



Università degli Studi di Padova
Scuola di Agraria e Medicina Veterinaria
Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali
Corso di Laurea in Scienze Forestali e Ambientali

Effetti dell'emissione di rami epicormici sulla struttura dello xilema in latifoglie decidue

Relatore: Prof. Tommaso Anfodillo

Correlatore: Dott. Giovanni Bicego

Laureando: Mirko Cocco

Matricola: 2005667

Anno Accademico 2021/2022

Sommario

RIASSUNTO	3
ABSTRACT	4
1 INTRODUZIONE	5
1.1 Modelli architetturali	5
1.1.1 Pipe Model Theory (Shinozaki et al., 1964).....	5
1.1.2 WBE model (West et al., 1999).....	9
1.1.3 Modello di Savage et al. (2010).....	13
1.1.4 Widened Pipe Model – WPM.....	15
1.2 Obiettivi.....	22
MATERIALI E METODI	24
1.3 Sito di studio e specie trattate	24
1.4 Metodi di campionamento	26
1.5 Individui arborei campionati	27
1.6 Misurazioni anatomiche	27
1.7 Analisi delle dimensioni dei lumi cellulari.....	28
2 RISULTATI E DISCUSSIONE	30
3 CONCLUSIONI	44
4 BIBLIOGRAFIA	45

RIASSUNTO

Lo xilema costituisce il tessuto deputato al trasporto dell'acqua dalle radici alle foglie. Dal punto di vista anatomico-istologico, ossia delle singole cellule, le informazioni che abbiamo sono tantissime e particolareggiate. Invece, non vi è ancora completa consapevolezza sulla struttura idraulica complessiva e come questa si adegui alla crescita della pianta. Nel tempo sono stati formulati alcuni modelli (come il Pipe Model, il modello di West-Brown-Enquist e il modello di Savage et al.), i quali rappresentano delle pietre miliari per il settore, ma ognuno di essi non è completamente soddisfacente. Più recentemente è stato proposto il Widened Pipe Model (WPM), che potrebbe rappresentare un'evoluzione del modello WBE. Per verificare se il modello WPM possa rappresentare un'avanzamento nella nostra conoscenza del sistema di conduzione si sono testate le predizioni del WPM in una condizione particolare di evoluzione della chioma a seguito dell'emissione di rami epicormici in matricine dopo una normale ceduzione. Sono stati prelevati campioni legnosi delle specie *Acer opalus obtusatum* (Waldst & Kit. ex Willd.) Gams., *Carpinus betulus* L. e *Ostrya carpinifolia* Scop. Successivamente si sono realizzate delle sezioni trasversali, poi analizzate con il software ROXAS, per confrontare le distribuzioni cumulate (CDF) delle dimensioni dei lumi cellulari pre e post taglio di ceduzione. In quasi tutti i casi si sono osservate le modificazioni dell'anatomia dell'anello predette dal WPM, ossia un aumento della frequenza di cellule con lumi di ridotte dimensioni perché collegate a foglie che sono relativamente vicine alla base del fusto. Per le piante controllo poste in zone non ceduate si è visto che non vi è alcuna differenza significativa fra le distribuzioni dei vasi. Questi risultati confermerebbero che negli alberi vi è una relativa segmentazione assiale dei percorsi per cui ogni foglia "forma" a cascata un fascio di condotti che la alimenta e tale fascio arriva alla base del fusto con elementi la cui dimensione dipende strettamente dalla distanza delle foglie dalla base. Queste informazioni sono sicuramente utili per comprendere meglio come il sistema idraulico delle piante è formato e consentono di fare delle predizioni sulla distribuzione delle dimensioni degli elementi di conduzione a diverse altezze da terra.

ABSTRACT

Xylem represents the tissue in charge of transporting water from the roots to the leaves. From the anatomical-histological point of view, that is of the single cells, we have many and detailed information. However, what is lacking is a complete awareness of the overall hydraulic structure and how it can be adjusted with growth. Different models have been formulated over time (such as the Pipe Model, the West-Brown-Enquist model and the Savage et al. model), but each of them appears not completely explanatory. More recently, the Widened Pipe Model (WPM) has been proposed, which could represent an evolution of the WBE model. To verify whether the WPM model can represent an advancement in our knowledge, the predictions of the WPM have been tested in a particular condition of evolution of the crown of a tree following the emission of epicormic branches in trees left after harvesting in a coppice. Woody samples of *Acer opalus obtusatum* (Waldst & Kit. Ex Willd.) Gams., *Carpinus betulus* L. and *Ostrya carpinifolia* Scop. were collected. Cross sections were made, then analyzed with the ROXAS software, to compare the cumulative distributions (CDF) of the size of the cell lumens before and after the emission of epicormic branches. In almost all cases, the changes in the anatomy of the ring predicted by the WPM have been observed, i.e. an increase in the frequency of cells with smaller lumens because they are connected to leaves relatively closed to the base of the stem. For the control plants grown in non-harvested areas, no significant differences between the distributions of the vessels were observed. These results would suggest that in trees there is a relative axial segmentation of the hydraulic paths and each leaf "forms" a bundle of conduits that supplies it; this bundle has conduits which widen towards the base of the stem strictly depending on the distance of the leaves from the stem base. This information might be useful to better understand how the hydraulic system of plants is formed and to make predictions on the distribution of the conduits size at different distance from the tree top.

1 INTRODUZIONE

Le piante vascolari, dal punto di vista idraulico, costituiscono una mirabile opera della natura: basti pensare che un albero di grandi dimensioni è in grado di trasportare dalle radici alle foglie anche diverse centinaia di litri d'acqua al giorno, senza compiere alcun movimento e senza avere organi contrattili come il cuore (Holbrook & Zwieniecki, 2008).

Caratteristica peculiare di questi organismi è l'aver sviluppato un tessuto conduttore, formato da cellule cave giustapposte in grado di formare una "catena" continua di condotti dalle zone di assorbimento dell'acqua nel suolo fino alle zone terminali dove avviene l'evaporazione in atmosfera.

Le caratteristiche anatomiche delle cellule xilematiche sono state indagate diffusamente ed ormai abbiamo una più che completa panoramica dei tratti più rilevanti (i.e. lunghezza, diametro, spessore delle pareti, tipo di perforazioni, dimensione delle punteggiature etc.) in moltissime specie e in modo particolare degli alberi più comuni (Carlquist, 2013; Carlquist & Hoekmann, 1985). Si hanno, invece, contraddittorie informazioni su come l'insieme dei condotti sia regolato in funzione dell'area fogliare e di come l'architettura complessiva dei condotti si adatti alla variazione di dimensione della pianta con la crescita della stessa. Qui di seguito sono quindi presentati alcuni dei modelli architettonici più citati con le loro caratteristiche salienti.

1.1 Modelli architettonici

Fu già l'eccellente Leonardo da Vinci agli albori del XVI secolo a porre delle evidenze empiriche riguardo l'architettura delle piante vascolari nel suo *Trattato della pittura, Parte sesta*, dal titolo *Degli alberi e delle verdure*. Ivi viene esposto il principio di conservazione dell'area conducente: la somma delle sezioni dei rami figli ad una data altezza è la medesima di quella del ramo madre che li ha originati. Questo concetto, parzialmente valido ancor oggi e supportato scientificamente, anticipò di gran lunga le teorie dei modelli architettonici del Novecento.

Si possono distinguere quattro principali modelli di architettura idraulica.

1.1.1 Pipe Model Theory (Shinozaki et al., 1964)

Uno dei primi modelli nella storia dell'architettura idraulica fu il lavoro di Shinozaki et al. (1964a), che proposero il cosiddetto "Pipe Model". Il grande successo fu dovuto principalmente alla sua

relativa semplicità ed anche alla presenza di disegni esplicativi molto efficaci (Lehnebach et al., 2018).

La teoria del Pipe Model deriva da un'osservazione secondo la quale vi sono degli schemi simili di distribuzione verticale tra la densità di foglie e gli altri organi non fotosintetici (ossia lo xilema) in diverse comunità di piante. Lungo queste distribuzioni di densità, ad una certa altezza z , la quantità di foglie presenti a valle di quello strato orizzontale è direttamente proporzionale alla quantità di fusti e rami presenti in quell'orizzonte (Shinozaki et al., 1964a). Da ciò deriva l'equazione (1), dove $F(z)$ rappresenta la quantità di foglie accumulate all'altezza z , $C(z)$ la quantità di organi non fotosintetici all'altezza z ed L è una costante di proporzionalità denominata *specific pipe length*.

$$F(z) = L \cdot C(z) \quad (1)$$

Dalla Figura 1.1 è possibile notare come la relazione tra $F(z)$ e $C(z)$ si mantenga lineare fino ad un certo punto, per poi presentare una coda dove la curva si appiattisce per il fatto che negli strati basali dei fusti non sono presenti foglie.

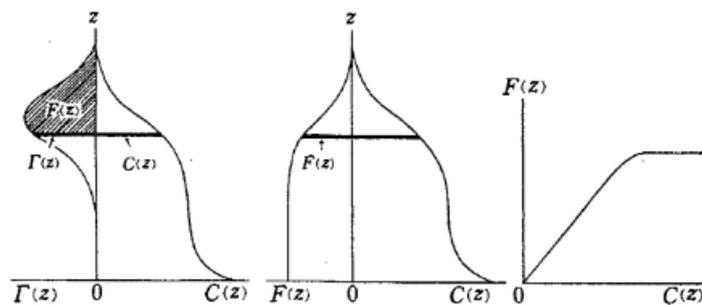


Figura 1.1 $\Gamma(z)$, $C(z)$ e $F(z)$ rappresentano rispettivamente la massa fotosintetizzante all'altezza z , la massa non fotosintetizzante all'altezza z e la funzione cumulata di $\Gamma(z)$ dal top all'altezza z . Fonte: Shinozaki et al. (1964a).

Dalle relazioni suddette Shinozaki et al., (1964a) giunsero ad affermare che una data unità di foglie è associata alla sottostante parte non fotosintetizzante per mezzo di un *pipe* (“tubo”), il quale presenta una sezione trasversale di diametro costante. Questa associazione venne propriamente chiamata *unit pipe system*. Le piante, quindi, non sono altro che un'unione di *unit pipes* (Shinozaki et al., 1964a).

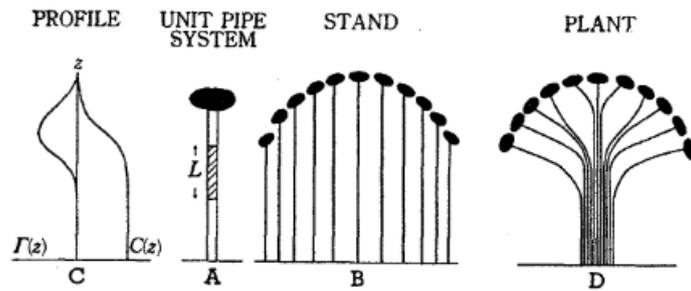


Figura 1.2 Rappresentazione schematica del pipe model per una pianta. Fonte: Shinozaki et al. (1964a).

La figura soprastante in realtà non riflette adeguatamente ciò che si osserva in natura, ovvero il fatto che, nelle parti del corno dove sono assenti le foglie, non viene rispettata la proporzionalità tra gli organi fotosintetizzanti e non fotosintetizzanti. A questo quesito i ricercatori giapponesi risposero assumendo che i *pipes* non più funzionanti dal punto di vista idraulico rimanessero nel tronco con finalità di supporto. Questo modello architeturale venne validato dagli stessi dichiarando che i *pipes* vengono rinnovati ogni anno, ma la loro consistenza è sempre determinata dalla massa di foglie ai quali sono connessi (Shinozaki et al., 1964a).

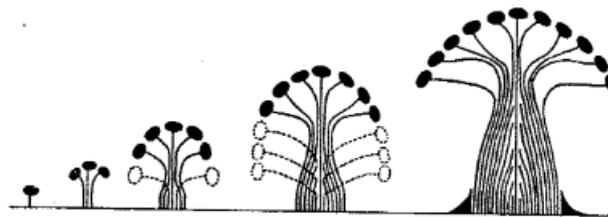


Figura 1.3 Rappresentazione schematica del pipe model per la forma di una pianta, con l'evidenziazione dell'accumulo di pipes non più funzionanti associati alla crescita della pianta. Fonte: Shinozaki et al. (1964a).

In un secondo lavoro Shinozaki et al. (1964b) testarono l'applicabilità della Pipe Model Theory su 10 specie diverse di piante ottenendo prove a supporto della loro teoria. Con esso venne proposto un metodo in ecologia forestale per la stima della biomassa di foglie nelle piante e nei popolamenti, basato sulla proporzionalità diretta tra questa quantità e la sezione trasversale del fusto al di sotto del ramo vivente più basso.

Diversi anni più tardi fu indagato più approfonditamente l'accumulo dei tessuti di conduzione nel tronco. Oohata & Shinozaki (1979) si prefissarono lo scopo di porre delle solide basi quantitative alla Pipe Model Theory: introdussero quindi un modello statico della struttura del fusto, secondo il quale l'aumento di *pipes* non funzionanti del fusto è dovuto a necessità strutturali.

Il successo della Pipe Model Theory portò il suo impiego nell'elaborazione di modelli di crescita delle piante (Mäkelä, 1986; Valentine, 1985), del bilancio del carbonio nella crescita dei popolamenti (Valentine, 1987) e in ecologia forestale per la stima dell'area fogliare della volta delle chiome, come

ad esempio nello studio di Waring et al., (1982), dove però viene espressa la necessità di considerare il *tapering* (ossia della variazione in diametro) dei condotti xilematici lungo il fusto.

La tradizione giapponese legata al *pipe model* continuò con gli studi di Chiba (1990), con il tentativo di applicare il modello statico proposto da Oohata & Shinozaki, (1979) anche alla chioma. Nonostante alcune relazioni trovate tra la biomassa totale di una comunità al di sopra di un dato orizzonte e la densità dei fusti a quell'orizzonte non fu possibile trovare dei risultati apprezzabili a sostegno del modello.

Sicuramente la Pipe Model Theory è da ritenersi una pietra miliare nello studio dell'architettura idraulica e della struttura delle piante e delle comunità. Al giorno d'oggi, però, le conoscenze acquisite dimostrano che questo modello soffre di diverse limitazioni. Prima di tutto bisogna tenere in considerazione il ridotto campo di validità degli esperimenti di Shinozaki et al., (1964a), così come una terminologia non sempre chiara e univoca, che creato delle incomprensioni fra i ricercatori. Oltre a ciò, è importante valutare i differenti metodi di campionamento utilizzati per le analisi: Shinozaki et al., (1964) impiegarono la *stratified clipping technique* introdotta da Monsi & Saeki (1953), mentre Chiba (1991) sfruttò il *main axis cutting method*. Come si può facilmente intuire nella Figura 1.4 sottostante, la considerazione dei metodi di campionamento è un altro fattore che può essere rilevante.

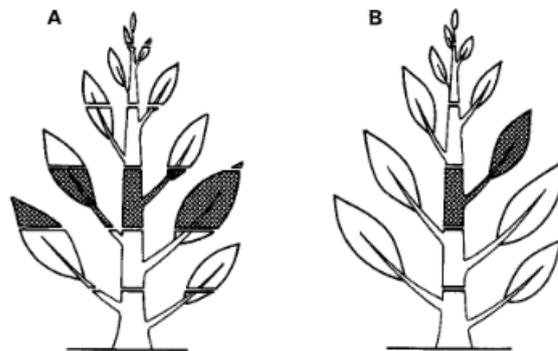


Figura 1.4 Comparazione tra la *stratified clipping technique* (A) e il *main axis cutting method* (B). Nel primo caso la pianta è sezionata secondo strati orizzontali. Nel secondo caso vengono tenuti in considerazione solo gli assi principali di una pianta; tutta la biomassa afferente a ogni asse principale viene assegnata allo stesso strato. Fonte: Chiba (1991).

