



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Corso di laurea in Tecnologie Forestali e Ambientali

Variazione lungo il fusto del lume di vasi e fibre
in esemplari di *Betula pendula*

Relatore
Dott. Gai Petit
Correlatore
Prof. Tommaso Anfodillo

Laureanda
Tania Teston
Matricola n.
613900

ANNO ACCADEMICO 2011 - 2012

Riassunto

Il sistema xilematico delle piante permette la risalita della linfa grezza (nutrienti e sali minerali) dalle radici alle foglie. Ciò è garantito da un gradiente di potenziale idrico ($\Delta\Psi$) che si fa via via più negativo dalla base all'apice del fusto.

Diversi studi hanno confermato l'aumento di dimensione e di numero degli elementi di conduzione xilematici dall'apice alla base della pianta, indipendentemente dalla specie.

Questo lavoro ha come obiettivo quello di analizzare la variazione assiale lungo il fusto del diametro dei vasi e delle fibre in condizioni di diversa umidità relativa (UR).

Sono stati analizzati sei esemplari di *Betula pendula* Roth mantenuti a condizioni ambientali e sei sottoposti a regime di accentuata umidità relativa (+18%).

L'analisi della rastremazione è stata eseguita misurando il lume delle cellule xilematiche (vasi e fibre) dell'ultimo anello di crescita, ed è stata poi confrontata tra i due diversi trattamenti.

È risultato, in entrambi i casi, un continuo aumento dalla sommità alla base della pianta del diametro dei vasi, mentre quello delle fibre è rimasto pressoché invariato. Inoltre, non è apparsa alcuna differenza di rastremazione tra gli esemplari sottoposti alle diverse condizioni ambientali.

Il valore del coefficiente di rastremazione dei vasi b assume valori poco discostanti da 0.30, in accordo con i risultati ottenuti per le specie a rapido accrescimento (b varia da 0.25 a 0.30).

Non essendosi verificata nessuna sostanziale differenza nel grado di rastremazione dei vasi per le due differenti tipologie analizzate, è ipotizzabile che in suoli con buona disponibilità idrica (come quello preso in esame) l'aumento di UR abbia un effetto "negativo" sull'attività fisiologica della pianta (è risultato un minore accrescimento in altezza).

Le piante controllo raggiungono altezze maggiori rispetto a quelle umidificate, ma ciò nonostante il *tapering* dei vasi è analogo e il diametro delle fibre, oltre a rimanere costante lungo tutto il fusto, assume valori simili: l'architettura idraulica per le dodici piante, quindi, risulta essere uguale.

Abstract

Xylem system of plants allows the sap (nutrients and minerals) to flow from roots to leaves. This originates from a gradient of water potential ($\Delta\Psi$) that is getting more negative from the base to the stem apex.

Different studies confirmed the increase in dimension and number of xylem conduits from the apex to the stem base, independently of species.

The objective of this work is to analyze vertical variation in diameter of vessels and fibres in different relative humidity conditions (UR).

Six individuals of *Betula pendula* Roth under environmental conditions and six under increased air humidity (+ 18%) have been analyzed.

The tapering analysis was executed by measuring lumina of xylem cells (vessels and fibers) of the last growth ring, and then comparisons were made between the two different treatments.

In both cases resulted a continuous increase in vessel diameter from the apex to the stem base, while fiber diameter remained about constant. Moreover, there was not tapering difference, between the samples in different environmental conditions.

The scaling exponent b values about 0.30, in according with other reports on fast-growing species (b ranging from 0.25 to 0.30).

Because of no tapering variation for both typologies analyzed, it is conceivable that in soils with good water availability the increase of UR produces a “negative” effect on the physiological plant activity.

Control plants have greater heights than humidified plants, but vessel tapering is the same and fiber diameter, in addition to be constant along the stem, has similar values: the hydraulic architecture, therefore, is the same for all the twelve plants.

Indice

1. Introduzione	7
2. Materiali e metodi	13
2.1. Area di studio	13
2.2. Campionamento e misurazioni	13
2.3. Elaborazione dati e analisi statistiche	15
3. Risultati	17
3.1. Analisi morfologiche	17
3.2. Rastremazione dei vasi	18
3.3. Rastremazione delle fibre	26
3.4. Piante umidificate vs. piante controllo	26
4. Discussione	29
4.1. Conclusioni	31
6. Bibliografia	33

1. Introduzione

Nelle piante, l'acqua viene assorbita dalle radici e rilasciata come vapore nelle foglie.

Nelle radici i peli radicali assorbono l'acqua dal terreno, che arriva alle foglie attraverso lo xilema, tessuto costituito da un complesso sistema di cellule morte cave. Le cellule dello xilema sono prevalentemente allungate e molto specializzate (acqua e/o sostegno), e sono dotate di forte resistenza meccanica al flusso d'acqua (tensione) che tende a restringerne il lume. Generalmente la formazione dei tubi xilematici avviene con un processo di allungamento della cellula seguito da un forte ispessimento della parete e dai microtubuli, prima sparsi, che si concentrano in punti specifici della parete primaria e la trascinano verso l'interno. Questi punti specifici prendono il nome di punteggiature, che in secondo tempo lignificano assieme alla parete secondaria. Finita la fase di ispessimento la cellula va incontro ad autolisi con rilascio di enzimi che degenerano la parete primaria e possono portare alla formazione delle perforazioni sulla parete secondaria. A maturazione la cellula morta inizierà a svolgere il suo compito.

Attraverso questa complessa rete di cellule morte più o meno specializzate per il trasporto idrico, l'acqua si muove spontaneamente (passivamente) dalle radici alle foglie seguendo un gradiente di potenziale idrico tra l'acqua nelle foglie e nel suolo (Smith, 2006). Secondo la teoria della tensione-coesione (Angeles *et al.*, 2004), l'evaporazione nei tessuti porosi delle cellule del mesofillo genera una tensione che viene trasmessa fino ai peli radicali, dove l'acqua può così essere assorbita dal terreno. Infatti, l'acqua si muove spontaneamente da aree con elevato potenziale (Ψ) ad aree in cui è più basso.

Nel sistema suolo-pianta-atmosfera, Ψ varia da zero (acqua liberamente disponibile nel suolo) a valori via via sempre più negativi verso le zone più periferiche della chioma.

Il potenziale idrico totale dell'acqua (Ψ_w) è dato dalla somma di tre componenti: pressione di turgore (Ψ_p), potenziale osmotico (Ψ_π) e potenziale di matrice (Ψ_m).

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m \quad \text{eq. 1.1}$$

La pressione di turgore è la risposta della parete cellulare alla presenza dell'acqua all'interno del vacuolo (cellule turgide contengono più acqua di cellule flaccide). Il potenziale osmotico è la tendenza di una soluzione ad attrarre molecole d'acqua da aree con bassa concentrazione di soluti ad aree in cui questa è superiore (tanto più è alta la

concentrazione di soluti, tanto più è basso il potenziale osmotico della soluzione). Il potenziale di matrice, invece, è la tendenza dell'acqua ad aderire alle superfici.

La pressione negativa è generata dalla tensione superficiale che si genera alle interfacce aria-acqua nei pori della parete cellulare delle cellule del mesofillo delle foglie. I pori di circa 20 nm possono, teoricamente, sostenere pressioni negative fino a -15MPa prima di manifestare fenomeni di cavitazione (Tyree e Ewers, 1991). L'embolismo si verifica in risposta a stress idrici o di congelamento e prevede l'ingresso di aria nei vasi che può causare il disseccamento delle parti periferiche, mentre tronco e rami restano funzionanti. La cavitazione è importante biologicamente perchè i condotti embolizzati riducono la conduttività idraulica dello xilema. Una ipotesi comune è che i condotti larghi sono più vulnerabili di quelli piccoli. Zimmermann (1983) suggerisce che l'embolismo non dipenda tanto dal diametro del condotto, ma dal diametro del poro della membrana : più è largo il poro, più la pianta è soggetta a cavitazione.

Il fenomeno è più frequente in primavera: le cellule di grandi dimensioni sono prodotte soprattutto durante questa stagione, quando la disponibilità idrica è abbondante, e questo promuove il loro turgore ed espansione. L'embolismo si verifica quando il vaso contiene solo aria e il tempo necessario per il suo compimento è meno di 10^3 secondi. Per mantenere la capacità idraulica, le piante devono sostituire i vasi embolizzati o ripararli, oppure tenere un sistema di trasporto molto resistente (Zimmermann, 1983).

