all'interno degli internodi. Il sistema idraulico, infatti, per essere efficiente, deve mantenere costante la resistenza idraulica aumentando le dimensioni dei suoi condotti verso la base con la crescita della pianta. La struttura idraulica dell'ultimo anello emersa da questi dati si discosta però dalle osservazioni dei precedenti studi e risulta caratterizzata da un andamento particolare della rastremazione nell'ultimo anello.

Sembra logico pertanto ipotizzare che la ragione di tale fenomeno risieda nella partecipazione alla conduzione di acqua da parte degli anelli più interni. L'efficienza del sistema idraulico di questa pianta verrebbe quindi garantita non solo dall'ultimo anello ma dall'insieme di anelli che partecipano alla conduzione. In altre parole, si ipotizza che, essendo già presente il tessuto conducente degli anni precedenti a disposizione degli organi fogliari dell'ultimo anno, la pianta può ridurre, per ottimizzare l'allocazione delle risorse, sia la dimensione sia il numero delle cellule conducenti che collaborano nella conduzione quelle già attive negli anelli più vecchi. Si viene così a creare un "sistema di anelli" di trasporto in parallelo con l'anello più esterno ma solo da una certa altezza della pianta verso il basso (ossia solo nella parte basale dove sono presenti più anelli).

La conducibilità degli anelli più interni a supporto delle foglie più giovani potrebbe essere in relazione con la differenza in altezza tra il cimale dell'anello interno e la maggiore altezza della foglia di n anni più giovane. Ogni anello sviluppa le cellule di una nuova cerchia con dimensioni tali da compensare la resistenza idraulica che si genera lungo la distanza che separa l'inizio della nuova cerchia con le foglie formate. Con accrescimenti longitudinali accentuati, le tracheidi di un anno n non sarebbero in grado di rifornire le foglie dell'anno $n+1$ poiché il lungo internodo genera una resistenza idraulica maggiore di quella presente tra le tracheidi n e le foglie del relativo anno. Nel caso di accrescimenti più ridotti dunque, le cellule di anelli più interni potrebbero essere in grado di rifornire anche le foglie più giovani per un tragitto di poco superiore a quello per cui sono state formate.

Sono stati dunque analizzati anche gli accrescimenti degli internodi alle diverse età per verificare se vi sia qualche relazione con l'accrescimento anulare.

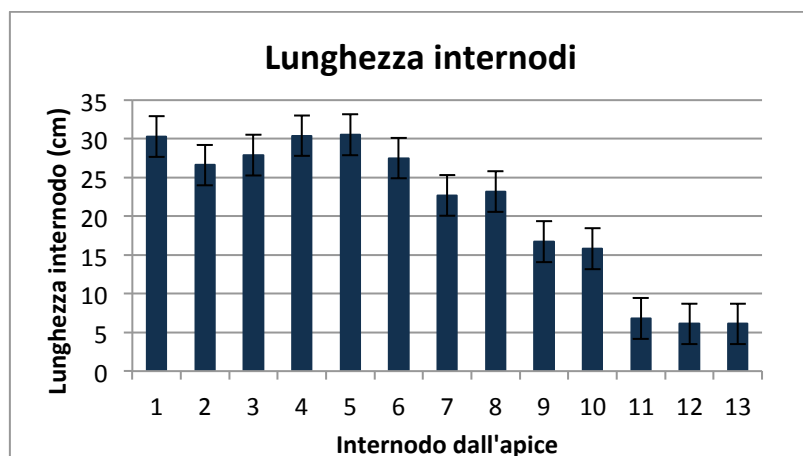


Figura 3.6: Lunghezza degli internodi (cm) misurata come distanza tra la sezione sottostante ad un palco e quella soprastante il palco successivo.

In figura 3.6 si vede la lunghezza degli internodi che varia da 30,3 a 6,1 cm. Si nota una graduale riduzione dell'accrescimento longitudinale quando la pianta era piccola (probabilmente per effetto della competizione con altre piante vicine). L'ipotesi è che verso la base dell'albero dovrebbe aumentare il numero di anelli attivi nella conduzione.