Pure il concetto di *pipe* non è espresso chiaramente: non si intuisce se esso sia solo un costrutto che aiuta a concepire la forma di una pianta oppure se è un'entità anatomica vera e propria (Lehnebach et al., 2018). Il modello suggerisce che le piante siano, sotto il punto di vista idraulico, settoriali, ovvero ogni unità di conduzione sia funzionalmente separata dalle altre. All'esatto opposto si trovano le piante idraulicamente integrate, le quali presentano delle connessioni tra gli elementi vascolari. Per la presenza di quest'ultime la Pipe Model Theory, secondo alcuni, non può essere universalmente valida (Lehnebach et al., 2018). Inoltre, un'altra cosa poco chiara è il turnover dei *pipes*: non è possibile capire se esso avviene dopo uno o oppure dopo più anni, ad esempio. Sotto il punto di vista

idraulico è assai difficile poter sostenere la teoria del pipe model in relazione alla fisiologia della pianta, ricordando ad esempio che l'alburno rappresenta non solo un tessuto conduttivo, ma anche di riserva d'acqua; cosa che la Pipe Model Theory non tiene in considerazione (Lehnebach et al., 2018). Un'altra grave (forse la più rilevante) inesattezza è che essa non considera le diverse distanze dei condotti che raggiungono le foglie situate ad altezze diverse né il fatto che la pianta cresce. In base a ciò, quando aumenta la lunghezza del percorso di conduzione sarebbero necessari proporzionalmente più *pipes* al fine di mantenere costante la conduttanza idraulica, dato che la resistenza in un tubo cilindrico aumenta linearmente con la lunghezza. Quindi se così fosse si dovrebbe perdere l'isometria tra superficie conducente e superficie fogliare che è la "base" su cui si fondano le relazioni strutturali del Pipe Model.

1.1.2 WBE model (West et al., 1999)

West, Brown ed Enquist nel 1999 (West et al., 1999) hanno presentato un quadro di riferimento allometrico che descrive alcune leggi affascinanti che si celerebbero dietro tutte le forme di vita, dagli animali alle piante. Questo quadro unificante conosciuto come "*quarter power laws*" consente di descrivere la struttura per il trasporto dei fluidi essenziali nelle piante.

In questo modello per la prima volta in modo esplicito viene introdotto il fondamentale concetto di allargamento basipeto dei vasi (*tapering* secondo West et al. e successivamente definito anche *widening*), che compensa l'aumento di resistenza che si avrebbe con l'aumento in altezza della pianta. In altre parole, piante con altezza diversa hanno, di fatto, medesima resistenza al trasporto e ciò garantisce anche il medesimo apporto di risorse a tutte le foglie. Evidenze dell'aumento di diametro di vasi e tracheidi dall'apice di un albero alle radici erano state riportate in passato da Malpighi (1675), Sanio (1872) e Zimmermann (1983). Dal punto di vista strutturale (resistenza meccanica) vale sempre la legge di preservazione dell'area (area preserving) ad ogni biforcazione quindi riunendo tutti i rami, idealmente si ottiene una forma cilindrica come nel Pipe Model. Il modello WBE viene adattato alle piante secondo i quattro principi:

- I. la rete di rami tende a riempire il volume disponibile;
- II. le dimensioni degli elementi terminali sono invarianti;
- III. i vincoli biomeccanici sono uniformi;
- IV. l'energia dissipata dal fluido all'interno dei condotti viene minimizzata.

La rete di trasporto viene assunta formata da condotti di uguale lunghezza che corrono paralleli dal fusto ai piccioli.

L'essenza rilevante delle equazioni del modello è che la resistenza totale dipenda fortemente dal grado di catadiastole (termine italiano per indicare il *widening*) dei condotti che varia con andamento potenza lungo l'asse e viene rappresentato dal parametro \bar{a} . Al fine di ottenere una resistenza costante per ogni dimensione delle piante \bar{a} deve essere almeno pari a 1/6. Con $\bar{a} < 1/6$ si verificherebbe la condizione di aumento di resistenza con l'aumento della crescita in altezza della pianta, viceversa con $\bar{a} > 1/6$ il *widening* consentirebbe la stabilizzazione della resistenza ma si avrebbero condotti troppo larghi alla base in piante molto alte (West et al., 1999). Proprio a causa di ciò si spiega il motivo del perché le piante raggiungano al massimo altezze intorno ai 100 m: se l'allargamento basipeto dei condotti xilematici continuasse indefinitamente i lumi dei vasi diverrebbero troppo ampi e i fenomeni di embolizzazione dei condotti diventerebbero troppo frequenti.

Becker et al. (2000) hanno suggerito di esprimere il *tapering* dei condotti in funzione della lunghezza del percorso piuttosto che al segmento di ramificazione come in West et al. (1999), in modo da verificare più facilmente in modo empirico il modello WBE.

Secondo alcune relazioni allometriche è possibile ottenere una relazione che esprime il rapporto tra il diametro dei condotti xilematici d_k e il loro percorso idraulico L_k :

$$d_k \propto L_k^b \quad (2)$$

Dove b è l'esponente della relazione di catadiastole che per WBE (Niklas, 1994; West et al., 1999; West et al., 1997) vale 0.25. Lo stesso è legato al valore di \bar{a} secondo la relazione

$$b = \frac{3}{2} \bar{a} \quad (3)$$

Per descrivere lo scaling allometrico della catadiastole, ponendo in relazione il diametro dei condotti ad una data distanza dall'apice con il diametro del condotto xilematico a 1 cm dall'apice (a) si ottiene

$$d = aL^b \quad (4)$$

Quest'ultima equazione è fondamentale per comprendere gli studi più recenti riguardo l'architettura idraulica delle piante. Per poter confrontare i parametri tra il modello di West et al. (1999) e quelli delle piante reali occorre tenere in considerazione che nel primo caso l'altezza totale della pianta modello viene calcolata con una relazione approssimativa, perciò è necessario effettuare delle correzioni. Secondo Anfodillo et al. (2006), il coefficiente $b=0.25$ del modello WBE deve essere corretto per le piante reali a circa $b=0.20$.

Il modello WBE descrive una pianta idealizzata con alcune semplificazioni; nonostante ciò, esso spiega molte delle proprietà osservate sull'architettura, la biomeccanica e l'idrodinamica delle piante vascolari (West et al., 1999). La forma potenza della catadiastole dei condotti xilematici assunta dal

modello WBE ha trovato conferma in successive verifiche sperimentali. Un esempio tra i tanti è quello riportato in Figura 1.5 . Il raggio delle tracheidi nell’anello di crescita più esterno in un esemplare di *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco dimostrava un aumento iniziale dall’apice alla base, seguito da una quasi stabilizzazione dell’ampiezza dei condotti tipico delle funzioni potenza.

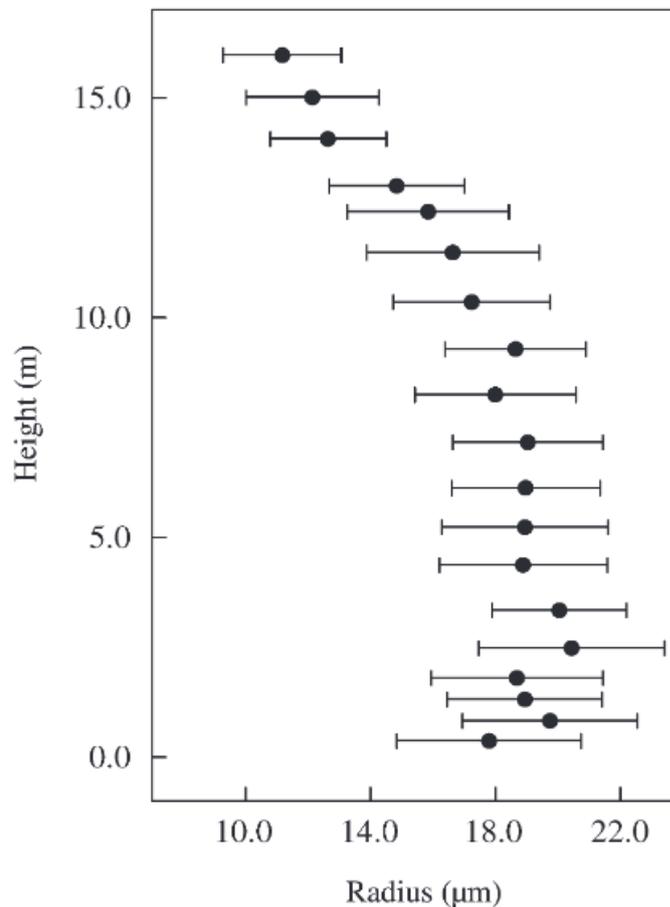


Figura 1.5 Variazione del raggio delle tracheidi lungo il fusto di un esemplare di 20 anni di *Pseudotsuga menziesii* (mirb.) Franco.
Fonte: Becker et al. (2003).

Molte critiche sono state mosse nei confronti del WBE model perché secondo molti la struttura è troppo semplice e generalizzata per comprendere la varietà di forme e strutture che osserviamo in natura: alcuni criticano maggiormente il fatto che la rete non sia in realtà una rete *fractal-like*: i vasi, infatti, nella realtà non si ramificano ma divergono dai punti di ramificazione e i vasi più grandi, dopo un punto di ramificazione, non “scompaiono”, bensì diventano più sottili (Kozłowski & Konarzewski, 2004). Oltre a ciò, è stato messo in luce da diversi autori che le relazioni allometriche tra la massa del corpo di un organismo e altre variabili non sembrano così universali (Bokma, 2004; Kozłowski & Konarzewski, 2004; Ogawa, 2019; Price et al., 2007; Zianis & Mencuccini, 2004). Anche il fatto che con il tasso di catadiastole $\bar{a}=1/6$ possa consentire di mantenere una resistenza idraulica perfettamente costante è stata messa in discussione, in quanto vi è un aumento leggero della resistenza soprattutto

molto in prossimità dell'inizio della rete (ossia dalle foglie) (Mäkelä & Valentine, 2006), anche se questo aumento, dopo una breve distanza, si può considerare irrilevante (Petit & Anfodillo, 2009).

Uno degli aspetti più critici della struttura architettonica del modello WBE è il fatto che il modello predice che la densità dei condotti (i.e. numero dei vasi per unità di superficie dell'alburno) rimanga costante dall'apice alla base delle piante. Questo non si vede mai empiricamente e ciò ha indotto Savage et al. (si veda qui di seguito) ad evolvere un modello diverso per tenere in conto di tale incongruenza empirica.

Alcune delle proposte che West et al. (1999) hanno presentato successivamente sono state evolute da altri ricercatori. Nonostante le diverse semplificazioni del modello WBE rispetto alla rete di distribuzione dello xilema, è stato osservato che il grado di *widening* dei condotti xilematici in diverse specie è molto simile a quello predetto dal modello (Anfodillo et al. 2006; Olson et al., 2014). Secondo Anfodillo et al. (2006), il parametro \bar{a} deve essere inteso come un indicatore dello stato di una pianta: se esso è superiore a 1/6 (ossia a 0.2 nella relazione tra diametro e distanza dall'apice) allora le condizioni (di norma in fase giovanile) di crescita sono ottimali, viceversa se il valore è minore di 1/6 le condizioni non sono ottimali e si ha una riduzione della crescita. Sotto l'ottica evolutiva, il modello WBE sembra evidenziare i principali vincoli che hanno guidato l'evoluzione nella dimensione delle piante (Olson et al., 2014; Olson et al., 2018).

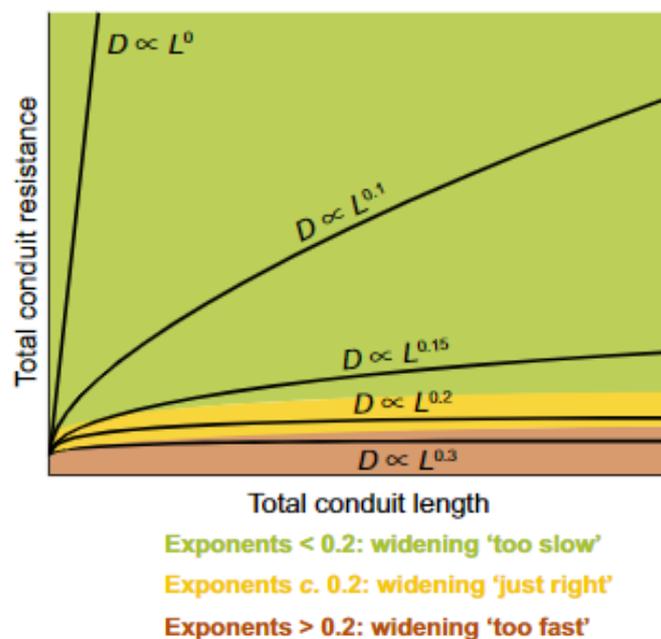


Figura 1.6 Relazioni di diversi gradi di widening tra la resistenza idraulica totale di un condotto e la lunghezza totale del condotto. Con $b=0.2$ si ha il valore minimo che permette di compensare l'aumento di resistenza idraulica con l'incremento in altezza della pianta. Per valori di b minori di 0.2 la resistenza aumenta con l'aumentare dell'altezza della pianta. Per $b=0.3$ il widening è eccessivo e comporta maggiori costi di uso del carbonio e maggiori probabilità di embolie. Fonte: Olson et al. (2021).

In conclusione, il modello WBE ha il merito di aver introdotto una nuova prospettiva unificante nello studio del funzionamento delle piante vascolari, evidenziando che la selezione naturale ha guidato tutti gli organismi verso un sistema di trasporto simile che garantisce di minimizzare la resistenza idraulica del trasporto di nutrienti e di massimizzare le superfici di scambio con l'ambiente (Petit & Anfodillo, 2009).

1.1.3 Modello di Savage et al. (2010)

Alcuni anni più tardi, Savage et al. (2010) hanno presentato un nuovo modello che costituisce un'evoluzione del modello WBE di West et al. (1999). Esso è basato su due concetti principali: il riempimento ottimale dello spazio da parte del sistema vascolare e l'importanza di compromessi che sussistono tra sicurezza ed efficienza idraulica.

La peculiarità del nuovo modello, che lo differenzia dai precedenti, è la *packing rule*, termine introdotto da Sperry et al. (2008) il cui principio indica che la densità dei condotti xilematici ad un certo livello nel fusto varia inversamente con l'area dei condotti stessi. In sostanza quindi il numero dei condotti non sarebbe più costante lungo il percorso dall'apice alla base di una pianta, ma si troverebbero un maggior numero di condotti di raggio piccolo (all'apice) rispetto ai condotti di raggio maggiore che si trovano alla base. Il concetto di *space-filling* è applicato non solo alla rete di ramificazione esterna come nel WBE model, ma anche a quella interna, in modo, secondo gli autori, da rispecchiare più fedelmente ciò che si osserva nella realtà.

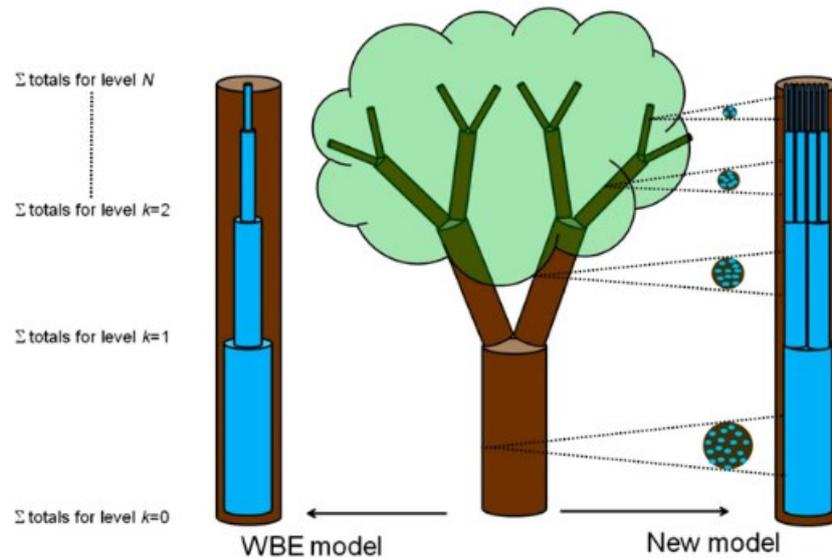


Figura 1.7 Confronto tra le rappresentazioni schematiche del WBE model (sinistra) e del modello proposto da Savage et al. (2010) per le strutture interne dei condotti xilematici. Entrambi i modelli assumono un allargamento basipeto dei condotti, ma nel secondo il loro numero è in grado di variare e riempire una frazione costante di legno disponibile. Fonte: Savage et al. (2010).