La rastremazione dei vasi lungo il fusto (*tapering*) fa sì che all'apice della pianta il Ψ_w sia più negativo rispetto alla base del fusto (Petit *et al.*, 2010).

Il movimento dell'acqua dalle radici alle foglie garantito dal potenziale idrico, avviene all'interno del sistema di conduzione, in condotti più o meno specializzati, in base alla tipologia di pianta. Infatti, si possono distinguere due grandi categorie: piante non vascolari (prive di seme) e piante vascolari, le ultime suddivise a loro volta in gimnosperme e angiosperme.

Il sistema xilematico delle gimnosperme è molto diverso da quello delle angiosperme (Carlquist, 1988).. Nelle gimnosperme è costituito da un unico tipo di cellule che ha sia funzione di conduzione, sia di sostegno: le fibrotracheidi con punteggiature areolate (legno omoxilo); nelle angiosperme, invece, è formato da diversi tipi di cellule: elementi vascolari (vasi o tracheidi), con funzione di conduzione e fibre con funzione di sostegno (legno eteroxilo).

Anche i raggi midollari sono organizzati in modo differente nei due gruppi: nelle dicotiledoni hanno altezza e larghezza variabili, da una a numerose cellule, anche nella stessa pianta, e sono costituite solo da cellule parenchimatiche, mentre nelle gimnosperme generalmente sono uniseriati e possono essere formati anche da fibrotracheidi.

Le angiosperme, nel punto di contatto tra due cellule xilemiche, presentano sia punteggiature sia punti in cui la parete cellulare manca del tutto perchè è stata assorbita. Le trachee che si vengono a formare, grazie alla presenza delle interruzioni della parete, trasportano l'acqua in modo più efficiente rispetto alle tracheidi delle gimnosperme (la parete cellulare rappresenta un ostacolo e il trasporto dell'acqua è reso facilmente inefficiente) (Sterck, 2005).

La differenziazione delle cellule xilemiche in fibre e vasi nelle angiosperme potrebbe favorire l'indipendenza dei differenti condotti dalle radici alle foglie (Bettiati *et al.*, 2012), anche se è un'ipotesi tuttora da dimostrare e approfondire.

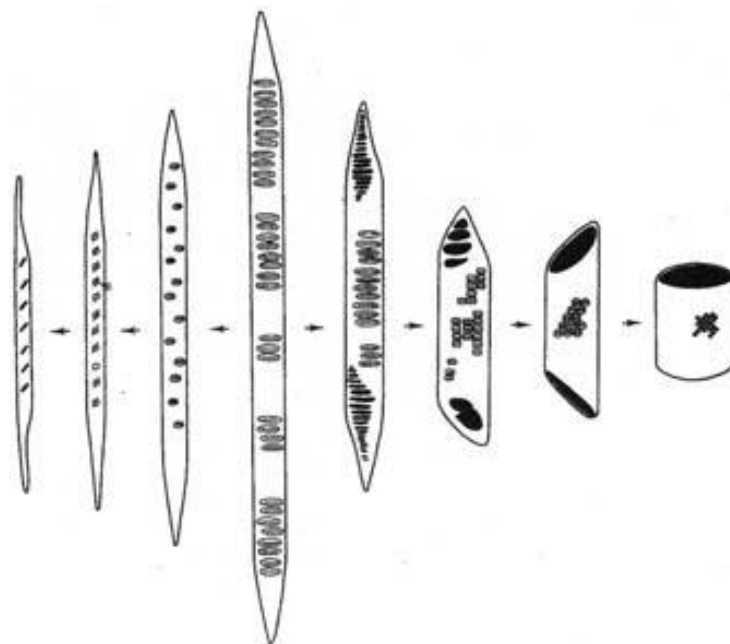


Fig.1.1 : Differenziazione evuzionistica della tracheide primitiva (centrale) in fibre (prime tre a sinistra) e vasi (a destra). (da Sterck, 2005).

Il movimento dell'acqua nello xilema può essere rappresentato sulla base dell'equazione di Darcy, appropriata per descrivere il flusso in mezzi porosi come il legno (Borghetti, 1992):

$$F = K \Delta P \quad \text{eq. 1.2}$$

dove ΔP è la differenza di potenziale idrico (Pa m^{-1}) e k ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$) è la conducibilità idraulica, un coefficiente che dipende dalle caratteristiche del sistema di trasporto e dalla viscosità della linfa, e può essere descritta dalla legge di Hagen-Poiseuille:

$$K = \frac{\pi d^4}{128 \eta L} \quad \text{eq. 1.3}$$

Con d il diametro del condotto, η la viscosità del fluido e L la lunghezza del condotto. L'equazione, quindi, mette la conducibilità idraulica in proporzionalità diretta con il diametro (a diametri maggiori corrispondono velocità maggiori) e in proporzionalità inversa con la viscosità e la lunghezza del condotto.

La resistenza idraulica, R , è semplicemente il reciproco di K :

$$R = \frac{1}{K} \quad \text{eq. 1.4}$$

La resistenza idraulica determina la variazione di potenziale idrico per unità di volume in relazione al flusso di traspirazione. Un'alta resistenza è "costosa" sia perchè la pianta deve funzionare ad una pressione più negativa per mantenere un efficiente flusso idrico, sia/oppure perchè può limitare gli scambi gassosi e quindi la fotosintesi (McCulloh e Sperry, 2005).

L'architettura idraulica delle piante sembra rispecchiare le predizioni del *pipe model*. Secondo questo modello, ciascuna unità di area fogliare è associata ad una unità di tubo di legno di fissa area in sezione trasversale che va dalle radici alle foglie (Shinozaki *et al.*, 1964). In altre parole, l'architettura della pianta è descritta come se fosse formata da un insieme di fasci di conduzione disposti in parallelo, di diametro costante e di lunghezza pari alla distanza radici foglie (*Fig. 1.2*).

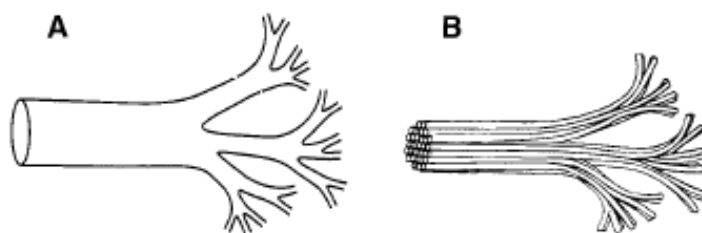


Fig. 1.2 – La struttura anatomica del fusto (A) e del sistema di conduzione (B) secondo il pipe model. (da West *et al.*, 1999).

La teoria del “*pipe model*”, tuttavia, non è un modello idraulico (West *et al.*, 1997; Enquist *et al.*, 2000). Piuttosto, risulta essere un modello allometrico della biomassa (utile per trovare le relazioni tra massa e area fogliare a partire dall’area basimetrica), privo di assunzioni riguardo l’anatomia del tubo unitario e sugli aspetti idraulici e biomeccanici (McCulloh e Sperry, 2005).

Invece, West *et al.* (1999) hanno delineato un nuovo modello teorico (modello WBE) dell’architettura idraulica, che predice importanti relazioni allometriche riguardanti fisiologia e forma della pianta.

Un importante elemento di novità è che gli elementi xilematici aumentano di dimensione dall’apice alla base del fusto secondo una relazione caratteristica:

$$d = a L^b \quad \text{eq. 1.5}$$

Dove d è il diametro del condotto xilematico, a la costante allometrica, L la distanza dall’apice e b l’esponente di scala (grado di rastremazione o *tapering*) che per il modello WBE è pari a circa 0.2 (cf., West *et al.*, 1999; Anfodillo *et al.*, 2006).