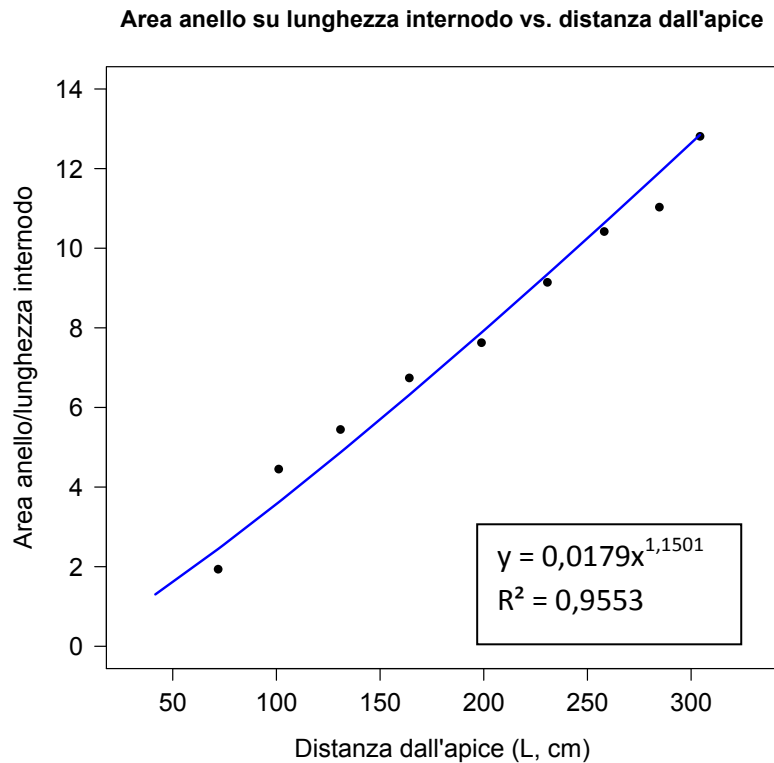


Figura 3.7: Relazione tra l'area dell'ultimo anello (RA , mm^2), normalizzata con la lunghezza dell'internodo (L , cm), e la distanza dall'apice (L , cm).

La fig. 3.7 mostra la relazione tra l'area dell'ultimo anello (RA , mm^2) normalizzata con la lunghezza dell'internodo e la distanza dall'apice (L , cm). Il rapporto RA / L internodo è crescente verso la base dell'albero e varia da 1,94 a 12,81. La sua relazione è graficamente espressa dalla funzione potenza con esponente 1,15.

La figura 3.7 dimostrerebbe che qualora vi siano anelli interni attivi nella conduzione la superficie conducente dell'ultimo anello può proporzionalmente diminuire.

Verso la base dell'albero quindi, il ruolo degli anelli più interni nel trasporto di acqua sembra diventare via via più incisivo. L'architettura idraulica che deriva, garantisce sempre un'efficienza del sistema conduttivo che però è ripartita nella partecipazione di più anelli.

Verifica del profilo longitudinale proposto nel WBE model

La fig. 3.8 mette in relazione l'area cumulata di tutte le tracheidi (*CTA*) con l'area dell'anello (*RA*), palco per palco, sopra e sotto l'inserzione dei rami lungo il fusto.