Secondo il nuovo modello, l'evoluzione della rete di una pianta è guidata dai seguenti principi:

- I. geometrie che tendono a riempire lo spazio in modo da massimizzare l'assorbimento di carbonio da parte delle foglie e il flusso di linfa attraverso i condotti;
- II. aumentare la conduttanza idraulica e l'approvvigionamento di nutrienti alle foglie;
- III. protezione nei confronti delle embolie associata all'aumento della dimensione dei vasi;
- IV. applicazione di vincoli biomeccanici uniformemente lungo una pianta;
- V. indipendenza della grandezza dei rami, della portata e dell'architettura interna con la grandezza della pianta.

Alcuni fattori chiave hanno modellato forme e funzioni tra le piante e sono vincolati dalla rete esterna. Essi dovrebbero garantire una rete vascolare ottimale che presenti sufficiente tessuto non conduttivo con funzione di supporto, sia in grado di stipare più condotti possibile nel tessuto legnoso rimanente aumentando la conduttanza e proteggendo dagli embolismi, garantisca la catadiastole dei vasi (per migliorare la conduttanza) e minimizzi la stessa al fine di diminuire le possibilità di cavitazione (Savage et al., 2010).

Il grado di *tapering* dei condotti è predetto $1/3$ e quindi il modello di Savage et al. (2010) presenta un allargamento dei condotti verso la base della pianta molto maggiore rispetto al modello di West et al. (1999) (0.4 lungo il fusto invece che 0.2). Nella tabella sottostante sono riassunte le principali differenze tra i due modelli sopracitati.

Tabella 1 Confronto tra alcuni esponenti di scala del WBE model (West et al., 1999) e il modello di Savage et al. (2010) in funzione del raggio di un ramo ($r_{ext,k}$). Fonte: Savage et al. (2010).

Proprietà della rete interna	WBE model	Savage et al. (2010) model
Packing	-	-2
Tapering del raggio dei condotti	$1/6 \approx 0.17$	$1/3 \approx 0.33$
Numero condotti in un segmento	2	$4/3 \approx 1.33$
Velocità del fluido	-1/3	0
Rapporto tessuto conduttivo-non conduttivo	1/3	0

I pregi del modello di Savage et al. (2010) sono quelli di aver introdotto la considerazione del rischio di cavitazione legato al grado di catadiastole e di aver cercato di rispondere ad alcune osservazioni come il principio di riempimento dello spazio e il maggior numero di condotti all'apice delle piante.

Come nei modelli precedenti, anche in questo caso il modello presenta delle semplificazioni: ad esempio non vi è un accenno alle possibili foglie che possono inserirsi a diverse altezze lungo la pianta; esse si assumono invece poste ad una medesima quota. La seconda caratteristica che suscita delle perplessità è la coalescenza dei condotti lungo la direzione apice-base. Questo implicherebbe una bassissima settorialità assiale che invece si osserva molto frequentemente negli alberi e che garantisce il fatto che ogni foglia venga rifornita in relazione alle condizioni ambientali che sperimenta (ad esempio all'alba la parte ad est della chioma traspira di più di quella esposta ad ovest e viceversa al tramonto).

Per quanto riguarda invece l'inserimento di foglie a diverse altezze, il modello va incontro a una contraddizione. Non è possibile, infatti, che si mantengano allo stesso tempo la conservazione dell'area conducente totale e il *widening* dei condotti adottando un diametro del condotto apicale delle nuove foglie costante. L'unica possibilità sarebbe quella che il condotto si inserisca determinando una brusca variazione di diametro, ma ciò comporterebbe un conseguente aumento di resistenza del flusso e il suo rallentamento, violando il principio di costanza del flusso insito nel modello stesso.

1.1.4 Widened Pipe Model – WPM

In questa struttura è posta come caratteristica fondamentale la catadiastole (Anfodillo, 2019) che si identifica con l'allargamento basipeto dei condotti xilematici, necessaria al fine di garantire una conduttanza costante durante l'ontogenesi di una pianta.

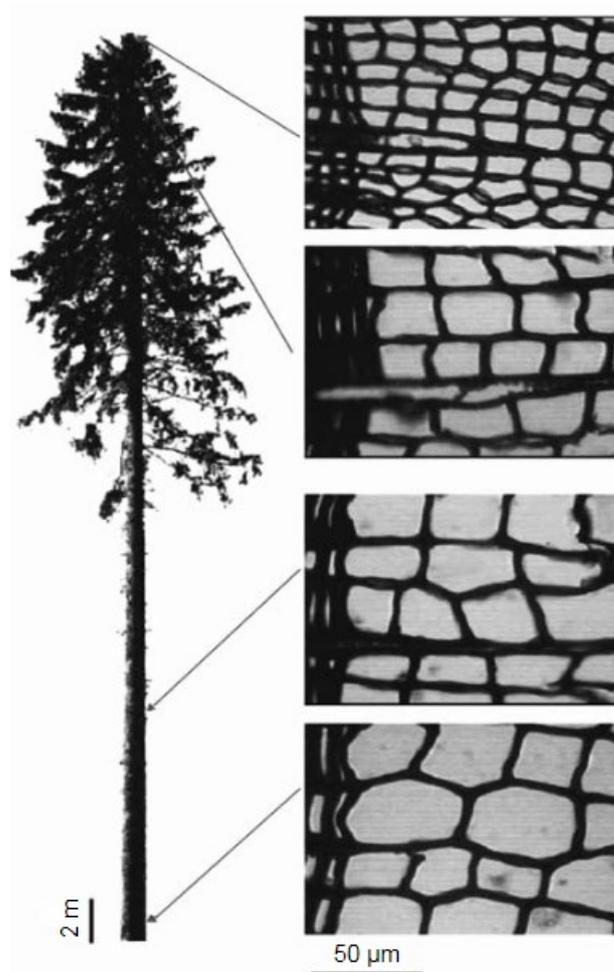


Figura 1.8 Variazione del diametro (catadiastole) delle tracheidi del legno primaticcio lungo l'asse del fusto nello stesso anello legnoso in *Picea abies* (L.) Karst. Fonte: (Anfodillo et al., 2013).

Valori simili di b sono stati misurati per diverse specie e in diversi ambienti ed essi convergono tra 0.2 e valori di poco superiori (Anfodillo et al., 2006; Bettiati et al., 2012; Coomes et al., 2007; Lintunen & Kalliokoski, 2010; Olson et al., 2021; Olson & Rosell, 2013; Petit et al., 2008, 2009), suggerendo che esso possa essere una caratteristica universale tra le piante vascolari.

Il grado di allargamento basipeto dei condotti è indipendente da fattori climatici e stagionali ed è legato principalmente all'altezza della pianta (Anfodillo et al., 2006; Fajardo et al., 2020; Kašpar et al., 2019; Olson et al., 2014, 2021; Petit et al., 2009; Prendin et al., 2018; Rosell et al., 2017), con valori piuttosto simili sia tra le angiosperme che tra le gimnosperme in accordo a quanto predetto dal WBE model. Nelle piante più alte al mondo è stato osservato che il grado di *widening* dei condotti a circa 60 metri dall'apice tende ad un asintoto, suggerendo vi sia un'ampiezza massima possibile per i condotti (Williams et al., 2019). L'influenza del clima (temperatura e disponibilità d'acqua) sull'altezza massima delle piante si spiega facendo riferimento all'ampiezza dei condotti xilematici e al rischio di embolie; condotti più larghi sono più suscettibili ai fenomeni di cavitazione, i quali sono più probabili condizioni di siccità, ad esempio. È quindi facile aspettarsi che nei siti con ridotta

disponibilità d'acqua le piante alte (che presentano condotti ampi) siano sfavorite dalla selezione rispetto alle piante basse con vasi più piccoli (Rosell et al., 2017). Ciò non deve però trarre in inganno, in quanto se si comparano le ampiezze dei lumi dei condotti, misurate alla stessa distanza dall'apice, per piante piccole e grandi, i valori saranno molto simili; è importante quindi effettuare misure standardizzate partendo dall'apice del fusto (Anfodillo et al., 2006; Soriano et al., 2020).

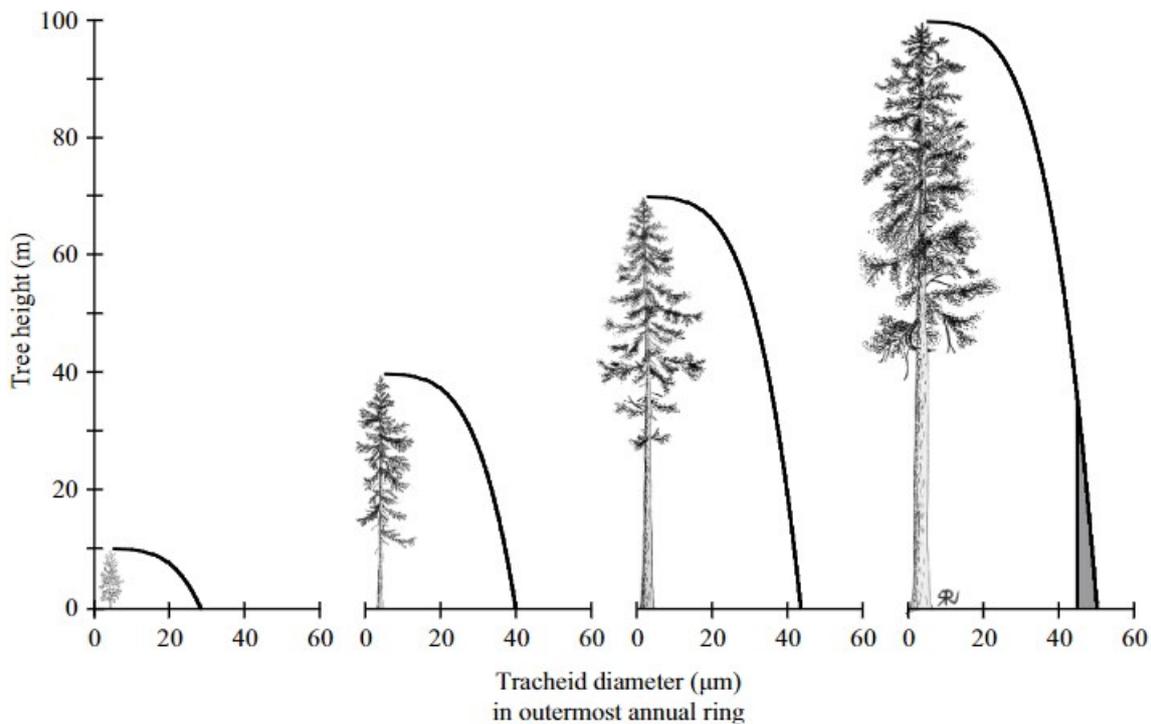


Figura 1.9 Modello grafico della variazione assiale del diametro delle tracheidi nel fusto di una conifera con la sua crescita in altezza. L'area in grigio nella pianta più alta rappresenta lo scostamento tra l'ampiezza del condotto prevista dalla power law del widening e quella misurata. Fonte: Williams et al. (2019).

L'allargamento basipeto dei condotti si prolunga anche alle radici, con un aumento più rapido rispetto al fusto, raggiungendo un valore massimo negli apici radicali (Petit et al., 2009) (vedasi Figura 1.13). Le cause che permettono un grado di catadiastole maggiore nelle radici rispetto al fusto sono ascrivibili all'assenza di vincoli meccanici nel suolo e a un potenziale idrico più alto (Petit et al., 2009) che consente perciò di avere minori probabilità di cavitazione. La particolare conformazione dello xilema (variazione del diametro con legge potenza in funzione della distanza dall'apice) relega la maggior parte della resistenza idraulica totale, oltre il 90% (Anfodillo, 2019), verso le parti distali del percorso idraulico, ovvero verso le foglie (Becker et al., 2000; Lechthaler et al., 2020; Petit & Anfodillo, 2009).

I tassi di catadiastole normalmente riscontrati non risultano sufficienti a garantire una perfetta costanza della resistenza idraulica con la crescita in altezza. È ragionevole supporre che la selezione abbia favorito qualche ulteriore adattamento; è stato osservato per le angiosperme che le piante, con

l'aumento in altezza, aumentano la dimensione dei lumi cellulari apicali rispetto alle altre piante di minore altezza, diminuendo al contempo il grado di catadiastole (Figura 1.10). Ciò è un adattamento che consente anche il mantenimento approssimativamente costante (con la crescita in altezza) del costo di carbonio complessivo per costruire la rete di trasporto idraulico. L'aumento della dimensione apicale dei condotti, infatti, permette una riduzione del numero complessivo degli stessi (Figura 1.12). Con la crescita di una pianta (cilindri bianchi), per ogni unità di area fogliare (foglie verdi), il numero dei condotti xilematici (tronchi di cono neri) diminuisce, aumenta il loro diametro apicale e la catadiastole rimane costante, garantendo una conduttanza per area fogliare simile nel corso dell'ontogenesi. Il processo è valido per le angiosperme. Fonte: (Echeverría et al., 2019). e, di conseguenza, una minimizzazione dei costi del carbonio da allocare alla sintesi dei condotti xilematici, mantenendo invariata la quantità di carbonio utilizzata per unità di area fogliare (Echeverría et al., 2019; Olson et al., 2014; Petit et al., 2008). Il diametro di un vaso all'apice aumenta proporzionalmente con l'altezza della pianta secondo la relazione $VD_{apex} \propto H^{0.2}$ (Olson et al., 2014; Rosell & Olson, 2014). Diversamente rispetto alle angiosperme, le gimnosperme non mostrano questa caratteristica (Anfodillo, 2019). Il diametro di un vaso alla base del fusto di una pianta si può stimare attraverso l'altezza stessa della pianta approssimativamente attraverso la relazione $VD_{base} \propto H^{0.4}$ (Olson et al., 2014; Rosell & Olson, 2014) se si considerano piante diverse e di latifoglie. Il *widening* in una pianta ha esponente 0.2, ma se si confrontano piante diverse (di altezza diversa) si ottiene un esponente di 0.4. Questo perché al *widening* di 0.2 è compreso anche l'aumento apicale di 0.2.

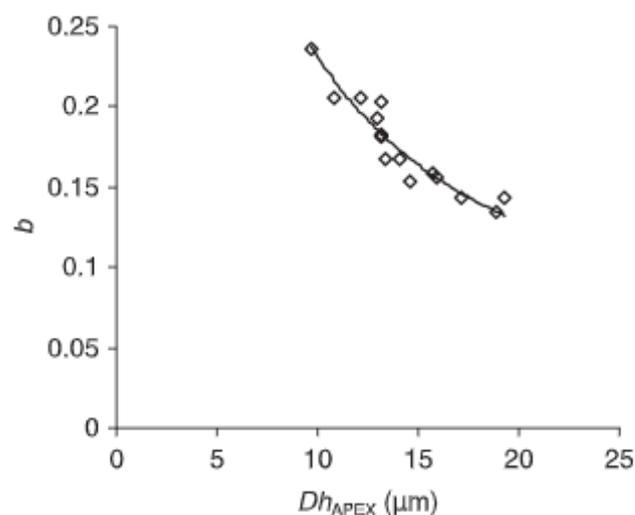


Figura 1.10 Relazione tra il diametro idraulico (Dh_{APEX}) stimato con l'equazione $Dh=aL^b$ con $L=0.1\text{cm}$ e l'esponente b che esprime il grado di tapering dei condotti xilematici. Fonte: Petit et al. (2008).