La variazione longitudinale del diametro dei condotti xilematici dall’apice alla base del fusto è stata ampiamente studiata ed è risultata simile per piante di diverse dimensioni e diverse specie (Leicht, 2001; Anfodillo *et al.*, 2006; Weitz *et al.*, 2006; Coomes *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2008; Petit *et al.*, 2009; Petit *et al.*, 2010) e abbastanza coerente con le previsioni teoriche del modello WBE. Questa struttura dello xilema dovrebbe stabilizzare la resistenza idraulica (R) all’aumentare dell’altezza della pianta (Becker *et al.*, 2000; Petit e Anfodillo, 2009) e quindi permettere di mantenere un’adeguata efficienza del sistema di rifornimento idrico nel corso dell’ontogenesi. Il sistema idraulico della pianta, dovrebbe essere organizzato affinché tutte le foglie abbiano lo stesso rifornimento idrico e, quindi, la

stessa attività metabolica a parità di condizioni microclimatiche (densità luminosa, deficit di pressione di vapore ecc.). Sembrerebbe che questa organizzazione fosse resa tale da una specifica organizzazione tridimensionale dei condotti xilematici che determinano la condizione di eguale resistenza di tutti i condotti radici-foglie (Bettiati *et al.*, 2012). Al contrario, se non ci fosse nessun tipo di organizzazione dell'intero xilema, l'acqua potrebbe discriminare le foglie connesse a percorsi xilematici con maggior resistenza. In questo contesto, il *tapering* idraulico riveste un ruolo molto importante nel disegno anatomico complessivo della pianta.

Data l'importanza idraulica del *tapering* per mantenere un efficiente rifornimento idrico alle foglie, sarebbe interessante verificare nelle specie dotate di legno eteroxilo se anche gli elementi xilematici ottimizzati per funzioni diverse dal trasporto (fibre: sostegno meccanico) presentino ugualmente un aumento di dimensione dall'apice alla base del fusto.

A tal fine, sono stati prelevati campioni a tre o quattro altezze (localizzabili pressochè a metà lunghezza degli internodi) di dodici piante di *Betula pendula* Roth, da un sito collocato presso l'Estonia meridionale. Le specie appartenenti al genere *Betula* sono delle pioniere primarie e secondarie (anche di suoli fertili), tipiche di substrati acidi, con longevità ridotta (mediamente cinquanta anni), apparato radicale profondo e fittonante, chioma leggera e corteccia fine (Del Favero, 2007) . Piante a rapido accrescimento (come *Betula pendula* Roth) hanno larghi e efficienti condotti che sono altamente vulnerabili all'embolismo, soprattutto in situazioni di siccità (Tyree, 2003). Delle piante campione utilizzate, sei sono state mantenute alle condizioni ambientali originali, mentre le rimanenti sei sono state sottoposte ad un aumento di umidità atmosferica relativa pari a + 18% rispetto alle condizioni ambientali.

In questo contesto, si è pensato di verificare in aggiunta quali potessero essere le differenze nella struttura anatomica dello xilema nelle piante di *Betula pendula* sottoposte ad umidità relativa superiore rispetto alle condizioni ambientali

L'obiettivo del lavoro, pertanto, è verificare il il profilo longitudinale lungo il fusto delle dimensioni di vasi (ottimizzati per l'idraulica) e fibre (ottimizzati per il sostegno meccanico), per poi mettere in luce le differenze e/o le somiglianze riscontrate in relazione al differente regime di umidità relativa.

2. Materiali e metodi

2.1. Area di studio

Il sito di ricerca è situato nel paese di Roka, comune di Meeksi, contea di Tartumaa (Estonia) (58°24'N, 27°29'E, 40–48 m s.l.m.).

Le precipitazioni medie annue sono di 650 mm, la temperatura media è di 17°C in luglio e -6.7°C in gennaio. La stagione vegetativa è in media di 180 giorni (da metà aprile a inizio ottobre) (Sellin e Kupper, 2005).

Il suolo è di tipo gley con argilla fine. È un suolo fangoso formatosi su materiale non consolidato o su depositi alluvionali recenti saturi d'acqua (presenta problemi di drenaggio) (Niinemets e Kull, 2001). La gleyzzazione è un processo pedogenetico caratterizzato dalla riduzione del ferro dalla sua forma trivalente (Fe^{+3}) a quella bivalente (Fe^{+2}). Lungo il profilo del suolo, si originano orizzonti di tipica colorazione grigia o grigio-verdastra (Violante, 2005).

Il sito sperimentale è stato predisposto nel 2006-2007 occupando campi abbandonati dall'agricoltura, prestando molta attenzione all'estirpazione di erbe e arbusti spontanei. La superficie totale è di 2.7 ha, suddivisa in nove aree circolari di 14 metri di diametro piantumate con betulla (*Betula pendula* Roth) e pioppo tremulo (*Populus tremula* L.). La densità del popolamento è di 10 000 piante/ha, mentre la densità della “zona cuscinetto” è di 2 500 piante/ha.

Durante il trattamento di umidificazione (FAHM system: Free Air Humidity Manipulation), l'umidità atmosferica è stata aumentata del 18%. L'operazione è iniziata in Giugno 2008 e si è conclusa verso la prima metà di Agosto 2009 (Kupper *et al.*, 2011).

2.2. Campionamento e misurazioni

Il campionamento è stato eseguito su fusti di dodici piante di *Betula pendula* Roth, raccolti tra Giugno 2008 e Agosto 2009 dal gruppo di ricerca guidato dal Prof. Arne Sellin dell'Università di Tartu (Estonia).

Tra i dodici individui analizzati, sei sono stati posti a condizioni d'umidità relativa superiore del 18% rispetto all'ambiente di crescita (piante umidificate), e sei a condizioni ambiente (piante controllo).

I segmenti di fusto sono stati presi a tre o quattro altezze (a 1/3, 2/3 e alla base del fusto) , localizzabili pressochè a metà lunghezza degli internodi. Infatti, in prossimità dei nodi si verifica una riduzione delle dimensioni degli elementi di conduzione (Zimmermann, 1983): questo permette alla pianta di bloccare a livello nodale eventuali fenomeni cavitativi (è la cosiddetta *segmentazione idraulica*).

I campioni sono stati messi a bagno in acqua bollente per circa un'ora, al fine di eliminare le impurità presenti nel legno. Il processo di inclusione (Anderson e Bancroft 2002), che è stato eseguito mediante processore *Shandon Citadel 1000*, è stato svolto secondo le fasi riportate in tab. 2.1.

Ciascun campione è stato successivamente posto per circa 24 ore in acqua a temperatura ambiente, allo scopo di ammorbidire i tessuti legnosi e facilitarne il taglio. Mediante microtomo rotativo semiautomatico (*Leica RM2145*) sono state tagliate sezioni di 20-25 µm di spessore.

Successivamente, le sezioni sono state pulite dalla paraffina residua con BioClear ed etanolo, quindi colorate con safranina (1% in acqua) e risciacquate con acqua. Infine, le sezioni sono state fissate permanentemente con Eukitt (Bioptica, Milano) e coprivetrino.

<i>Reagente</i>	<i>Durata (min)</i>
Etanolo 70%	120
Etanolo 70%	120
Etanolo 90%	90
Etanolo 90%	90
Etanolo 95%	90
Etanolo 100%	90
Etanolo 100%	90
BioClear	90
BioClear	90
BioClear	90
Paraffina (65°C)	120
Paraffina (65°C)	120

Tab 2.1 : fasi del processo di inclusione dei campioni in paraffina.

I vetrini così ottenuti sono stati osservati al microscopio Nikon Eclipse 80i (Nikon, Tokyo, Japan) a ingrandimento 40x, collegato ad una videocamera digitale. Le immagini salvate sono state analizzate mediante WinCELL™ (Régent instruments inc.), software specifico per l'analisi di tutti i parametri cellulari (ampiezza del lume, spessore della parete, ecc.).

È stato sottoposto ad esame l'ultimo anello di crescita della pianta, del quale è stata misurata l'area del lume cellulare dei vasi e delle fibre.

Successivamente è stato calcolato il diametro idraulico degli elementi xilematici, considerati cilindrici, secondo la relazione (Sperry *et al.*, 1994):

$$Dh = \frac{\sum dn^5}{\sum dn^4} \quad \text{eq. 2.1}$$

dove dn è il diametro ennesimo, ricavato dalla formula inversa dell'area del cerchio:

$$dn = 2 \left(\frac{A}{\pi} \right)^{0.5} \quad \text{eq. 2.2}$$

Si farà riferimento a DhV per il diametro idraulico dei vasi e DhF per quello delle fibre.

2.3. Elaborazione dati e analisi statistiche

L'equazione numero 1.5 (per la stima della rastremazione dei vasi conduttori, detta *tapering*) contiene due variabili, univoche per ogni pianta: a (costante allometrica) e b (esponente di scala).