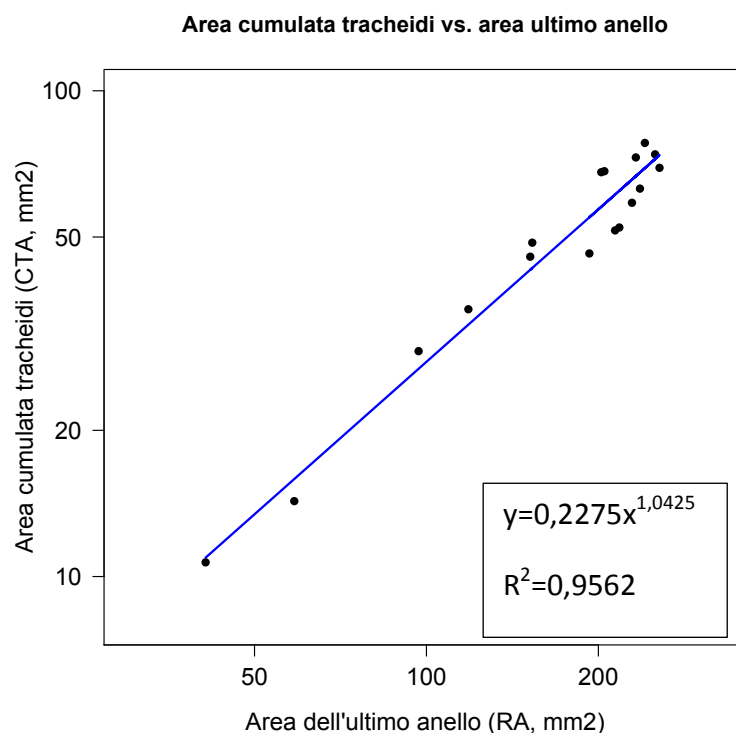


Figura 3.8: Relazione tra l'area cumulata di tutte le tracheidi (*CTA*, mm²) della sezione trasversale e l'area dell'anello (*RA*, mm²) dell'ultimo anno.

Il rapporto tra queste due variabili è quasi lineare ed è espresso dalla funzione $y=0,2275x^{1,0425}$ con esponente $b= 1,04$. Le variazioni dei valori di *CTA* sono comprese tra 41,05 e 213,95 mm², le variazioni dei valori di *RA* sono comprese tra 10,70 e 51,60 mm². Quest'osservazione anatomica relaziona l'area di tessuto effettivamente conducente (l'area cumulata del lume cellulare delle tracheidi) con l'area di tutto il tessuto xilematico dell'ultimo anello, come è logico aspettarsi in un legno omoxilo composto da sole tracheidi nel sistema assiale. Questa relazione ci permette di osservare che la percentuale di parete cellulare sull'area totale dell'anello è costante. La parete cellulare varia isometricamente con la variazione del lume cellulare.

Un' evidenza sperimentale che il modello di West non cattura la reale architettura idraulica della pianta è la variazione assiale della densità. Come dimostrato più volte (Hacke *et al.*, 2001) in genere la densità delle cellule diminuisce verso la base della pianta. Il modello di West prevede, invece, una densità costante a tutte le altezze della

pianta. Le nostre osservazioni indicano che nell'ultimo anello la densità diminuisce significativamente in senso basipeto e con un esponente che è circa due volte il tasso di rastremazione ossia circa $-(0.2*2)$. Questo significa che la numerosità delle cellule per unità di superficie dipende essenzialmente dalla loro dimensione che, a sua volta, dipende dalla distanza dall'apice in modo piuttosto stringente.

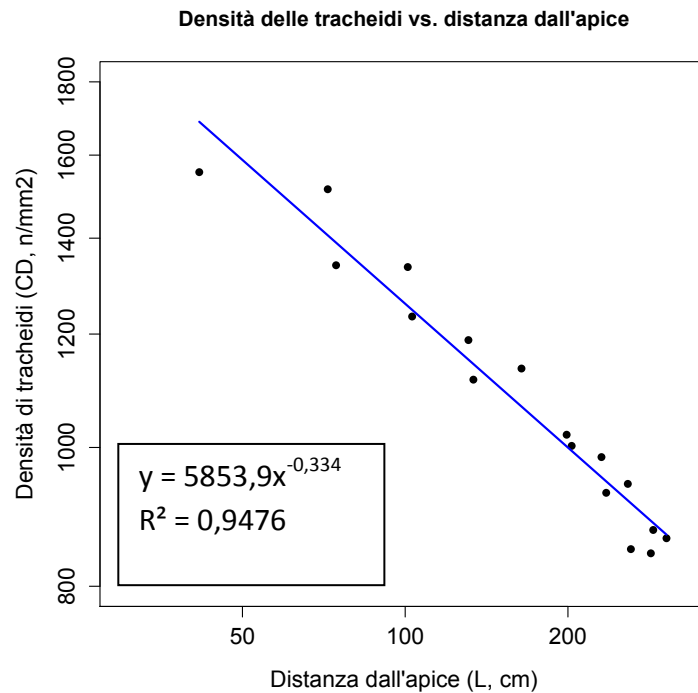


Figura 3.9: Relazione tra la densità dei condotti (CD , no./mm²) e la distanza dall'apice (L , cm)

In fig. 3.9, viene illustrata la relazione tra la densità dei condotti (CD) e la distanza dall'apice (L). Questo carattere osservato varia da 1556,78 a 864,21 condotti per mm². La relazione è di tipo potenza con esponente di scala pari -0,33.