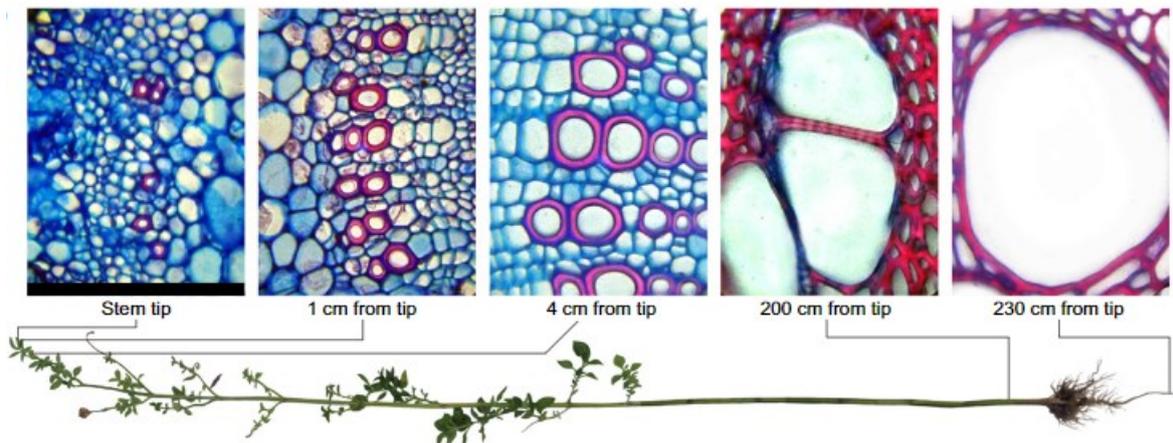


Figura 1.11 Sezioni trasversali dei condotti xilematici in *Leonotis leonurus*. Il widening dei condotti prosegue anche nelle radici. La barra al di sotto della prima fotografia equivale a 100 μm . Fonte: Olson et al. (2021).

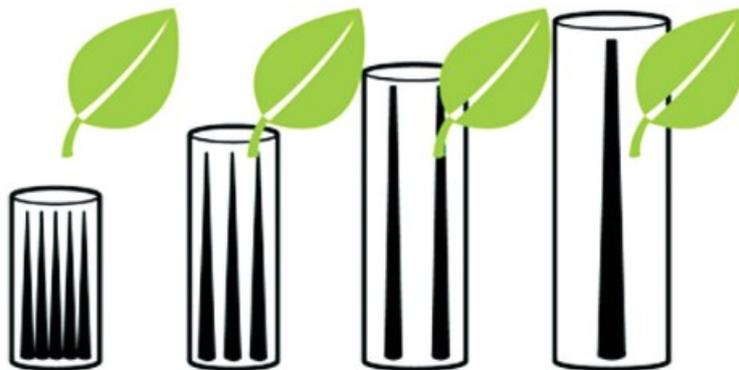


Figura 1.12 Con la crescita di una pianta (cilindri bianchi), per ogni unità di area fogliare (foglie verdi), il numero dei condotti xilematici (tronchi di cono neri) diminuisce, aumenta il loro diametro apicale e la catadiastole rimane costante, garantendo una conduttanza per area fogliare simile nel corso dell'ontogenesi. Il processo è valido per le angiosperme. Fonte: (Echeverría et al., 2019).

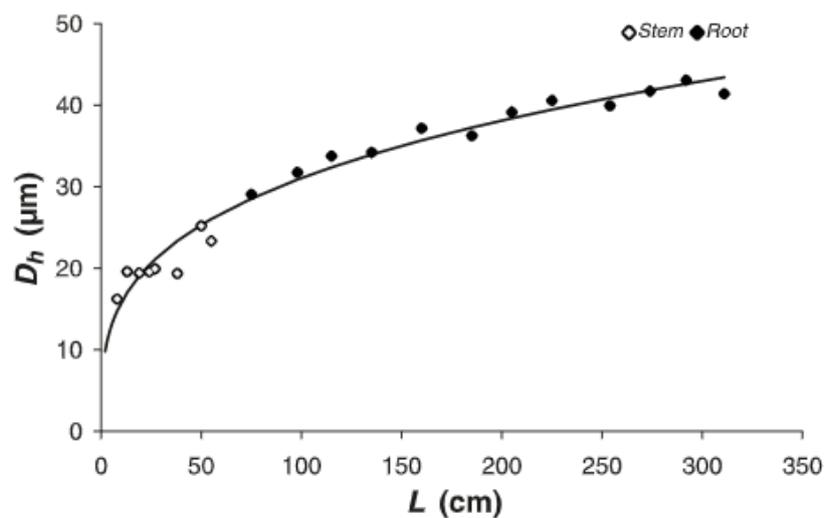


Figura 1.13 Variazione del diametro idraulico (D_h) con la lunghezza del percorso (L) dall'apice del fusto all'apice radicale. Fonte: Petit et al. (2009).

Una ulteriore caratteristica da tenere in considerazione nello studio dell'architettura idraulica delle piante vascolari è l'indipendenza dei condotti, che si possono idealmente considerare come *pipes* presentanti un allargamento verso la base. Ciò viene dimostrato quando si hanno ramificazioni laterali prese ad uno stesso potenziale idrico, le quali non influenzano il flusso verso l'apice (Petit et al., 2008).

Ricerche recenti hanno messo in luce un aspetto peculiare per le latifoglie: nelle foglie vi è coalescenza (*furcation*) dei vasi, che richiama le osservazioni di Savage et al. (2010). Idraulicamente le foglie sono composte da un settore più distale di diffusione dove i vasi nel mesofillo integrano la coalescenza e da un settore che riproduce analogamente il Widenend Pipe Model che si osserva nel fusto (Lechthaler et al., 2019; Rosell & Olson, 2019). Il diametro idraulico nelle foglie scala proporzionalmente alla distanza dall'apice della nervatura centrale con un esponente circa doppio rispetto a quanto si registra nel fusto ($b=0.42$). Analogamente al fusto, fenomeni di cavitazione avvengono prima nei vasi con diametro più ampio rispetto a vasi con diametro minore (Lechthaler et al., 2019).

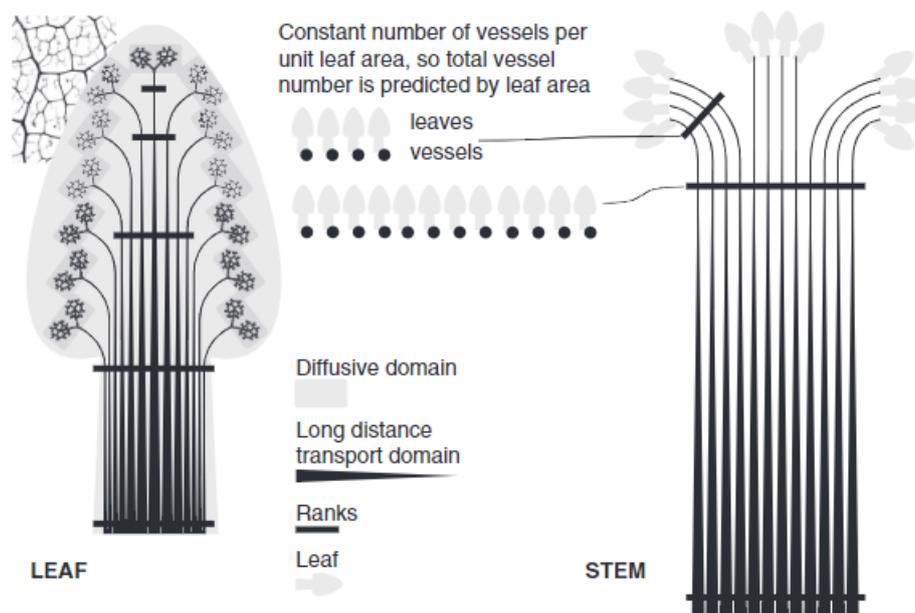


Figura 1.14 Schema del sistema idraulico in una pianta. A sinistra la foglia integra la coalescenza (*furcation*) dei vasi. Fonte: Rosell & Olson, (2019).

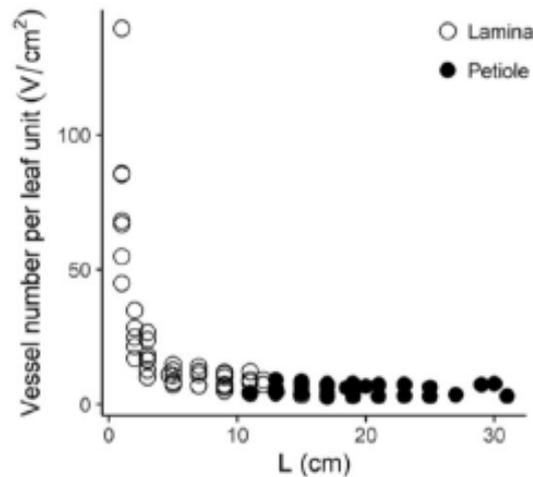


Figura 1.15 Densità dei vasi all'aumentare della distanza dall'apice all'interno di una foglia. Fonte: Lechthaler et al. (2019).

Recentemente è avvenuta la formalizzazione del Widened Pipe Model grazie al lavoro di Koçillari et al. (2021). Il modello considera dei condotti indipendenti, i quali si sviluppano dall'apice alla base con una catadiastole che è universale tra i fusti delle piante terrestri. I vincoli a quali i condotti delle piante sono soggiogati sono il costo della resistenza R e il costo del *widening* W , il quale riflette il rischio di cavitazione e il costo di allocazione del carbonio.

Per il costo del *widening* vi sono due fattori che intervengono nel modellare la catadiastole dei condotti: il primo è la protezione dal rischio di embolie, secondo il quale condotti più larghi sono più suscettibili a cavitazione rispetto ai condotti più stretti; il secondo è l'uso del carbonio necessario alla sintesi dei condotti stessi, per il quale un condotto quasi cilindrico richiede più carbonio di un condotto con un grado di *widening* più alto.

Il compromesso ottimale tra R e W viene risolto attraverso l'ottimizzazione multiobiettivo di Pareto, che porta a una simultanea minimizzazione della resistenza dei condotti e dei costi del *widening*. Quello che ne consegue è che sebbene vi siano diverse differenze tra le strutture, i condotti delle piante dimostrano profili di *widening* molto simili che ricadono all'interno di un optimum.

Proprio perché il *widening* dipende solo da variabili di scala, esso deve essere universale tra le piante terrestri. Il profilo della catadiastole di un condotto xilematico segue una funzione a potenza solo vicino all'apice del fusto che corrisponde alla relazione $D \propto h^{0.25}$, mentre scendendo lungo il fusto l'area della sezione trasversale del condotto si discosta da quanto predetto dalla relazione fino ad un massimo del 30% verso la base del fusto, diventando meno ampia rispetto a quanto previsto dalla relazione come già osservato da Williams et al. (2019).

Grazie al Widened Pipe Model è possibile spiegare i valori simili di fissazione di carbonio per aree fogliari poste a diverse altezze e la produttività legnosa per unità di area fogliare che si mantiene

simile con la crescita di una pianta. L'analogia con il *pipe* del modello di Shinozaki et al. (1964a) si rispecchia nel Widened Pipe Model perché per una data altezza di una pianta deve necessariamente esservi un numero costante di condotti paralleli per unità di area fogliare. Un fattore chiave su cui si è focalizzato il modello più recente è l'economia del carbonio che risulta essere un importante vettore della selezione naturale per modellare il sistema di trasporto delle piante. Le nuove conoscenze acquisite riguardo l'architettura idraulica delle piante permettono di formulare delle previsioni riguardo i futuri scenari dei cambiamenti climatici: se saranno più frequenti condizioni di siccità le piante più alte saranno maggiormente soggette a fenomeni di cavitazione perché possiedono condotti più larghi e quindi più suscettibili al verificarsi di embolie rispetto alle piante più basse che presentano condotti più sottili. D'altro canto, nell'Artico le temperature più miti potranno favorire la presenza di condotti più ampi e quindi la vita di piante più alte (Koçillari et al., 2021). Il legame tra l'idraulica delle piante e i cambiamenti climatici, dunque, rivestirà un ruolo importante nel prossimo futuro della gestione forestale.

1.2 Obiettivi

L'analisi di come varia la distribuzione degli elementi di conduzione non è un compito semplice; per indagare ciò è stato sfruttato il fenomeno della discesa della chioma. Quando una latifoglia subisce un repentino aumento dell'esposizione alla luce, come ad esempio con una matricina dopo un taglio di ceduzione, essa tende ad emettere gemme avventizie e rami epicormici lungo il fusto, producendo nuova chioma. In questo lavoro si è utilizzata questa risposta fisiologica per testare come possa cambiare l'architettura idraulica della pianta in seguito all'emissione di nuove foglie.

Facendo riferimento ai modelli architetturali sopra descritti, sia il Pipe Model che il WBE Model non sono in grado di rispondere al quesito, in quanto considerano una pianta idealizzata troppo semplificata che presenta le foglie della chioma poste tutte alla stessa altezza. Il modello di Savage et al. (2010) prevede la coalescenza dei vasi scendendo lungo il fusto, quindi, trascurando le considerazioni funzionali del modello, non si dovrebbe osservare una variazione sia del numero che del diametro dei vasi al di sotto della chioma. Viceversa, secondo il Widened Pipe Model che ammette che le foglie possano trovarsi a diverse altezze, con l'emissione di nuove foglie vi deve essere la comparsa di nuovi condotti, in quanto ogni unità fogliare è servita da uno specifico fascio di condotti, funzionalmente indipendenti per quanto riguarda il trasporto xilematico dalle radici alle foglie.

Idealmente, se le nuove foglie comparissero al di sotto della chioma precedente al taglio di ceduzione, si dovrebbe osservare un aumento del numero dei condotti lungo il fusto, la cui ampiezza

deve essere minore rispetto agli altri condotti precedentemente formati perché il percorso dalle nuove foglie alle radici è più breve e deve presentarsi la catadiastole come negli altri condotti. Dai risultati delle analisi ci si aspetta quindi di osservare uno spostamento della distribuzione diametrica dei vasi verso valori di ampiezza minori all'interno degli anelli formati in seguito al taglio di ceduzione. Oltre a ciò, il numero dei nuovi vasi dovrebbe essere proporzionale alla quantità di chioma nuova formata.

L'obiettivo dello studio è quindi quello di testare le previsioni del Widened Pipe Model nel fenomeno di discesa della chioma in alcune matricine in seguito al taglio di ceduzione. Un primo approccio all'argomento è stato il lavoro di Bicego (2021), rispetto al quale questo studio è il proseguimento.

MATERIALI E METODI

1.3 Sito di studio e specie trattate

Il sito di studio è collocato all'interno della Regione Marche, in Provincia di Macerata, nel Comune di San Severino Marche (MC), più precisamente all'interno della Riserva Naturale del Monte San Vicino e del Monte Canfai. Vi si trovano prevalentemente boschi misti governati a ceduo matricinato, come del resto si riscontrano frequentemente lungo gli Appennini. I siti di campionamento si trovano sui versanti esposti a Nord-Est tra i monti San Vicino (1483m s.l.m.), Faldobono (1277m s.l.m.) e Vincola (911m s.l.m.), a una quota di circa 900m s.l.m. nei pressi di una strada forestale. La presenza di diverse grotte evidenziate dalla cartografia lasciano intuire la natura carsica del luogo e quindi il substrato di rocce calcaree che caratterizzano l'ambiente.

Le piante campionate appartengono alle seguenti specie:

- *Acer opalus obtusatum* (Waldst & Kit. ex Willd.) Gams.
- *Carpinus betulus* L.
- *Ostrya carpinifolia* Scop.