Tale equazione può essere trasformata in termini logaritmici:

$$\log d = \log a + b \log L \quad \text{eq. 2.3}$$

I dati così ottenuti sono stati analizzati da un programma specifico, al fine di ricavare i valori dell'intercetta $\log a$ e del coefficiente b : nell'analisi RMA (*Reduced Major Axis*) con procedura *bootstrap*, entrambe le variabili sono *random* e il valore relativo alla curva di regressione è pari a quello della regressione lineare OLS (*Ordinary Least Square*) diviso per la radice quadrata del coefficiente di determinazione (R^2) (Fowler *et al.*, 1998).

Il confronto delle distribuzioni delle variabili oggetto di analisi è stato effettuato mediante test t di Student mediante l'utilizzo del programma statistico R.

3. Risultati

3.1. Analisi morfologiche

Al termine dei due anni di esperimento, è risultato che nelle piante controllo (Tab. 3.1) l'altezza (C) è stata maggiore rispetto a quelle umidificate ($t=4.29$; $P=0.002$), mentre per quanto riguarda il diametro alla base del fusto ($D base$) non sono state osservate differenze significative ($t=1.02$; $P=0.33$). Invece, il valore di DhV alla base assume valori più grandi nelle piante controllo che sono cresciute maggiormente rispetto a quelle umidificate. Tuttavia, DhV alla base del fusto non risulta, in media, significativamente diverso tra le piante umidificate e le piante controllo ($t=1.93$; $P=0.082$). I valori sono riassunti nelle tabelle Tab. 3.1 e Tab. 3.2.

<i>Pianta</i>	<i>H tot (cm)</i>	<i>D base (mm)</i>	<i>DhV base (μm)</i>
A03	384	34.2	74.99
J21	329	30.1	66.61
J22	345	28.4	60.64
J26	356	28	61.08
J28	327	31.5	65.31
J30	383	33	66.48
Media	354	30.87	65

Tab 3.1: altezza totale ($H tot$), diametro del fusto alla base ($D base$) e diametro dei vasi alla base ($DhV base$) per le piante controllo.

<i>Pianta</i>	<i>H tot</i> (cm)	<i>D base</i> (mm)	<i>DhV base</i> (μ m)
A02	340	33.4	65.26
J20	310	31.5	60.59
J23	295	24.1	59.69
J24	253	24	66.13
J27	287	30.3	50.26
J29	298	30.2	55.71
Media	297	28.92	59

Tab 3.2: altezza totale (*H tot*), diametro del fusto alla base (*D base*) e diametro dei vasi alla base (*DhV base*) per le piante umidificate.

3.2. Rastremazione dei vasi

Tutte le dodici piante analizzate presentano un continuo incremento del diametro dei vasi (*DhV*) dall'apice alla base del fusto. Il diametro delle fibre (*DhF*), invece, risulta pressochè costante lungo tutto il profilo.

La variazione assiale lungo il fusto di *DhV* e di *DhF* è mostrata nelle figure da 3.1 a 3.6 per le piante controllo e da 3.7 a 3.12 per quelle trattate con accresciuta umidità relativa.

I dettagli delle equazioni delle *curve fitting* sono riportate in Tab 3.3 per le piante controllo e in Tab 3.4 per quelle umidificate.