4. CONCLUSIONI

Il tessuto xilematico dell'ultimo anello risulta caratterizzato da condotti a diametro crescente dall'apice alla base con coefficiente di allargamento delle cellule (*widening*) b di circa 0,25 fino all'internodo del sesto anno d'età. Nelle parti dell'anello verso la base si osservano diametri dei condotti minori a causa di una sempre più significativa compartecipazione alla conduzione degli anelli più interni che abbassano la resistenza complessiva e quindi determinano un minore accrescimento nell'ultimo anno sotto una certa altezza da terra. Il sistema idraulico così costituito risulta essere estremamente efficiente nel suo complesso poiché, mantenendo attivi nel trasporto gli anelli degli anni precedenti la pianta può ridurre il consumo di carbonio per garantire una portata adeguata alle foglie apicali. Per effetto di quest'allocazione efficiente la pianta riduce sia la dimensione che il numero delle cellule conducenti che affiancheranno nella conduzione quelle già attive negli anelli più vecchi costituendo un sistema in parallelo con l'anello più esterno.

Emerge quindi, nella pianta di pino analizzata, che il semplice modello "*pipe*" non è perfettamente aderente alla realtà. I dati sperimentali suggeriscono modalità di organizzazione del sistema idraulico più efficienti del modello "*pipe*" in cui la spesa di carbonio per il rifornimento di un'unità di foglia sarebbe sempre crescente (ossia con tubi sempre più lunghi). Con un sistema che, invece, utilizza per più anni anelli già formati, la spesa in carbonio impiegato per fare in modo che le foglie delle parti più alte della chioma siano sempre rifornite, potrebbe essere relativamente costante. Pur crescendo in altezza la pianta non avrebbe bisogno di allargare i condotti su tutta la lunghezza, ma solo parte di essi guadagnando così nei costi di "costruzione" per mantenere il metabolismo fogliare costante con l'ontogenesi.

5. BIBLIOGRAFIA

Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S. 2006. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist* 169, 279-290.

Anfodillo T, Crivellaro A, Petit G. 2013. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA Journal*, 34 (4), 352-364.

Becker P, Gribben RJ, Lim CM. 2000. Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiology* 20 (14): 965-967.

Coomes DA, Jenkins KL, Cole LES. 2007. Scaling of tree vascular transport system along gradients of nutrient supply and altitude. *Biology Letters* 3, 86-89.

Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloch KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126 (4): 457-461.

Leicht MA. 2001. Vessel-element dimensions and frequency within the most current growth increment along the length of *Eucalyptus globules* stems. *Trees* 15, 353-357.

Maton C, Gartner BL. 2005. Do Gymnosperm needles pull water through the xylem produced in the same year as the needle? *American Journal of Botany* 92 (1)123-131.

Petit G, Anfodillo T, Mencuccini M. 2008. Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist* 177, 653-664.

Petit G, Anfodillo T. 2009. Plant physiology in theory and practice: an analysis of the WBE model for vascular plants. *Journal of Theoretical Biology* 259, 1-4.

Petit G, Pfautsch S, Anfodillo T, Adams MA. 2010. The challenge of tree height in *Eucalyptus regnans*: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytologist* 187 (4): 1146-1153

Richter JP. 1970. *The notebooks of Leonardo da Vinci (1452-1519)*, compiled and edited from the original manuscripts. Dover, New York.

Shinozaki T, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964. A quantitative analysis of plant form: The pipe model theory. *Japanese Journal of Ecology* 14, 96-105.

Tyree MT. 2003. The ascent of water. *Nature* 423 (6943): 923-923.

Von Arx G, Kueffer C & Fonti P. 2013. Quantifying vessel grouping – added value from the image analysis tool ROXAS. *IAWA Journal*. 34:433-445

Weitz JS, Ogle K, Horn HS. 2006. Ontogenetically stable hydraulic design in woody plants. *Functional Ecology* 20, 191-199.

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122-126.

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400, 664-667.

Zimmermann MH. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlino, Germania: Springer-Verlag.