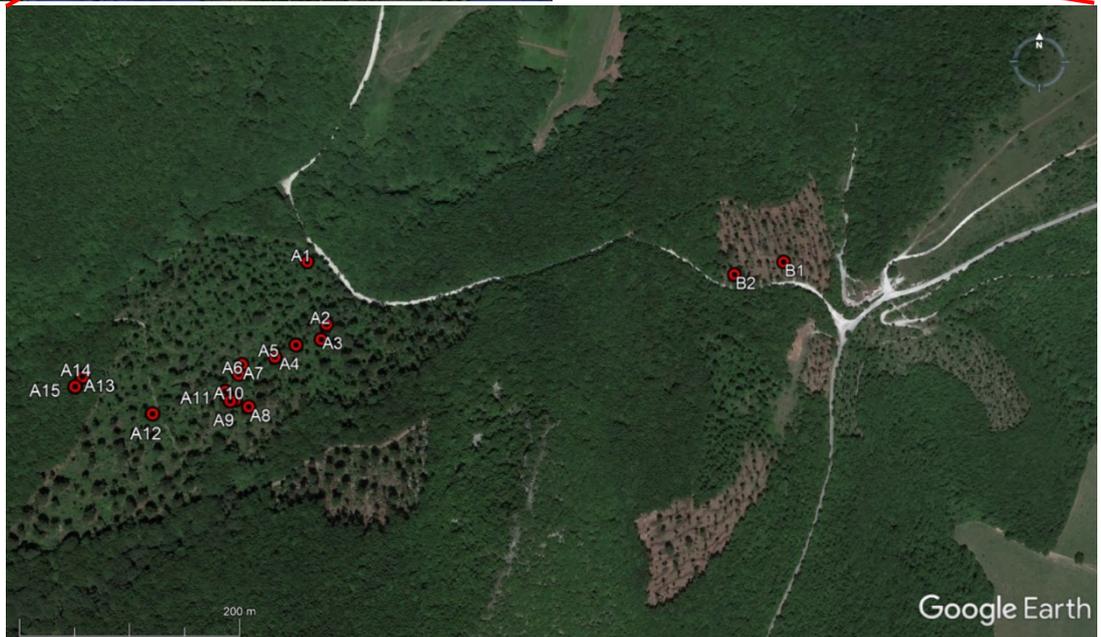
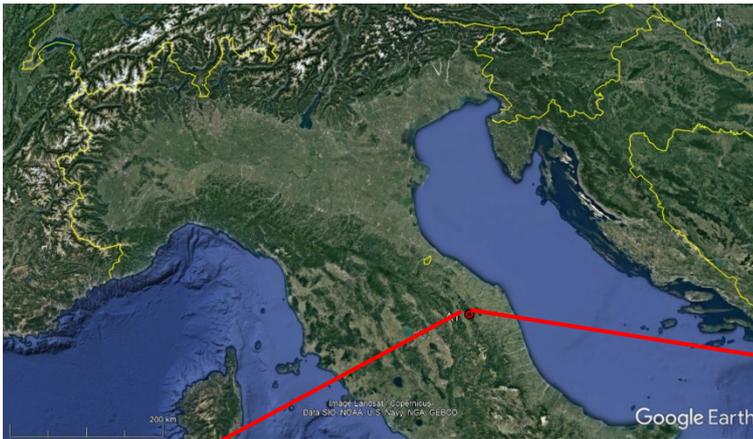


Figura 1.16 Inquadramento dei siti di campionamento. Fonte mappa: Google Earth.

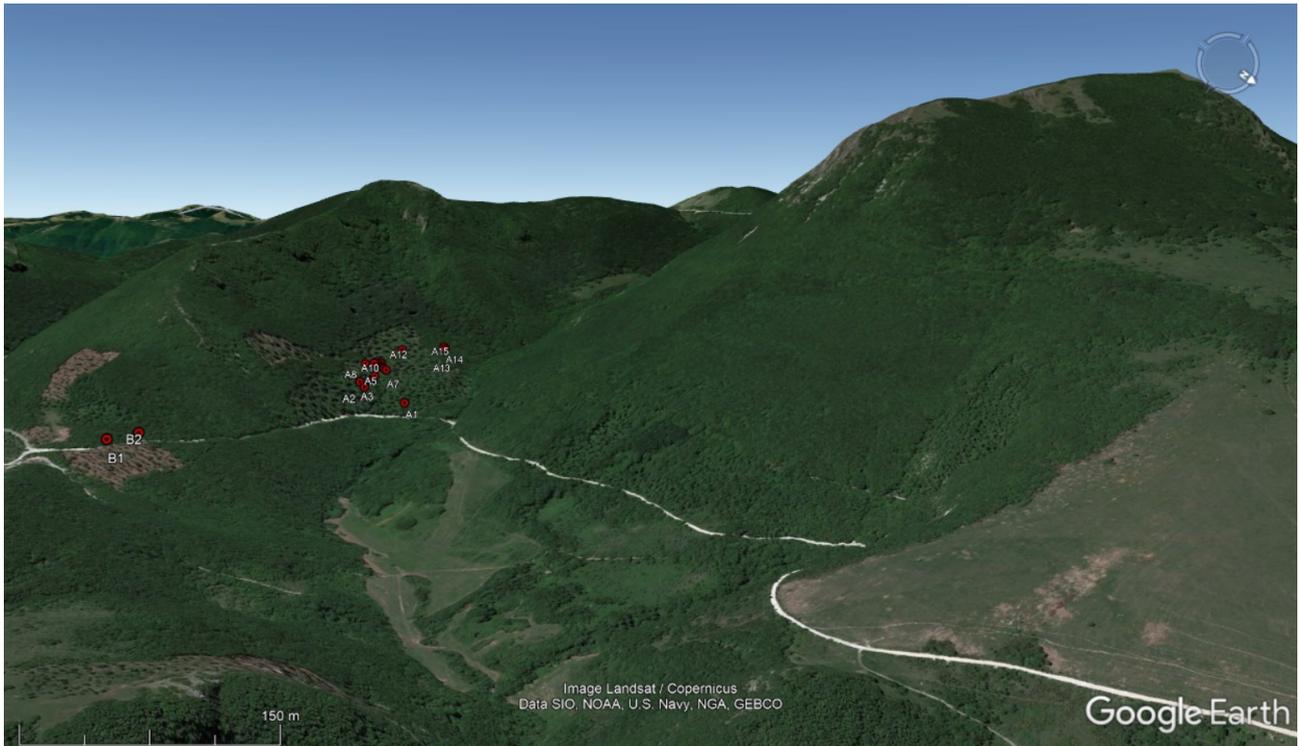


Figura 1.17 Inquadramento 3D dei siti di campionamento. Fonte mappa: Google Earth.

1.4 Metodi di campionamento

Il campionamento è stato condotto il 26 agosto 2020. La scelta del periodo è stata dettata da due motivi principali: in primo luogo perché la presenza delle foglie ha potuto garantire un veloce riconoscimento delle specie, in secondo luogo perché in quel periodo la stagione vegetativa è quasi terminata e si può campionare quindi tutto lo xilema prodotto durante l'anno. Sono state prelevate due carote a petto d'uomo (1,30 m) per ogni pianta campionata per mezzo di un succhiello di Pressler con diametro della sezione del trapano di 5 mm.

Per ogni pianta sono stati rilevati i seguenti parametri:

- Coordinate geografiche
- Anno di ceduzione
- Parametri stazionali
 - Altitudine
 - Pendenza
 - Esposizione
- Parametri dendrometrici
 - Diametro del fusto a 1,30 m (DBH)
 - Altezza

- Altezza d’inserzione della chioma
- Raggio di chioma
- Stima di copertura della chioma lungo il fusto

Gli individui campionati vegetavano in soprassuoli ceduati in diverse stagioni silvane, in tempi variabili da 1 a 4 anni prima del campionamento. Sono state scelte sia piante che presentavano una marcata discesa della chioma che piante che dimostravano mediamente o per nulla il fenomeno.

Sono stati prelevati anche alcuni individui con funzione di controllo, in una zona non ancora ceduata.

1.5 Individui arborei campionati

Nella tabella sottostante sono riassunte le caratteristiche delle piante analizzate.

Tabella 2 Caratteristiche delle piante analizzate.

Codice	Specie	Anni post taglio	Quantità chioma bassa	Altezza (m)	DBH (cm)
A1	<i>Carpinus betulus</i>	4	Media	11,0	15,9
A3	<i>Ostrya carpinifolia</i>	3	Bassa	13,5	16,5
A6	<i>Acer opalus obtusatum</i>	4	Media	11,0	11,0
A7	<i>Acer opalus obtusatum</i>	4	Bassa	9,0	11,0
A10	<i>Acer opalus obtusatum</i>	3	Nulla	14,5	16,0
A11	<i>Carpinus betulus</i>	3	Elevata	9,0	12,5
A12	<i>Ostrya carpinifolia</i>	0	Elevata	14,0	27,0
A13	<i>Acer opalus obtusatum</i>	0	-	11,0	12,0
A14	<i>Acer opalus obtusatum</i>	0	-	10,2	11,6

1.6 Misurazioni anatomiche

Dai campioni prelevati sono state effettuate delle sezioni anatomiche trasversali con un microtomo rotativo (RM2245 Leica, Heidelberg, Germany) dello spessore variabile fra 15 e 20 μm . I campioni sono stati conservati in una soluzione di acqua e etanolo fino al momento del taglio. Per il protocollo di taglio si è provveduto per le specie con legno più tenero ad effettuare direttamente le sezioni. Con le specie con legno più duro i campioni sono stati riscaldati in una soluzione di acqua e glicerolo per un tempo variabile dai 20 ai 60 minuti prima di effettuare il taglio. In alcuni casi, per le specie che presentavano vasi di grandi dimensioni, i campioni sono stati trattati con un fluido non newtoniano a base di amido di mais, come da protocollo di Schneider & Gärtner, (2013). Dopo il taglio, per le specie fortemente tanniche, le sezioni sono state trattate con ipoclorito di sodio per 10 minuti. La colorazione è stata effettuata con una soluzione di Safranina all’1% e Astrablu allo 0,5%. Successivamente le sezioni sono state pulite con acqua e disidratate con lavaggi con soluzioni a concentrazione crescente di etanolo e infine sono state fissate permanentemente su vetrini tramite i montanti Eukitt UV (O.

Kindler GmbH) o Euparal (C. Roth GmbH). Le immagini sono state ottenute con uno scanner D-Sight 2.0 (A. Menarini Diagnostics s.r.l., Florence, Italy) ad un ingrandimento di 200X e in seguito analizzate tramite software ROXAS (Prendin et al., 2017; von Arx et al., 2013, 2016; von Arx & Carrer, 2014; Wegner et al., 2013).

1.7 Analisi delle dimensioni dei lumi cellulari

Per l'analisi delle dimensioni dei lumi cellulari si è preferito lavorare con l'area anziché con il diametro per via della forma irregolare dei vasi nelle sezioni trasversali. Per rappresentare la distribuzione delle aree si è scelto di utilizzare la *cumulative distribution function* (CDF), la quale rappresenta la funzione di probabilità di superamento $P(X > x_i)$ del valore di area considerato (x_i) dopo aver cumulato tutti i valori di area considerati. La curva ha andamento decrescente: maggiore è la pendenza della CDF per un dato valore di area x_i , maggiore sarà la densità di probabilità associata al valore di area stesso.

Sono state calcolate le CDF per ogni anello di crescita, per la somma degli anni post taglio e per la somma del medesimo numero di anni pre taglio. In seguito sono stati calcolati i quartili delle CDF pre e post taglio. Infine sono state elaborate delle distribuzioni di frequenza delle aree dei vasi per classi di ampiezza di $100 \mu\text{m}^2$, ma si sottolinea che le CDF rappresentano una modalità più oggettiva per esprimere le distribuzioni delle aree dei vasi, in quanto non vi è la soggettività imposta dalla scelta dell'ampiezza delle classi.

Per l'analisi statistica sono state confrontate le mediane delle distribuzioni con test non parametrico U di Mann-Whitney, usando il software Past4. La scelta dell'uso della mediana, anziché della media, è stata necessaria in quanto le distribuzioni sono non normali. Se una distribuzione presenta un valore di mediana più basso rispetto alla mediana di un'altra distribuzione significa che il 50% dei dati è compreso in un valore di lume più basso e quindi sono presenti più vasi piccoli (Figura 1.).

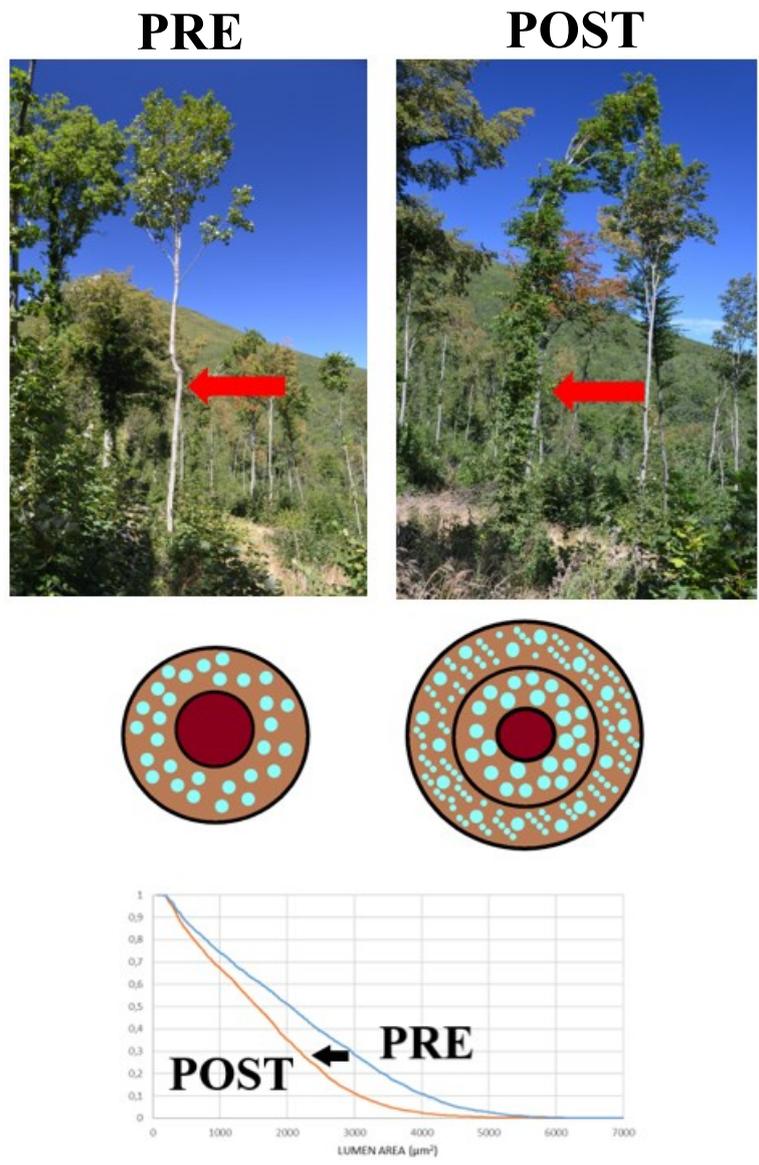


Figura 1.18 Risultati attesi dallo studio. In seguito alla discesa della chioma dopo il taglio di ceduzione ci si aspetta di osservare un aumento dei vasi di minor dimensione che porta ad uno scostamento fra le CDF pre e post taglio.

2 RISULTATI E DISCUSSIONE

Le analisi hanno dato luogo a risultati che presentano una certa variabilità. Ciò che si osserva è un marcato incremento dello spessore degli anelli legnosi comune a tutti i campioni per gli anni post ceduzione, mentre per i campioni che vegetavano in particelle non ceduate non si sono registrate differenze rilevanti tra i vari anelli.

Facendo riferimento alla specie *Carpinus betulus*, il campione A1 (**Errore. L'origine riferimento non è stata trovata.**), con 4 anni post taglio di ceduzione e una percentuale media di chioma bassa, presenta una considerevole differenza nelle CDF tra gli anni pre e post taglio. Analizzando le CDF annuali (**Errore. L'origine riferimento non è stata trovata.**) si osserva come i quattro anni pre taglio (2016-2013) siano piuttosto simili e si mantengano più elevate rispetto agli anni post taglio (2020-2017). Concentrandosi su questi ultimi è interessante sottolineare come la probabilità di trovare cellule mediamente più piccole rispetto agli anni precedenti alla ceduzione sia più marcata nei primi tre anni dal taglio, mentre al quarto anno (2020) la distribuzione tende a spostarsi verso l'alto; ciò significa che l'anatomia dei vasi tende a portarsi verso quella originaria precedente al taglio, favorendo la crescita della chioma alta piuttosto che quella della chioma bassa. Per un più facile paragone si possono confrontare i vari quartili delle distribuzioni (**Errore. L'origine riferimento non è stata trovata.**): per il primo quartile (25%) i valori tra pre e post taglio sono rispettivamente di $1107 \mu\text{m}^2$ e $904 \mu\text{m}^2$, mentre per il secondo quartile (50%) sono rispettivamente di $2142 \mu\text{m}^2$ e $1684 \mu\text{m}^2$ e per il terzo quartile (75%) di $3258 \mu\text{m}^2$ e $2451 \mu\text{m}^2$. Il test statistico conferma la dissimilarità fra le due distribuzioni.