Piante controllo

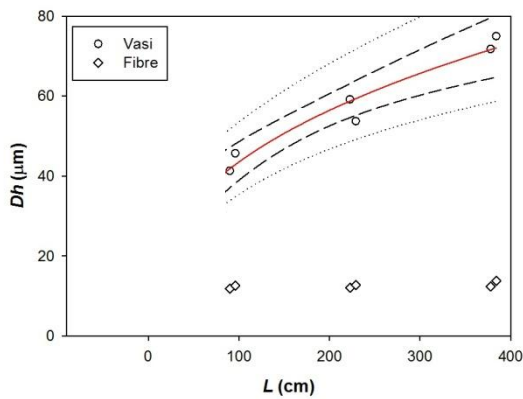


Fig. 3.1a: Pianta A03. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

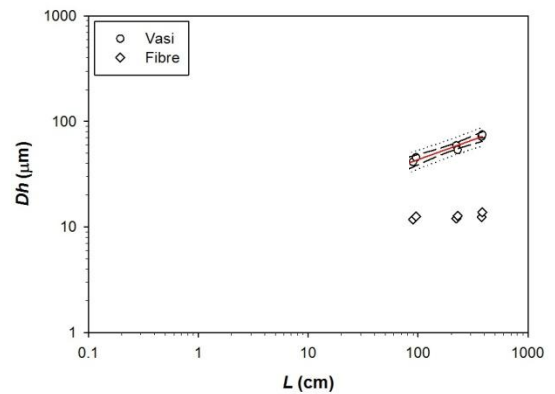


Fig 3.1b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

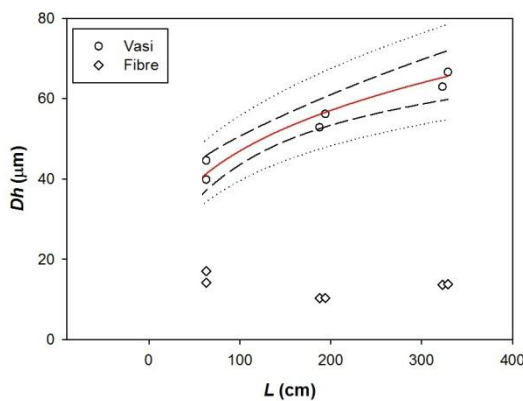


Fig. 3.2a: Pianta J21. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

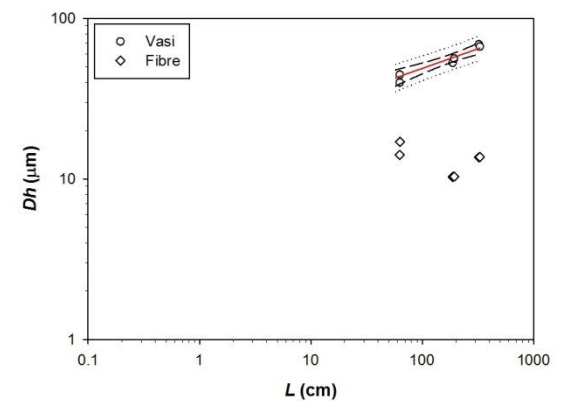


Fig 3.2b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

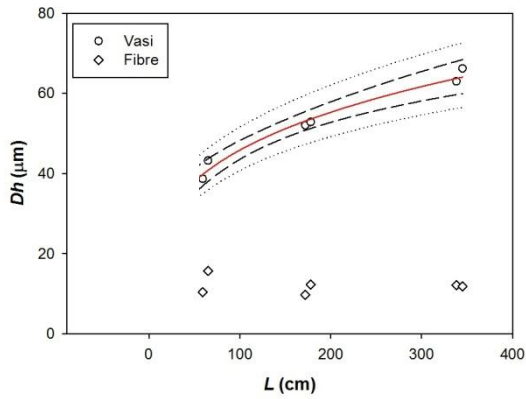


Fig. 3.3a: Pianta J22. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

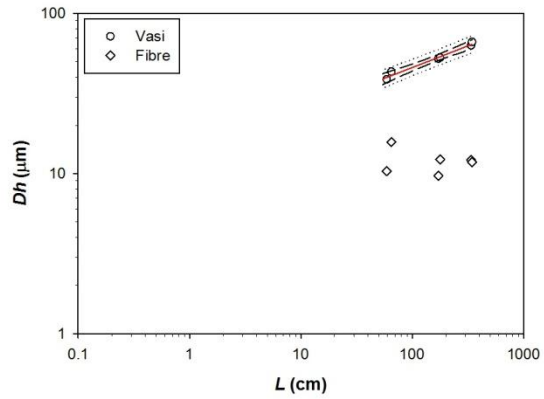


Fig 3.3b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

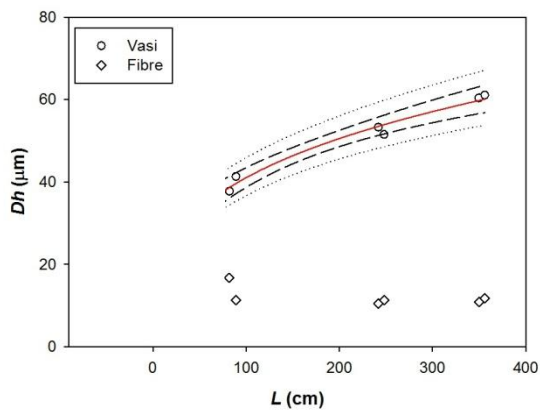


Fig. 3.4a: Pianta J26. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

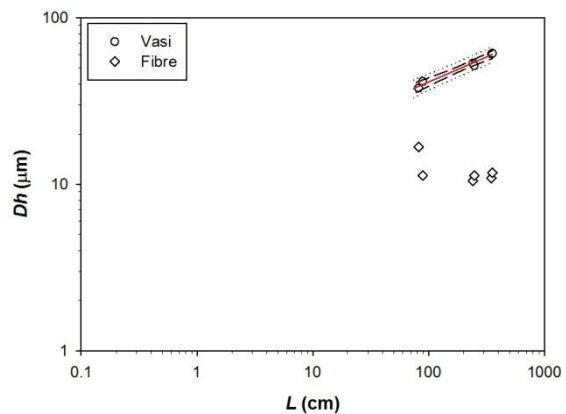


Fig 3.4b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

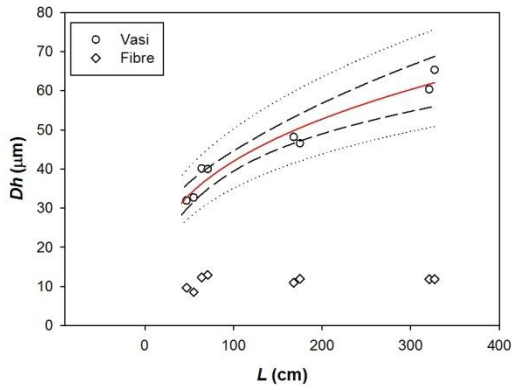


Fig. 3.5a: Pianta J28. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

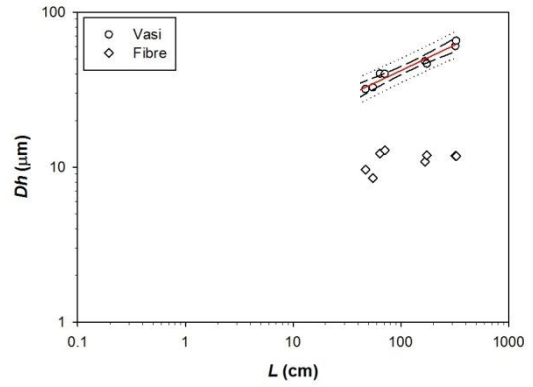


Fig 3.5b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

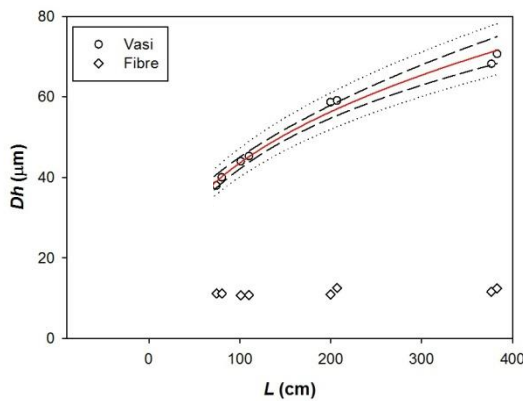


Fig. 3.6a: Pianta J30. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

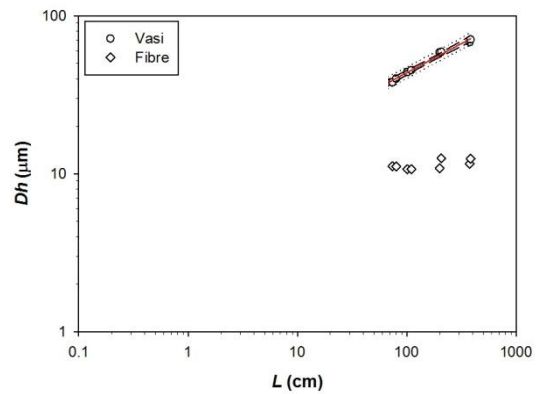


Fig 3.6b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.3

I parametri delle equazioni delle rette di regressione, $\log_{10}a$ e b assumono valori compresi, rispettivamente, tra 0.86 e 1.12 ($\log_{10}a$ medio=0.98; $s=0.11$) e tra 0.27 e 0.37 (b medio=0.32, $s=0.04$), come riportato in Tab. 3.3.

<i>Pianta</i>	<i>n</i>	$\log_{10}a$	<i>b</i>	R^2	<i>P</i>	95% <i>CI</i> $\log_{10}a$	95% <i>CI</i> <i>b</i>
A03	8	0.86	0.36	0.90	<0.0001	0.56 ÷ 1.15	0.26 ÷ 0.51
J21	7	1.11	0.28	0.94	0.0020	0.94 ÷ 1.29	0.20 ÷ 0.36
J22	8	1.12	0.27	0.96	<0.0001	1.0 ÷ 1.2	0.22 ÷ 0.32
J26	6	1.01	0.30	0.98	0.0003	0.86 ÷ 1.16	0.23 ÷ 0.36
J28	6	0.93	0.35	0.97	<0.0001	0.75 ÷ 1.10	0.26 ÷ 0.43
J30	8	0.90	0.37	0.98	<0.0001	0.78 ÷ 1.02	0.32 ÷ 0.42

Tab 3.3 : Piante controllo. Parametri della regressione lineare ($\log_{10}Dh = \log_{10}a + bL$). Sono riportati gli intervalli di confidenza al 95% (95%CI).

Piante umidificate

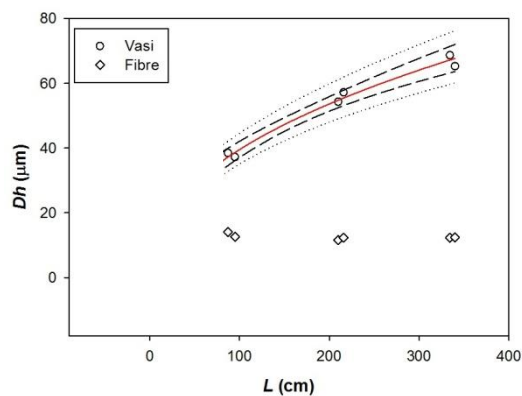


Fig. 3.7a: Pianta A02. Relazione potenza tra Dh_V (cerchi) e L (cm.) e tra Dh_F (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

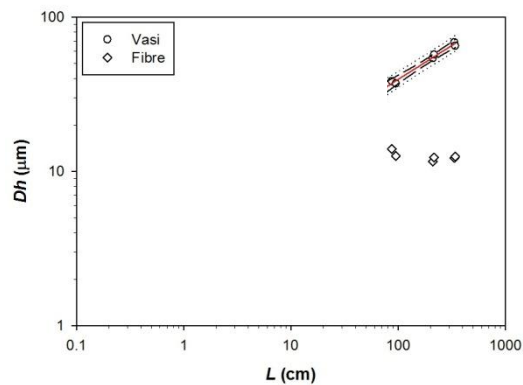


Fig 3.7b: Relazione potenza tra Dh_V (cerchi) e L (cm.) e tra Dh_F (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