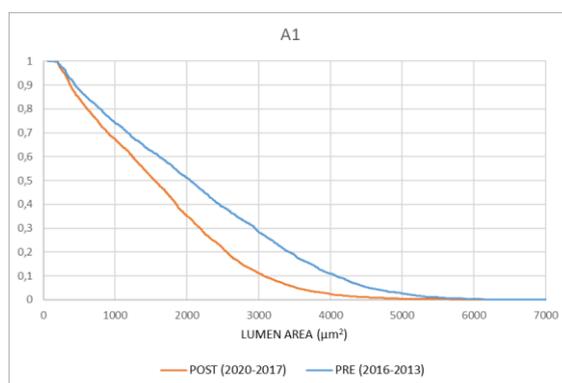


Figura 2.1 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A1 (*Carpinus betulus*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

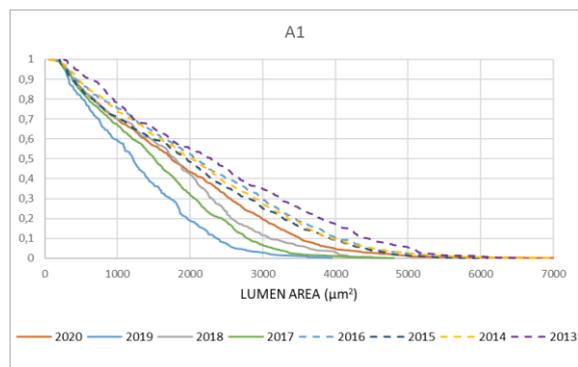
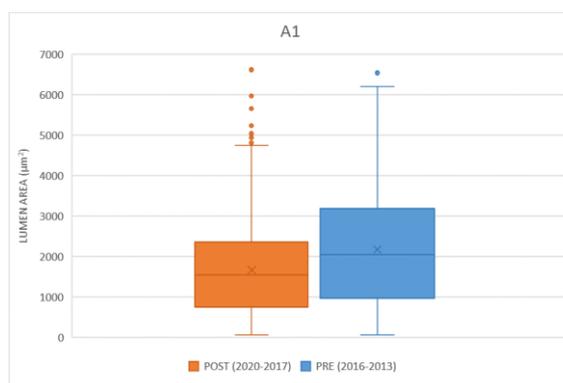


Figura 2.2 Confronto fra le CDF annuali per il campione A1 (*Carpinus betulus*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.



	LA POST		LA PRE
N:	2565	N:	2406
Mean rank:	1153,7	Mean rank:	1332,3
Mann-Whitn	2,44E+06		
z :	-12,689	p (same med.):	6,78E-37
Monte Carlo p (same med.):			0,0001

Figura 2.3 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A1 (*Carpinus betulus*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post 1552 μm^2 ; pre 2047 μm^2 .

Il campione A11 presentava 3 anni post taglio di ceduzione e abbondante chioma bassa lungo il fusto. La differenza fra gli anni pre e post taglio si nota maggiormente a partire dal secondo quartile, con il terzo quartile che presenta valori rispettivamente di 2848 μm^2 e 2145 μm^2 (Figura 2.6). Viceversa, per valori di area dei vasi più piccoli le differenze sono meno marcate con valori del primo quartile non molto distanti fra loro ma con quelli degli anni post taglio che si mantengono sempre più bassi rispetto a quelli degli anni pre taglio (Figura 2.4, Figura 2.5). Nonostante la differenza meno marcata fra le CDF pre e post taglio rispetto al campione precedente, si osserva dal test statistico che la differenza è significativa.

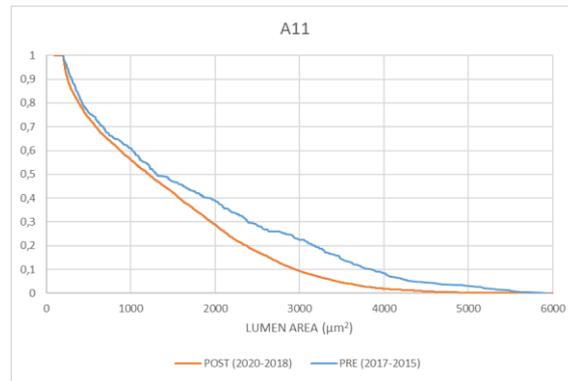


Figura 2.4 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A11 (*Carpinus betulus*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

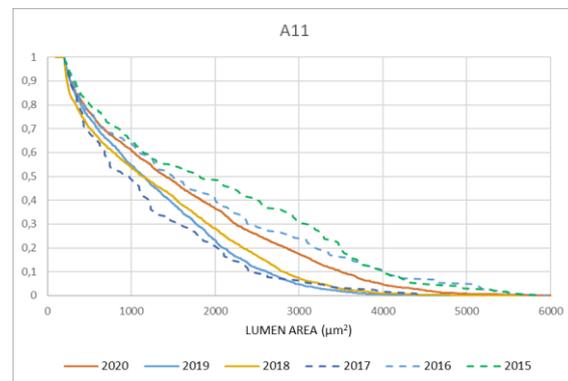
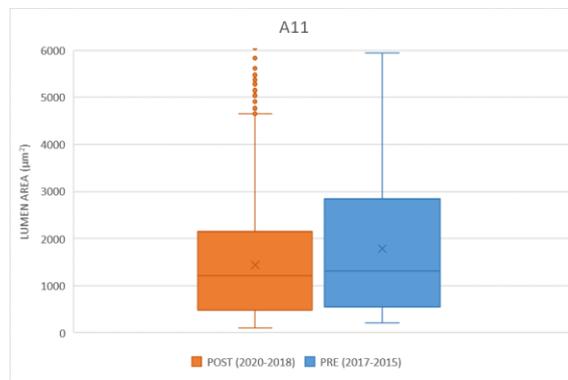


Figura 2.5 Confronto fra le CDF annuali per il campione A11 (*Carpinus betulus*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.



	LA POST		LA PRE
N:	6037	N:	510
Mean rank:	2990,4	Mean rank:	283,61
Mann-Whitn	1,35E+06		
z :	-4,5641	p (same med.):	5,02E-06
Monte Carlo p (same med.):			0,0001

Figura 2.6 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A11 (*Carpinus betulus*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post $1215 \mu\text{m}^2$; pre $1311 \mu\text{m}^2$.

Per la specie *Ostrya carpinifolia* con il campione A3 si possono apprezzare delle differenze fra le distribuzioni meno marcate. In questo caso gli anni posteriori al taglio di ceduzione sono 3 e la percentuale di discesa della chioma è bassa. Proprio quest'ultimo motivo è la causa da ascrivere alla differenza poco marcata nelle CDF tra pre e post taglio. Le due distribuzioni si mantengono simili

per diametri dei lumi vasali (al di sotto di $1500 \mu\text{m}^2$) mentre per i vasi più grandi si notano delle probabilità leggermente più basse di trovare cellule grandi negli anni post rispetto agli anni pre taglio di ceduzione (Figura 2.7). Anche in questo caso si osserva come dopo alcuni anni dal taglio, in questo caso già dopo 3 anni, la distribuzione di probabilità tenda a portarsi verso le distribuzioni degli anni precedenti al taglio (Figura 2.8). I valori dei quartili tra pre e post taglio sono rispettivamente: $641 \mu\text{m}^2$ e $792 \mu\text{m}^2$ per il primo quartile; $2050 \mu\text{m}^2$ e $1756 \mu\text{m}^2$ per il secondo quartile; $3710 \mu\text{m}^2$ e $3139 \mu\text{m}^2$ per il terzo quartile (Figura 2.9). Nonostante lo scostamento meno marcato fra le condizioni pre e post taglio è possibile comunque affermare che vi è una differenza significativa fra le due distribuzioni.

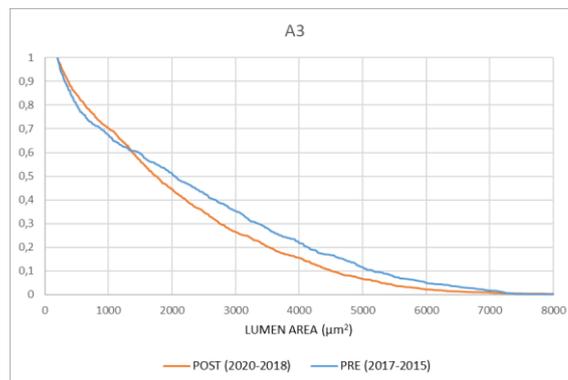


Figura 2.7 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A3 (*Ostrya carpinifolia*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

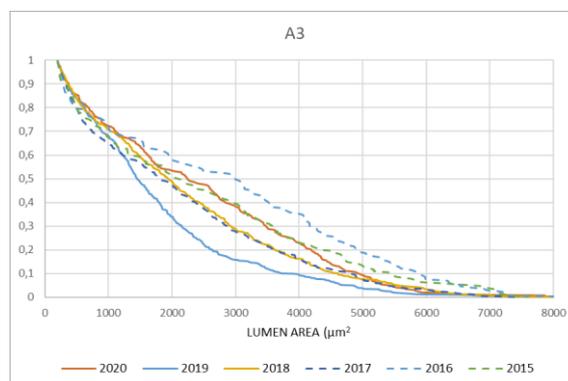


Figura 2.8 Confronto fra le CDF annuali per il campione A3 (*Ostrya carpinifolia*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.

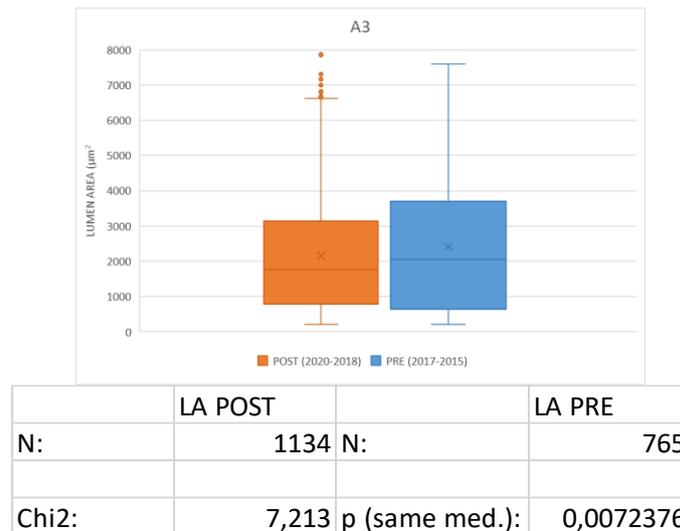


Figura 2.9 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A3 (*Ostrya carpinifolia*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post 1755 μm^2 ; pre 2049 μm^2 .

Passando alla specie *Acer opalus obtusatum*, nel campione A6 i risultati sembrano apparentemente non soddisfare adeguatamente le aspettative poste, in quanto le CDF fra pre e post taglio di ceduzione non differiscono di molto (Figura 2.10, Figura 2.11) nonostante i 4 anni dal taglio di ceduzione e la discreta presenza di chioma lungo il fusto. Nonostante ciò, le distribuzioni risultano statisticamente differenti (Figura 2.12). È stato osservato che sommando i dati ottenuti con l'analisi di due vetrini provenienti da due carotaggi effettuati in punti diversi della pianta i risultati migliorano leggermente. Un'ulteriore miglioria dei risultati è stata ottenuta curando più accuratamente il processo di *cell editing* al termine dell'analisi automatica con il software ROXAS. In questo caso la CDF degli anni post taglio risulta leggermente più bassa rispetto a quella degli anni pre taglio. Una considerazione importante, come già suggerito da Bicego (2021), è quella di consigliare di prelevare campioni che consentano di analizzare un cospicuo numero di cellule per garantire solidità alle analisi ed evitare possibili errori nel campionare ad esempio legno di reazione. Vi è al contempo un secondo fattore importante da tenere in considerazione, ovvero l'impossibilità di separare la crescita, e quindi le osservazioni, della chioma alta da quella bassa; ciò comporta un disturbo che può inficiare i risultati. Per ovviare a ciò occorrerebbe lavorare in condizioni controllate, ma ciò richiede un cospicuo dispendio di tempo e di risorse.

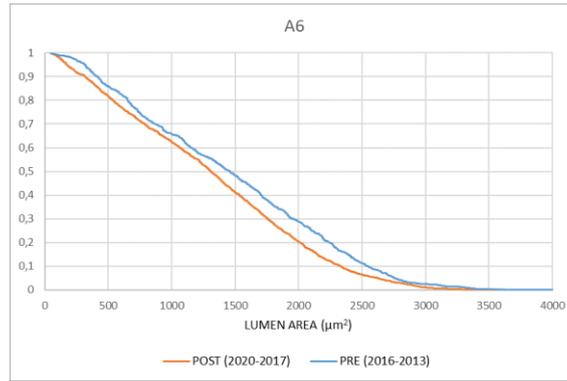


Figura 2.10 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A6 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

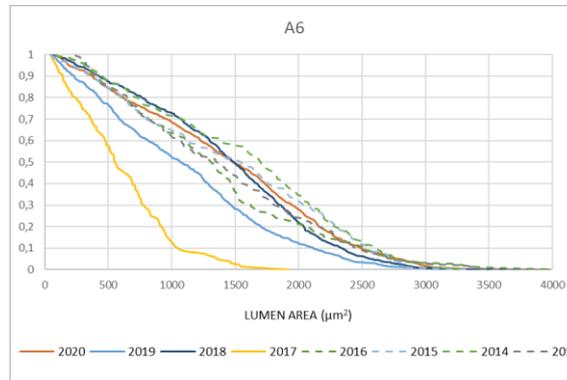
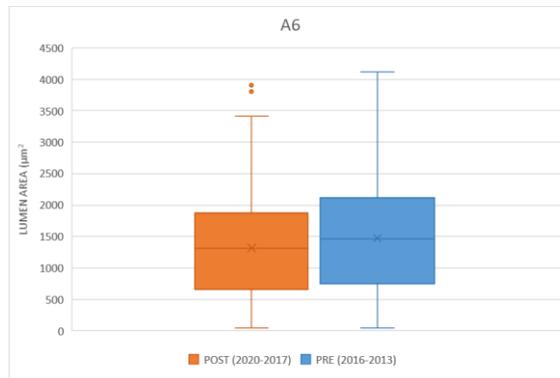


Figura 2.11 Confronto fra le CDF annuali per il campione A6 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.



	LA POST		LA PRE
N:	2534	N:	891
Mean rank:	1232,3	Mean rank:	480,71
Mann-Whitn	1,01E+06		
z :	-4,732	p (same med.):	2,22E-06
Monte Carlo p (same med.):			0,0001

Figura 2.12 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A6 (*Acer opalus obtusatum*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post 1308 μm^2 ; pre 1461 μm^2 .

Il campione A7 dimostra adattamenti simili al primo campione descritto. Gli anni post taglio sono 4 e vi è una bassa percentuale di chioma bassa. Si osserva una netta differenza fra le CDF pre e post taglio, con quest'ultima che si mantiene sempre più bassa rispetto alla precedente (Figura 2.13). In questo caso i valori del primo quartile tra pre e post taglio sono rispettivamente di 1074 μm^2 e 919

μm^2 , quelli del secondo quartile di $1621 \mu\text{m}^2$ e $1367 \mu\text{m}^2$, mentre quelli del terzo quartile di $2150 \mu\text{m}^2$ e $1867 \mu\text{m}^2$ (Figura 2.15).

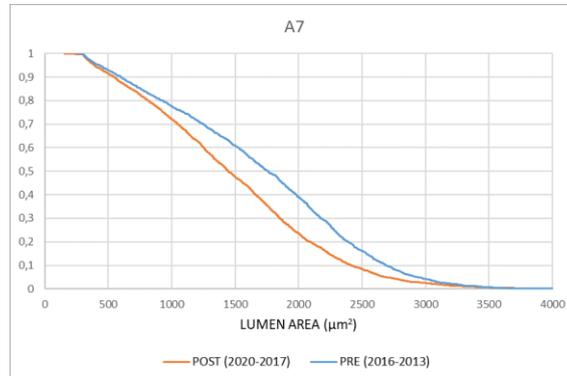


Figura 2.13 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A7 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

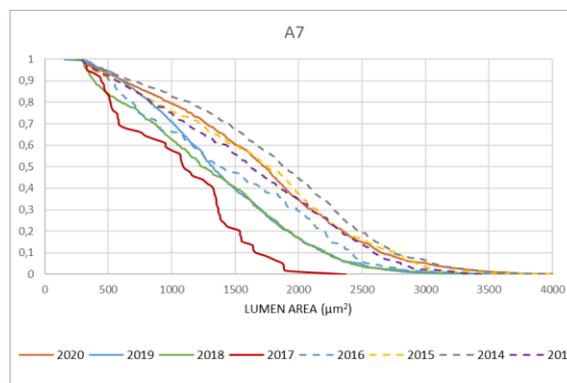
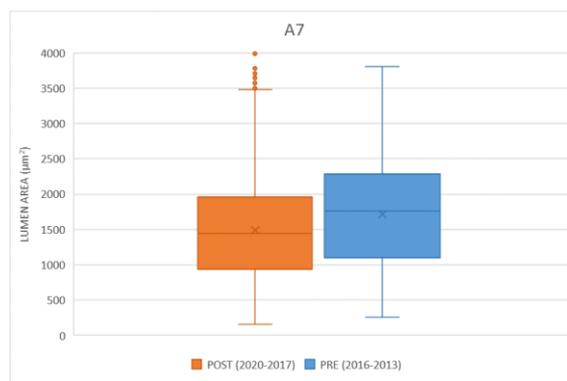


Figura 2.14 Confronto fra le CDF annuali per il campione A7 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.



	LA POST		LA PRE
N:	3054	N:	1401
Mean rank:	1442,9	Mean rank:	785,06
Mann-Whitn	1,76E+06		
z :	-9,4334	p (same med.):	3,97E-21
Monte Carlo p (same med.):			0,0001

Figura 2.15 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A7 (*Acer opalus obtusatum*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post $1446 \mu\text{m}^2$; pre $1761 \mu\text{m}^2$.

Il campione A10, con la caratteristica di non aver dimostrato il fenomeno di discesa della chioma in seguito al taglio di ceduzione (avvenuto 3 anni precedentemente al campionamento), secondo le ipotesi precedentemente esposte non dovrebbe dimostrare differenze nelle CDF tra pre e post taglio. Ciò perché l'assenza di nuova chioma emessa lungo il fusto dovrebbe comportare l'assenza di formazione di nuovi condotti xilematici di grandezza minore rispetto ai vasi già presenti. Con l'analisi di un solo carotaggio i risultati non soddisfano questa aspettativa. Si è provveduto quindi ad analizzare anche il secondo carotaggio come già fatto per A6, arrivando a risultati più vicini alle ipotesi con uno scostamento poco marcato tra la CDF pre taglio e quella post taglio (Figura 2.16). I valori si mantengono piuttosto simili per valori inferiori ai $1000 \mu\text{m}^2$ e per valori superiori ai $3000 \mu\text{m}^2$, mentre per i valori intermedi vi è una leggera differenza. Analogamente a quanto espresso in precedenza, sembra che, avendo a disposizione un maggior numero di dati, i risultati possano migliorare sensibilmente. Osservando le distribuzioni annuali del campione vi sono valori piuttosto simili con degli scostamenti più rilevanti per l'anno 2019 che si tiene più basso degli altri e per l'anno 2015 che si discosta stando più alto (Figura 2.17). È possibile ipotizzare una certa, seppur non così marcata, variabilità nel corso degli anni, probabilmente legata all'ontogenesi della pianta e in particolare alla dinamica della chioma che difficilmente può essere valutata. Il test statistico sulle mediane delle distribuzioni segnala una differenza significativa fra le due (Figura 2.18). Come ulteriore considerazione, potrebbe essere che la chioma esistente sia cresciuta in modo diverso rispetto alla morfologia precedente: se, ad esempio, la porzione più bassa della chioma alta fosse cresciuta di più, allora potrebbe essere aumentato il numero delle cellule più piccole e ciò comporterebbe lo scostamento che si osserva fra le due distribuzioni.

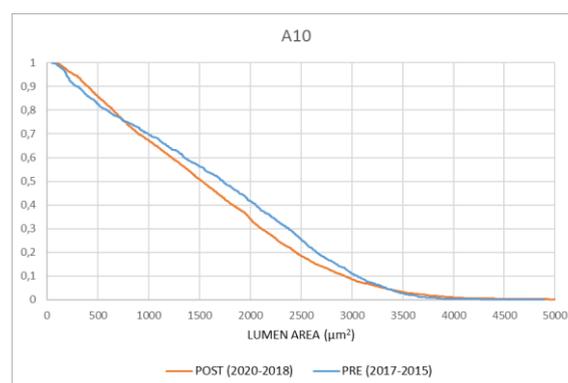


Figura 2.16 Confronto fra le CDF pre e post taglio per un numero eguale di anni per il campione A10 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.

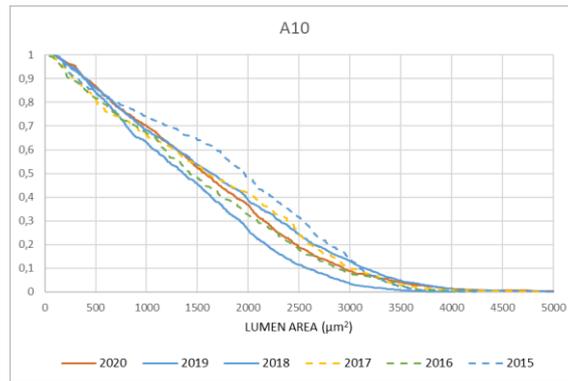
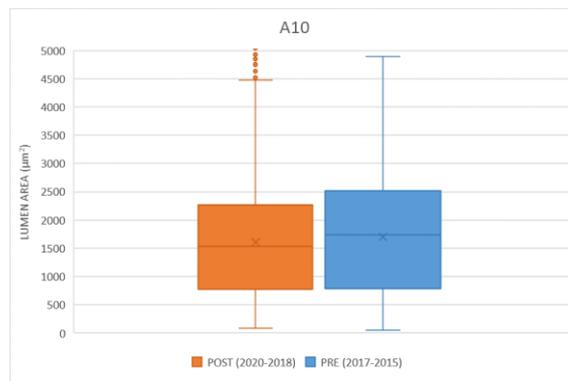


Figura 2.17 Confronto fra le CDF annuali per il campione A10 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$. Le linee tratteggiate corrispondono agli anni pre taglio.



	LA POST		LA PRE
N:	3723	N:	1231
Mean rank:	1834,3	Mean rank:	643,2
Mann-Whitn	2,15E+06		
z :	-3,1406	p (same med.):	0,0016861
Monte Carlo	p (same med.):		0,0017

Figura 2.18 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF pre e post taglio per il campione A10 (*Acer opalus obtusatum*). La differenza fra le mediane risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post 1529 μm^2 ; pre 1730 μm^2 .

Il campione A12, un'*Ostrya carpinifolia*, presenta una situazione differente rispetto agli altri campioni in quanto si tratta di una pianta prelevata al limitare della zona ceduata e risulta vegetata nei pressi di una strada. Avendo probabilmente avuto a disposizione abbondante luce, ha sviluppato la chioma lungo il fusto anche prima dell'ultimo taglio di ceduzione. Si osservano per gli ultimi 4 anni dei valori mediamente più bassi dei lumi vasali rispetto agli anni precedenti, ma vi è una certa variabilità (Figura 2.19, Figura 2.20). Non potendo conoscere l'anno di emissione della chioma lungo il fusto non è possibile porre delle considerazioni a riguardo delle distribuzioni di frequenza delle aree dei lumi dei condotti xilematici. Si consiglia quindi per i campionamenti futuri di evitare le piante con crescita anomala. In questo caso, osservando la significatività statistica della differenza fra la somma degli ultimi tre anni e la somma dei tre anni precedenti, così come rispecchiato dalle aspettative, la pianta presenta delle dinamiche anomale, che inducono l'esclusione dallo studio.

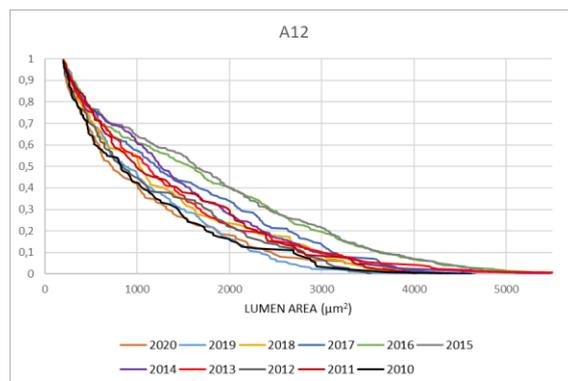
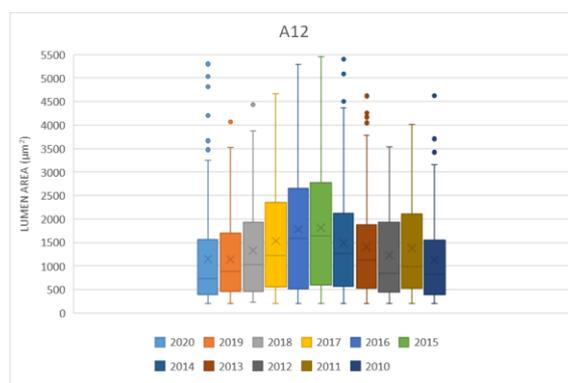


Figura 2.19 Confronto fra le CDF annuali per il campione A12 (*Ostrya carpinifolia*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.



	LA POST Controllo		LA PRE Controllo
N:	470	N:	935
Mean rank:	198,17	Mean rank:	504,83
Mann-Whitn	1,68E+05		
z :	-7,2448	p (same med.):	4,33E-13
Monte Carlo p (same med.):			0,0001

Figura 2.20 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF per il campione A12 (*Ostrya carpinifolia*). La differenza fra le mediane (ottenuta sommando gli anni dal 2020 al 2018 per il POST controllo e sommando gli anni dal 2017 al 2015 per il PRE controllo) risulta statisticamente significativa. Valori mediane: post controllo $866 \mu\text{m}^2$; pre controllo $1554 \mu\text{m}^2$.

Passando alle matricine localizzate in punti dove non sono stati effettuati tagli di ceduzione si ritrovano i campioni A13 e A14, *Acer opalus obtusatum*: si sono osservati valori con una certa variabilità tra gli anni nei quartili delle CDF (Figura 2.21, Figura 2.22, Figura 2.24, Figura 2.25), ma è da sottolineare che per alcuni anelli, quelli più sottili, le cellule disponibili erano veramente ridotte, in alcuni casi ben al di sotto di cento unità per anello, e ciò può inficiare di molto le analisi. Non è comunque identificabile alcuna tendenza significativa e ciò rafforza il fatto che le dimensioni dei condotti xilematici non sono determinati da fattori esterni, bensì unicamente dalla posizione delle foglie lungo il fusto. I test statistici confermano l'assenza di differenze fra le varie distribuzioni, ottenute comparando la somma degli anni 2020-2018 con la somma degli anni 2017-2015 (Figura 2.22, Figura 2.25). La scelta dei suddetti archi temporali è dovuta al fatto che la maggior parte delle matricine presentava tre anni dal taglio di ceduzione. L'uso delle piante controllo è utile per escludere fattori climatici dall'osservazione di scostamenti fra le condizioni pre e post taglio. Si

potrebbe pensare, infatti, che negli ultimi anni ci sia stato qualche fattore climatico che abbia indotto lo scostamento delle CDF. Ciò che si vede è che non vi è alcuna differenza statistica e quindi sulla base di questo è possibile escludere variazioni climatiche. Si può affermare dunque che lo spostamento delle CDF è dovuto alla discesa della chioma.

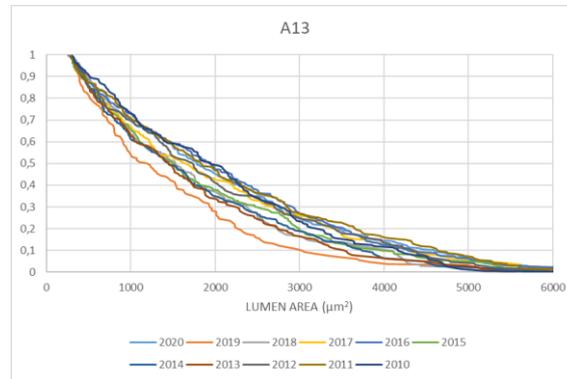
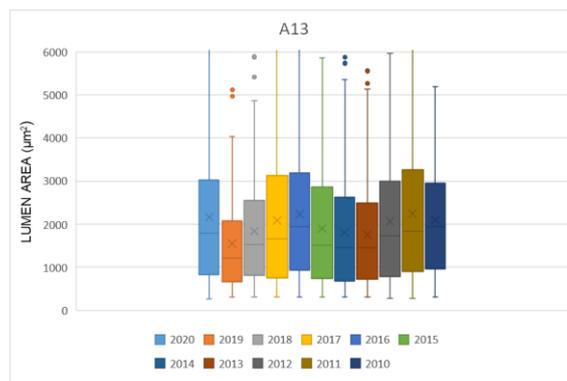


Figura 2.21 Confronto fra le CDF annuali per il campione A13 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.



	LA POST Controllo		LA PRE Controllo
N:	555	N:	679
Mean rank:	269,51	Mean rank:	347,99
Mann-Whitn	1,78E+05		
z :	-1,6279	p (same med.):	0,10355
Monte Carlo	p (same med.):		0,1022

Figura 2.22 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF per il campione A13 (*Acer opalus obtusatum*). La differenza fra le mediane (ottenuta sommando gli anni dal 2020 al 2018 per il POST controllo e sommando gli anni dal 2017 al 2015 per il PRE controllo) non risulta statisticamente significativa.

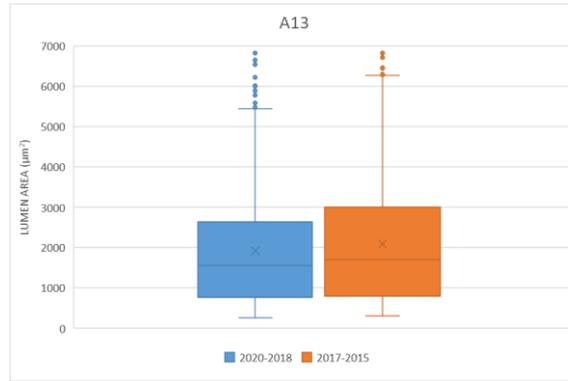


Figura 2.23 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF per il campione A13 (*Acer opalus obtusatum*) ottenuto comparando la somma degli ultimi tre anni (2020-2018) con la somma dei tre anni precedenti (2017-2015). Valori mediane: post controllo 1550 μm^2 ; pre controllo 1708 μm^2 .

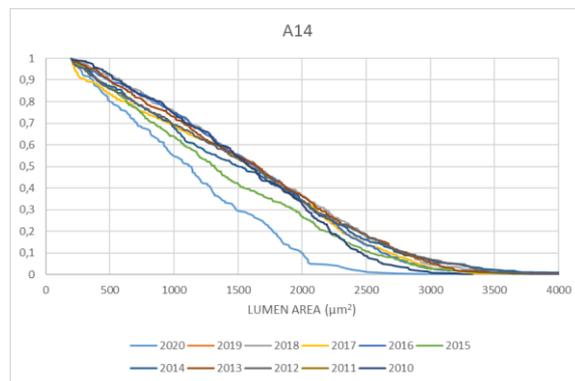
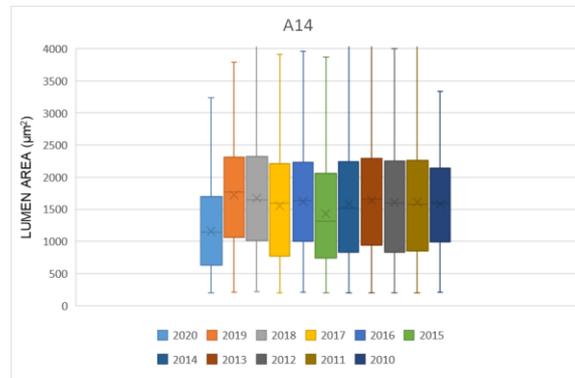


Figura 2.24 Confronto fra le CDF annuali per il campione A14 (*Acer opalus obtusatum*). In ordinata vi è la probabilità di superamento $P(X > x_i)$.