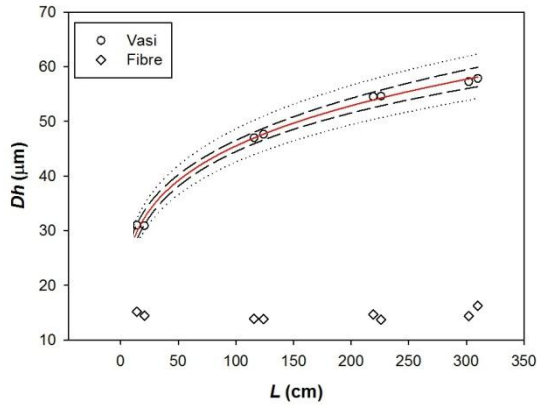


Fig. 3.8a: Pianta J20. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

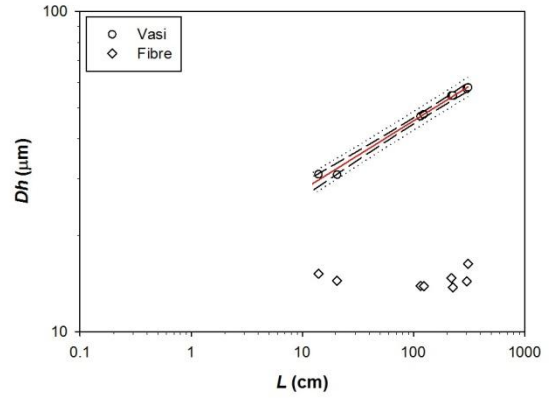


Fig 3.8b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

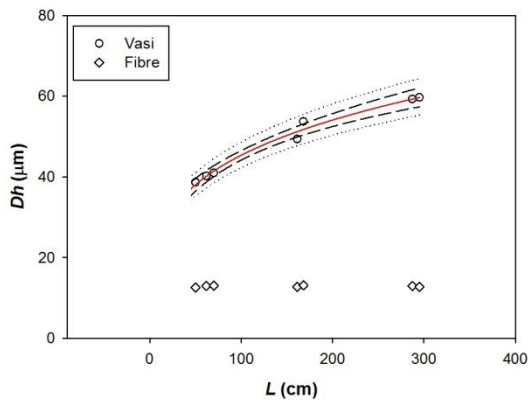


Fig. 3.9a: Pianta J23. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

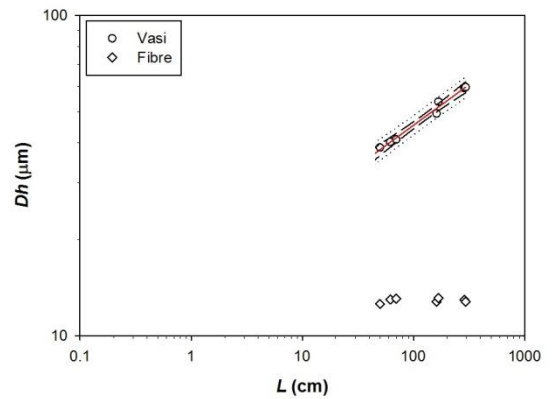


Fig 3.9b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

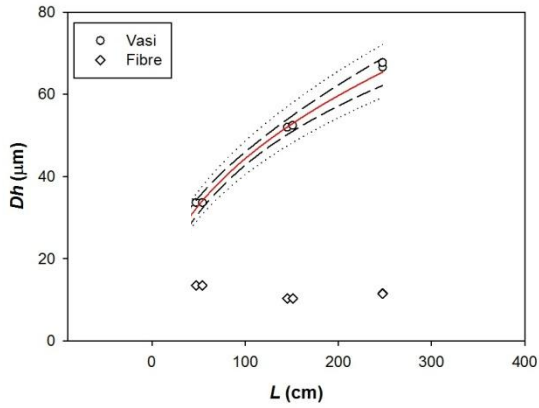


Fig. 3.10a: Pianta J24. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

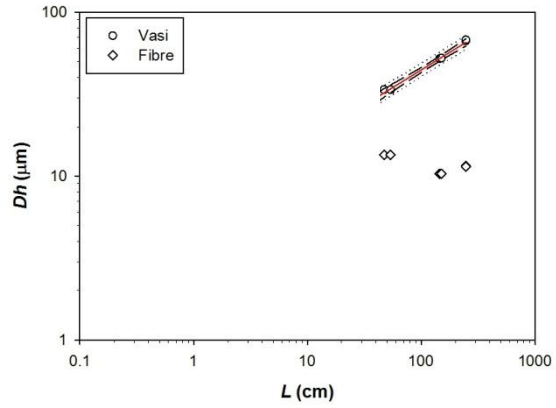


Fig 3.10b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

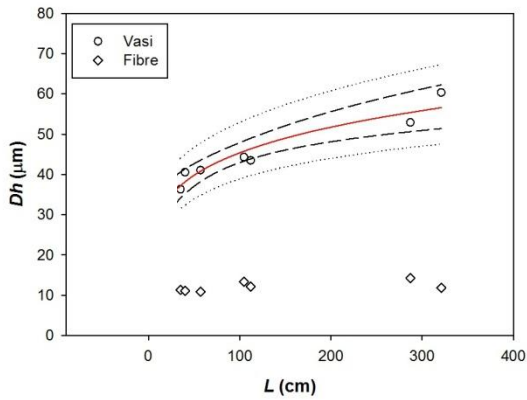


Fig. 3.11a: Pianta J27. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

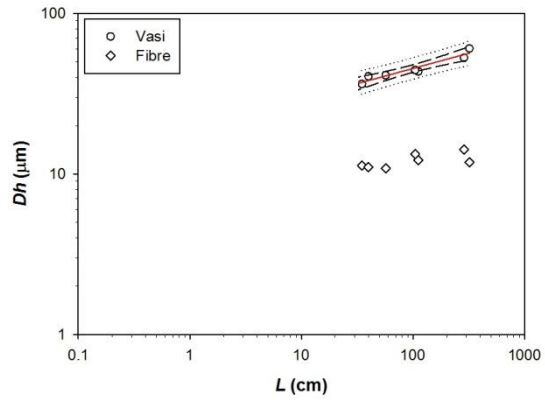


Fig 3.11b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

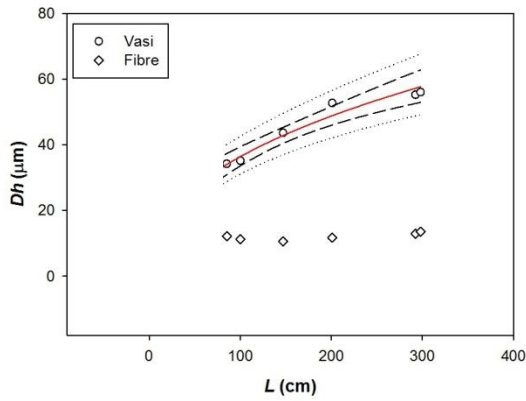


Fig. 3.12a: Pianta J29. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

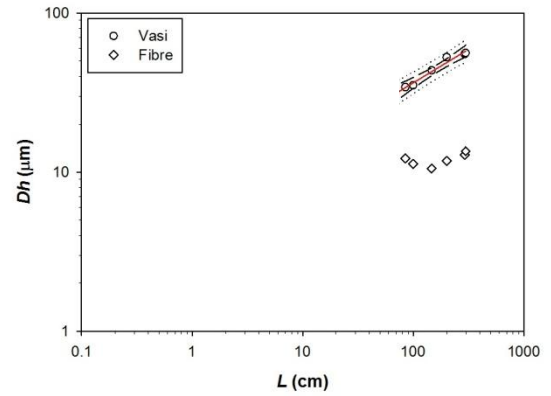


Fig. 3.12b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.4

La costante allometrica $\log_{10}a$, in questo caso, assume valori compresi tra 0.72 e 1.34 ($\log_{10}a$ medio=0.99; $s=0.28$), mentre l'esponente di scala b tra 0.15 e 0.44 (b medio=0.32; $s=0.13$) (vedi Tab. 3.4).

<i>Pianta</i>	<i>n</i>	$\log_{10}a$	<i>b</i>	R^2	<i>P</i>	95% CI $\log_{10}a$	95% CI <i>b</i>
A02	6	0.72	0.44	0.98	<0.0001	0.54 ÷ 0.89	0.36 ÷ 0.51
J20	23	1.24	0.21	0.97	<0.0001	1.38 ÷ 1.46	0.12 ÷ 0.15
J23	7	1.15	0.25	0.99	<0.0001	1.07 ÷ 1.22	0.22 ÷ 0.29
J24	6	0.79	0.43	0.99	<0.0001	0.69 ÷ 0.89	0.38 ÷ 0.48
J27	6	1.34	0.15	0.92	0.0015	1.23 ÷ 1.45	0.09 ÷ 0.21
J29	6	0.72	0.42	0.96	<0.0001	0.47 ÷ 0.97	0.31 ÷ 0.53

Tab 3.4 : Piante umidificate. Parametri della regressione lineare ($\log_{10}Dh = \log_{10}a + bL$). Sono riportati gli intervalli di confidenza al 95% (95%CI).

3.3. Rastremazione delle fibre

I valori dei diametri delle fibre (DhF) sono risultati pressochè identici tra tutte le piante. Non è stata evidenziata nessuna differenza significativa nemmeno confrontando i due gruppi, ciascuno costituito da sei campioni, posti a condizioni ambientali diverse.

L'identità tra le due tipologie di piante è visibile, oltre che graficamente, anche dai valori medi che assume DhF . Sono state costruite a tale proposito le tabelle 3.5a e 3.5b, dove sono riassunte le medie dei valori del diametro delle fibre per tutti i campioni esaminati, distinte in piante controllo e piante umidificate.

<i>Pianta</i>	<i>Controllo DhF (μm)</i>
A03	12.51
J21	12.19
J22	11.12
J26	11.32
J28	11.19
J30	11.60
Media	11.65
Dev. St.	0.57

Tab 3.5a : media aritmetica dei diametri delle fibre (μm) delle piante controllo

<i>Pianta</i>	<i>Umidificate DhF (μm)</i>
A02	12.53
J20	14.74
J23	12.75
J24	11.44
J27	12.39
J29	12.32
Media	12.69
Dev. St.	1.09

Tab 3.5b : media aritmetica dei diametri delle fibre (μm) delle piante umidificate

3.4 Piante umidificate vs. piante controllo

Dall'analisi della variazione longitudinale lungo il fusto di vasi e fibre nelle diverse piante sia soggette ad umidità maggiorata sia a condizioni ambientali, è emerso che esiste un'organizzazione dell'architettura dello xilema di carattere generale, in cui i vasi rastremano e le fibre no.

Riunendo insieme i dati di DhV e $Dh:F$ per le diverse piante e mantenendoli separati tra i due trattamenti, non risultano esserci differenze significative attribuibili ad un effetto di umidificazione (Fig. 3.13 e Fig. 3.14).

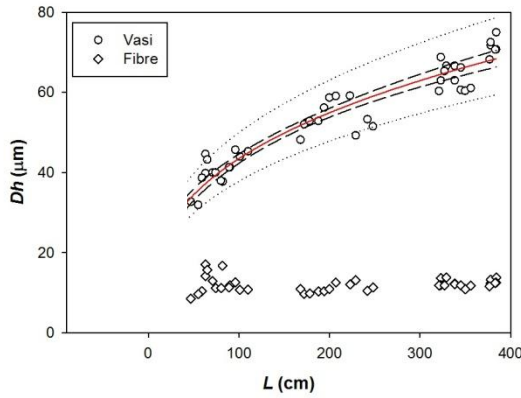


Fig. 3.13a: Piante controllo. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.6

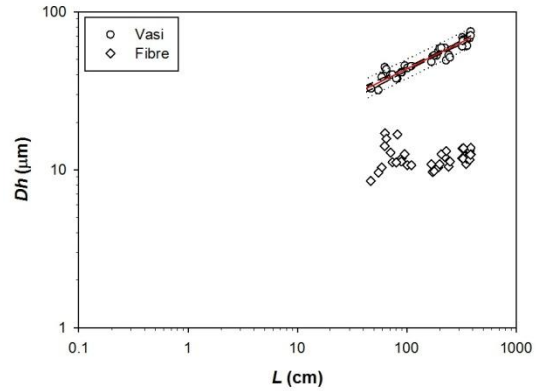


Fig 3.13b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.6

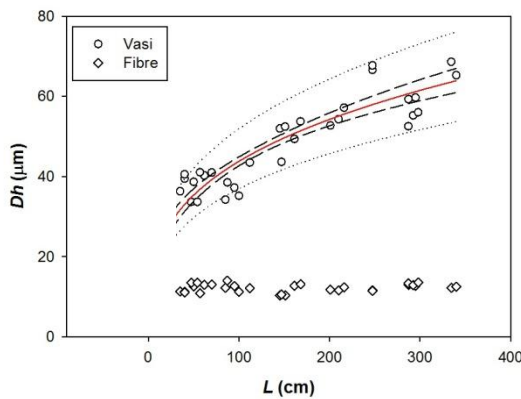


Fig. 3.14a: Piante umidificate. Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala lineare. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.6

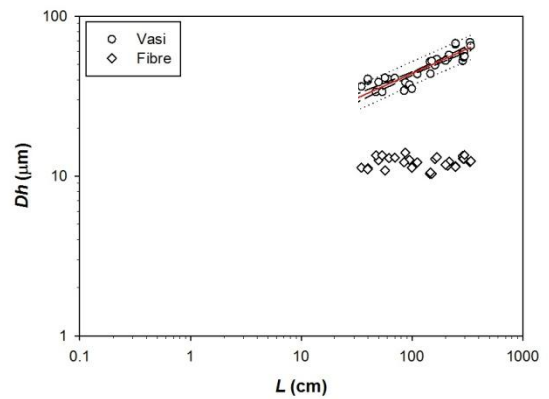


Fig 3.14b: Relazione potenza tra DhV (cerchi) e L (cm.) e tra DhF (diamanti) e L (cm.). La linea solida rossa individua la curva di regressione, le linee tratteggiate gli intervalli di confidenza (95%) e le linee punteggiate gli intervalli di previsione. Scala logaritmica. I dettagli delle equazioni sono riportati in Tab. 3.6

In entrambi i casi, la variazione di DhV con L viene ben descritta da una funzione potenza, il cui esponente è risultato $b=0.31$ nelle piante umidificate e $b=0.34$ in quelle controllo. Tuttavia, tale differenza non risulta significativa, come risulta dall'analisi degli intervalli di confidenza (Tab. 3.6)

<i>Piante</i>	$\log_{10}a$	b	R^2	P	<i>95% CI $\log_{10}a$</i>	<i>95% CI b</i>
Controllo	0.97	0.34	0.91	<0.0001	0.89 ÷ 1.03	0.30 ÷ 0.37
Umidificate	1.02	0.31	0.78	<0.0001	0.90 ÷ 1.14	0.25 ÷ 0.36

Tab 3.6: Parametri della regressione lineare ($\log_{10}Dh = \log_{10}a + bL$). Sono riportati gli intervalli di confidenza al 95% (95%CI).

Infine, anche per quanto riguarda le fibre non è stata registrata alcuna differenza significativa tra le piante umidificate e le piante controllo ($t=2.06$; $P=0.076$).

4. Discussione

Il sistema xilematico si dispone secondo un'architettura chiara e precisa, importante per l'efficienza idraulica dell'intero sistema idraulico. Lungo il fusto, il diametro dei vasi aumenta dall'apice alla base, indipendentemente dalle condizioni ambientali in cui si trova la pianta. I valori di rastremazione (*tapering*) dei vasi osservati nelle piante analizzate sono in accordo con vari autori, secondo i quali la variazione longitudinale del diametro dei condotti xilematici lungo il fusto non differisce significativamente tra piante di specie diverse, di diverse dimensioni e sottoposte a differenti condizioni ambientali (Leicht, 2001; Anfodillo *et al.*, 2006; Weitz *et al.*, 2006; Coomes *et al.*, 2007; Mencuccini *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2008; Petit *et al.*, 2009; Petit *et al.*, 2010).

Accanto alla struttura rastremata dei vasi, è stato osservato che le fibre sono elementi xilematici che non variano in dimensione lungo il profilo del fusto. Esse non sono abilitate al trasporto di linfa. Quindi, possono non subire modifiche dimensionali considerevoli lungo tutto il fusto, in opposizione a quanto succede per i vasi. La loro funzione è solo meccanica e non di trasporto, quindi non necessitano della rastremazione, come invece accade per i vasi che devono compensare per l'incremento in altezza per garantire l'efficienza idraulica del sistema.

Pertanto, questa caratteristica distinzione tra vasi che rastremano e fibre che invece mantengono una dimensione costante potrebbe riflettere le caratteristiche funzionali delle due tipologie di cellule xilematiche: i vasi ottimizzati per un'efficiente trasporto di acqua e nutrienti, e le fibre ottimizzate per il sostegno meccanico dell'intera pianta (Carlquist, 1988; Sterck, 2005).

Le differenze a livello anatomico riscontrate tra i due esperimenti (piante controllo e piante in ambiente umidificato) non sono state significative: i vasi aumentano dall'apice alla base del fusto con il medesimo tasso di rastremazione ($b \approx 0.32$), mentre il diametro delle fibre in media è significativamente lo stesso.

Il valore del coefficiente di rastremazione dei vasi b assume valori poco discostanti da 0.30, in accordo con i risultati ottenuti da per le specie a rapido accrescimento (b varia da 0.25 a 0.30) (Anfodillo *et al.*, 2006; Petit *et al.*, 2010; Bettiati *et al.*, 2012)

Tuttavia, al termine dei due anni di trattamento, l'altezza media riscontrata per le piante controllo è stata significativamente maggiore rispetto a quelle umidificate (376 cm contro 325 cm). Questo sembrerebbe indicare un effetto negativo dell'aumento dell'umidità relativa (+18%) sull'accrescimento delle piante.

Un aumento di umidità relativa, a parità di temperatura dell'atmosfera, determina un abbassamento del deficit di pressione di vapore (VPD: differenza tra pressione di vapore a saturazione e pressione di vapore reale), che rappresenta il fattore ambientale responsabile dell'induzione della traspirazione fogliare. Pertanto, poiché le condizioni ambientali delle piante umidificate differiscono solo per il tasso di umidità relativa dalle piante controllo, ne deriva una implicita relazione con la traspirazione fogliare (Mugnai, 2004).

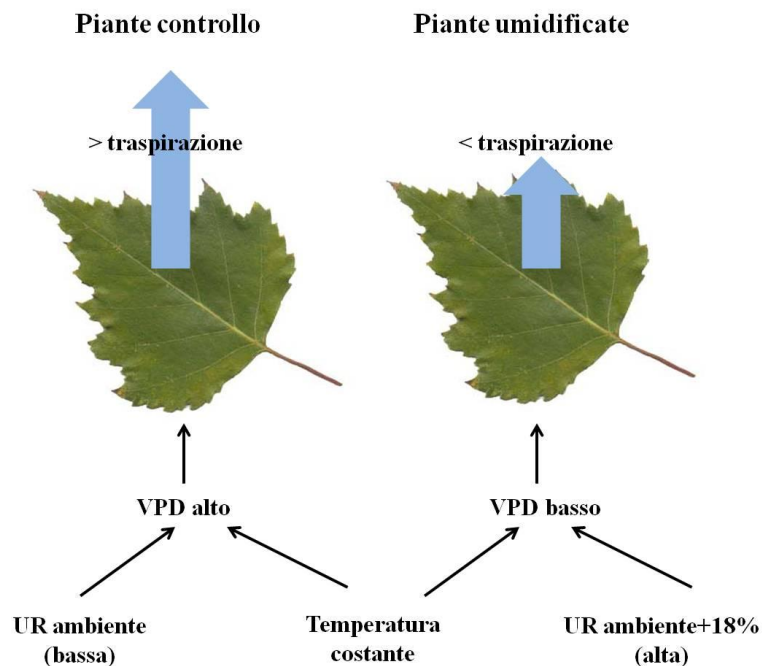


Fig. 4.1 : Influenza a temperatura costante (T) dell'umidità atmosferica (U.R. atm) sul deficit di pressione di vapore (VPD), e di quest'ultimo sulla traspirazione fogliare.

La fig. 4.1 mostra come ad un elevato tasso di UR, corrisponda una minore traspirazione. Questo potrebbe aver determinato un minor assorbimento idrico e di nutrienti da parte delle piante umidificate e, quindi, una ridotta attività fisiologica e una ridotta crescita dell'intera pianta.

Al contrario, quando l'umidità relativa è presente in quantità ridotta, il VPD è alto e la traspirazione è maggiore, a meno che la pianta non chiuda gli stomi per difesa (come può essere per evitare la disidratazione indotta, ad esempio, da situazioni pedologiche difficili). Avendo l'opportunità di traspirare di più e, contemporaneamente, le condizioni favorevoli per farlo, le piante controllo hanno verosimilmente potuto assimilare più nutrienti e aumentare il loro incremento in altezza.

4.1. Conclusioni

Il sistema xilematico si dispone secondo un'architettura chiara e precisa, importante per l'economia e l'efficienza dell'intero sistema idraulico.

Lungo il fusto, il diametro dei vasi aumenta dall'apice alla base, indipendentemente dalle condizioni ambientali in cui si trova la pianta. Il diametro delle fibre, invece, rimane pressochè costante poichè abilitate al sostegno meccanico e non al trasporto idrico.

Il *tapering* dei vasi è simile per le piante mantenute a condizioni originali e per quelle sottoposte a regime di umidità relativa atmosferica maggiorata (+ 18%) ($b \approx 0.32$).

Sembrerebbe che l'aumento di UR non abbia facilitato l'attività fisiologica della pianta, ma ne abbia invece ridotto l'accrescimento in altezza rispetto alle piante lasciate in condizioni ambientali a causa della minore traspirazione e, di conseguenza, del minor apporto di nutrienti.

6. Bibliografia

- Anderson G, Bancroft J. 2002.** Tissue processing and microtomy including frozen. In: Bancroft J, Gamble JD, eds. *Theory and Practice of Histological Techniques*. London, UK: Churchill Livingstone.
- 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.
- Angeles G, Bond B, Boyer JS, Brodribb T, Brooks JR, Burns MJ, Cavender-Bares J, Clearwater M, Cochard H, Comstock J et al. 2004.** The cohesion–tension theory. *New Phytologist* **163**, 451–452.
- Becker P, Gribben RJ, Lim CM. 2000.** Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiology* **20**, 965-967.
- Bettiati D, Petit G, Anfodillo T. 2012.** Testing the equi-resistance principle of the xylem transport system in a small ash tree: empirical support from anatomical analyses. *Tree Physiology* **32**, 171-177.
- Borghetti M. 1992.** Relazioni idriche: dall'albero alla foresta. Firenze, Italia: Accademia Italiana di Scienze Forestali.
- Carlquist S. 1988.** Comparative wood anatomy. Berlino, Germania: Springer-Verlag.
- 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.
- Del Favero R. 2007.** I boschi delle regioni alpine italiane. Padova, Italia: CLEUP.
- Enquist BJ, West GB, Brown JH. 2000.** Quarter-power scaling in vascular plants: Functional basis and ecological consequences. In: Brown JH, West GB, eds. *Scaling in Biology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Fowler J, Cohen L, Jarvis P. 1998.** Practical statistics for field biology. Chichester, UK: Wiley.
- Kupper P, Sořber J, Sellin A, Lořhmus K, Tullus A, Rařim O, Lubenets K, Tulva I, Uri V, Zobel M, Kull O, Sořber A. 2011.** An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany* **72**, 432–438.

- 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.
- McCulloh K, Sperry J. 2005.** Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology* **25**, 257-267.
- Mencuccini M, Hölttä T, Petit G, Magnani F. 2007.** Sanio's law revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees. *Ecology letters* **10**, 1084-1093.
- Mugnai S 2004.** Elementi di ecofisiologia vegetale. Firenze, Italia: Tipografia Il Bandino.
- Niinemets Ü, Kull O. 2001.** Sensitivity of photosynthetic electron transport to photoinhibition in a temperate deciduous forest canopy: Photosystem II center openness, non-radiative energydissipation and excess irradiance under field conditions. *Tree Physiology* **21**, 899-914.
- Petit G, Anfodillo T, De Zan C. 2009.** Degree of tapering of xylem conduits in stems and roots of small *Pinus cembra* and *Larix decidua* trees. *Botany* **87**, 501-508.
- 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 M. 2010.** The challenge of trees height in *Eucalyptus regnans*: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytologist* **187**, 1146-1153.
- Sellin A, Kupper P. 2005.** Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia* **142**, 388-397.
- 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.
- Smith T. 2006.** *Elementi di ecologia*. Milano, Italia: Paravia Bruno Mondadori S.P.A, 104-107.
- Sperry JS, Nichols KL, Sullivan JE, Eastlack M. 1994.** Xylem embolism in ring porous, diffuse porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* **75**, 1736-1752..

- Sterck F. 2005.** Woody tree architecture. In Turnbull CGN ed. In *Plant architecture and its manipulation*. Oxford, UK: Blackwell.
- Tyree MT. 2003.** The ascent of water. *Nature* **17**, 995-100.
- Tyree MT, Ewers FW. 1991.** The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345-360.
- Violante P. 2005.** Chimica del suolo e della nutrizione delle piante. Bologna, Italia: Edagricole, 169.
- 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.** *Xilem structure and the ascent of sap*. Berlino, Germania: Springer-Verlag..