	LA POST Controllo		LA PRE Controllo
N:	884	N:	1442
Mean rank:	450,5	Mean rank:	713
Mann-Whitn	6,18E+05		
z :	-1,2299	p (same med.):	0,21874
Monte Carlo p (same med.):			0,2166

Figura 2.25 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF per il campione A14 (*Acer opalus obtusatum*). La differenza fra le mediane (ottenuta sommando gli anni dal 2020 al 2018 per il POST controllo e sommando gli anni dal 2017 al 2015 per il PRE controllo) non risulta statisticamente significativa.

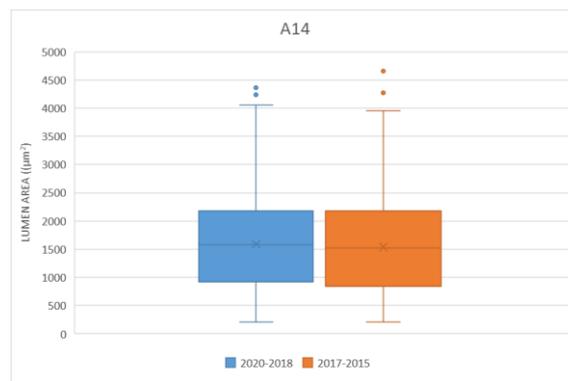


Figura 2.26 Confronto fra i valori dei quartili delle CDF per il campione A14 (*Acer opalus obtusatum*) ottenuto comparando la somma degli ultimi tre anni (2020-2018) con la somma dei tre anni precedenti (2017-2015). Valori mediane: post controllo 1582 μm^2 ; pre controllo 1516 μm^2 .

Sulla base del Widened Pipe Model, con la comparsa di nuove foglie poste ad un'altezza inferiore rispetto alla chioma, si dovrebbe osservare la genesi di condotti xilematici più piccoli rilevabili con uno scostamento della densità di probabilità della distribuzione areale verso aree dei lumi dei vasi minori. Viceversa, se fossero validi gli altri modelli architeturali, non si dovrebbero osservare variazioni di dimensioni dei condotti (come nel caso del Pipe Model) o del loro numero (come nel modello di Savage et al., 2010).

In nessun caso si sono registrate tendenze contrapposte al Widened Pipe Model. È stato osservato come le differenze fra le distribuzioni fra le condizioni pre e post taglio siano statisticamente significative in tutti i campioni raccolti in zone ceduate. In questo caso l'unico campione che non rispetta i risultati attesi è A10 in quanto non ha presentato il fenomeno della discesa della chioma e quindi non si dovrebbe osservare alcuna differenza fra le CDF pre e post taglio. Ciò che si osserva può essere dovuto a campioni non sufficientemente ampi oppure alle complesse dinamiche di crescita della chioma delle quali non è possibile indagare con i metodi utilizzati.

È stato osservato che in diversi casi l'aver a disposizione più campioni prelevati dalla stessa pianta, e quindi un maggior numero di vasi da analizzare, migliora sensibilmente i risultati. Ciò perché in alcuni anelli caratterizzati da una crescita ridotta si possono trovare un numero insufficiente di cellule da analizzare e questo a sua volta può portare ad errori significativi a causa di misurazioni errate. Facendo riferimento alle modalità di campionamento si suggerisce quindi di prelevare campioni più consistenti rispetto a quelli ricavabili con succhiello di Pressler da 5 mm, aumentando ad esempio il diametro della trivella oppure se possibile prelevare direttamente delle rotelle da alberi abbattuti.

Una seconda considerazione è legata all'uso del software ROXAS per l'analisi delle sezioni trasversali: la realizzazione di ottime sezioni permette di evitare cospicui errori nella determinazione delle aree dei lumi vasali e di risparmiare tempo nel processo di *editing*. In alcuni casi, la cura meticolosa di quest'ultimo processo può dare miglioramenti sensibili agli output prodotti.

Riguardo le differenze meno marcate che si sono ottenute in alcuni campioni rispetto ad altri, bisogna fare riferimento all'ontogenesi della pianta e allo sviluppo della chioma nei vari anni; se si può determinare piuttosto facilmente l'anno di emissione della chioma bassa lungo il fusto, non è altresì immediato conoscere l'evoluzione della chioma alta nel tempo: infatti, durante gli anni in cui viene emessa la chioma bassa, contemporaneamente vi è la crescita della chioma alta. Non è possibile scindere questi due processi e perciò la crescita della chioma alta verosimilmente disturba il confronto delle distribuzioni areali dei vasi nel corso degli anni.

Generalmente si osserva come dopo 3-4 anni dal taglio le CDF tendono a spostarsi verso distribuzioni precedenti al taglio, interpretabile come una diminuzione della crescita della chioma bassa a favore di quella della chioma alta, così come già esposto da Bicego (2021).

Si nota una certa variabilità tra gli anni nelle CDF anche nelle piante poste in siti non ceduati e ciò può essere inteso come un privilegiare maggiormente la crescita delle foglie più o meno alte lungo la chioma da parte della pianta nel corso degli anni. Per due piante (A13 e A14) le differenze fra i vari anni non sono statisticamente significative e ciò avvalorava le tesi supportate dal Widened Pipe Model. Nel caso di A12, in cui si osservano delle differenze fra i vari anni, si ritiene vi sia stato un errore nel campionare questa pianta a causa della crescita anomala che ha avuto essendo cresciuta nei pressi di una strada e quindi con poca competizione laterale.

3 CONCLUSIONI

L'obiettivo dello studio era quello di valutare se la formazione di rami epicormici avesse effetti sulla struttura dello xilema alla base del fusto. Le previsioni del Widened Pipe Model rispecchiano sostanzialmente quanto osservato in seguito al fenomeno della discesa della chioma: nelle matricine dopo il taglio di ceduzione, infatti, si osserva un aumento della frequenza dei vasi con piccolo diametro.

Da ciò deriva il fatto che vi è una forte relazione fra la posizione delle foglie e la dimensione dei condotti xilematici all'interno di una pianta. Se vi è una maggior disponibilità di luce la pianta tende a sfruttare questa nuova condizione emettendo nuove foglie che devono essere necessariamente seguite dalla sintesi di nuovi condotti, la cui dimensione alla base del fusto sarà proporzionale all'altezza stessa delle foglie in base alla catadiastole.

Sono emersi alcuni aspetti importanti al fine di ottenere i migliori risultati: è necessario prelevare più di un campione per pianta in modo da avere a disposizione più cellule da analizzare. In questo modo il campione risulta più rappresentativo, la significatività statistica delle analisi aumenta e i risultati possono ritenersi più attendibili. Se si utilizza un succhiello di Pressler è consigliabile prelevare almeno due o tre campioni; ancor meglio sarebbe prelevare una rotella alla base del fusto, ma ciò non sempre è possibile. È necessario altresì porre attenzione all'eventuale legno di reazione o ad eventuali traumi del corno per non incorrere in errori grossolani.

Un aspetto poco chiaro è quello di aver riscontrato delle differenze maggiori fra le distribuzioni delle dimensioni delle cellule in piante con presenza di discesa della chioma bassa o media rispetto a quelle con abbondante chioma bassa. Ciò si ritiene attribuibile alla concomitante crescita della chioma alta, processo difficile da separare e che crea un rumore di fondo nell'analisi. L'unico modo possibile per eliminarlo sarebbe quello di lavorare in condizioni controllate, ma ciò richiede tempo e costi elevati.

In conclusione, si ritiene necessario approfondire l'argomento migliorando i metodi di campionamento, ricercare dei possibili metodi che leghino il volume della chioma al numero dei condotti xilematici e riuscire a separare gli effetti prodotti dalla crescita della chioma alta da quelli della chioma bassa.

4 BIBLIOGRAFIA

- Anfodillo T. (2019). Il sistema vascolare degli alberi sotto una nuova luce: comprenderne la funzione per migliorare gli interventi gestionali. *ARBOR* 2,4-13.
- Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, & Rossi S. (2006). Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist*, 169(2), 279–290. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01587.x>
- Anfodillo T, Deslauriers A, Menardi R, Tedoldi L, Petit G, & Rossi S. (2012). Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem. *Journal of Experimental Botany*, 63(2), 837–845. <https://doi.org/10.1093/jxb/err309>
- Anfodillo T, Petit G, & Crivellaro A. (2013). Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA Journal*, 34(4), 352–364. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000030>
- Becker P, Gribben RJ, & Lim CM. (2000). Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiology*, 20(14), 965-967.
- Becker P, Gribben RJ, & Schulte PJ. (2003). Incorporation of transfer resistance between tacheary elements into hydraulic resistance models for tapered conduits. *Tree Physiology*, 23(15), 1009-1019.
- 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(2), 171–177. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr137>
- Bicego G. (2021). *Relazione fra struttura della chioma e caratteristiche dei condotti xilematici alla base del fusto*. Tesi di Laurea Magistrale in Scienze Forestali ed Ambientali-Università degli Studi di Padova. Relatore T. Anfodillo.
- Bokma F. (2004). Evidence against universal metabolic allometry. *Functional Ecology*, 18, 184–187.
- Carlquist S. (2013). *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer Science & Business Media.
- Carlquist S., & Hoekman DA. (1985). Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Journal*, 6(4), 319-347.
- Chiba Y. (1990). Plant form analysis based on the Pipe Model Theory I. A statical model within the crown. *Ecol. Res*, 5, 207–220.
- Chiba Y. (1991). Plant form based on the Pipe Model Theory II. Quantitative analysis of ramification in morphology. *Ecol. Res*, 6, 21–28.
- Coomes DA, Jenkins KL, & Cole LES. (2007). Scaling of tree vascular transport systems along gradients of nutrient supply and altitude. *Biology Letters*, 3(1), 86–89. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0551>
- Echeverría A, Anfodillo T, Soriano D, Rosell JA, & Olson ME. (2019). Constant theoretical conductance via changes in vessel diameter and number with height growth in *Moringa oleifera*. *Journal of Experimental Botany*, 70(20), 5765–5772. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz329>
- Fajardo A, Martínez-Pérez C, Cervantes-Alcayde MA, & Olson ME. (2020). Stem length, not climate, controls vessel diameter in two trees species across a sharp precipitation gradient. *New Phytologist*, 225(6), 2347–2355. <https://doi.org/10.1111/nph.16287>
- Holbrook NM, & Zwieniecki MA. (2008). Transporting water to the tops of trees. *Physics Today*, 61(1), 76–77. <https://doi.org/10.1063/1.2835167>
- Kaşpar J, Anfodillo T, & Trembl V. (2019). Tree size mostly drives the variation of xylem traits at the treeline ecotone. *Trees - Structure and Function*, 33(6), 1657–1665. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01887-6>
- Koçillari L, Olson ME, Suweis S, Rocha RP, Lovison A, Cardin F, Dawson TE, Echeverría A, Fajardo A, Lechthaler S, Martínez-Pérez C, Regina Marcati C, Chung KF, Rosell JA, Segovia-Rivas A, Williams CB, Petrone-Mendoza E, Rinaldo A, Anfodillo T, ... Maritan A. (2021). The Widened Pipe Model of plant hydraulic evolution.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2100314118/>-

- Kozłowski J, & Konarzewski M. (2004). Is West, Brown and Enquist's Model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Ecology*, 18(2), 283–289.
- Lechthaler S, Colangeli P, Gazzabin M, & Anfodillo T. (2019). Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. *Journal of Experimental Botany*, 70(21), 6195–6201. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz347>
- Lechthaler S, Kiorapostolou N, Pitacco A, Anfodillo T, & Petit G. (2020). The total path length hydraulic resistance according to known anatomical patterns: What is the shape of the root-to-leaf tension gradient along the plant longitudinal axis?. *Journal Theoretical Biology*, 502:110369.
- Lehnebach R, Beyer R, Letort V, & Heuret P. (2018). The pipe model theory half a century on: A review. *Annals of Botany*, 121(5), 773–795. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx194>
- Lintunen A, & Kalliokoski T. (2010). The effect of tree architecture on conduit diameter and frequency from small distal roots to branch tips in *Betula pendula*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 30(11), 1433–1447. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq085>
- Mäkelä A. (1986). Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology*, 123(1), 103–120. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80238-7](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80238-7)
- Mäkelä A, & Valentine HT. (2006). The quarter-power scaling model does not imply size-invariant hydraulic resistance in plants. *Journal of Theoretical Biology*, 243(2), 283–285. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.06.006>
- Malpighi M. (1675). *Anatome plantarum*.
- Mencuccini M, Grace J, & Fioravanti M. (1997). Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology*, 17(2), 105–113.
- Monsi M, & Saeki T. (1953). The light factor in plant communities and its significance for dry matter production. *Japanese Journal of Botany*, 14(1), 22–52.
- Niklas KJ. (1994). *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.
- Ogawa K. (2019). Scaling relations based on the geometric and metabolic theories in woody plant species: A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 125480. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125480>
- Olson ME, Anfodillo T, Gleason SM, & McCulloh KA. (2021). Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: causes, consequences, and empirical priorities. *New Phytologist*, 229(4), 1877–1893. <https://doi.org/10.1111/nph.16961>
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, Isnard S, León-Gómez C, Alvarado-Cárdenas LO, & Castorena M. (2014). Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*, 17(8), 988–997. <https://doi.org/10.1111/ele.12302>
- Olson ME, & Rosell JA. (2013). Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytologist*, 197(4), 1204–1213. <https://doi.org/10.1111/nph.12097>
- Oohata SI, & Shinozaki K. (1979). A statical model of plant form-Further analysis of the Pipe Model Theory. *Japanese Journal of Ecology*, 29(4), 323–335.
- 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), 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.03.007>
- 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(5), 501–508. <https://doi.org/10.1139/B09-025>

- Petit G, Anfodillo T, & Mencuccini M. (2008). Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist*, *177*(3), 653–664. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02291.x>
- Prendin AL, Petit G, Carrer M, Fonti P, Björklund J, & von Arx G. (2017). New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness. *Tree Physiology*, *37*(7), 976–983. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx037>
- Prendin AL, Petit G, Fonti P, Rixen C, Dawes MA, & von Arx G. (2018). Axial xylem architecture of *Larix decidua* exposed to CO₂ enrichment and soil warming at the tree line. *Functional Ecology*, *32*(2), 273–287. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12986>
- Price CA, Enquist BJ, & Savage VM. (2007). A general model for allometric covariation in botanical form and function. *PNAS*, *104*(32), 13204–13209.
- Rosell JA, & Olson ME. (2014). Do lianas really have wide vessels? Vessel diameter-stem length scaling in non-self-supporting plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *16*(6), 288–295. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.08.001>
- Rosell JA, & Olson ME. (2019). To furcate or not to furcate: The dance between vessel number and diameter in leaves. *Journal of Experimental Botany*, *70*(21), 5990–5993. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz362>
- Rosell JA, Olson ME, & Anfodillo T. (2017). Scaling of xylem vessel diameter with plant size: causes, predictions, and outstanding questions. *Current Forestry Reports*, *3*(1), 46–59. <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0049-0>
- Sanio K. (1872). Über die grosse der holzzellen bei der gemeinen der kiefer (*Pinus sylvestris*). *J. Wissen. Bot.*, *8*, 401–420.
- Savage VM, Bentley LP, Enquist BJ, Sperry JS, Smith DD, Reich PB, & von Allmen EI. (2010). Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(52), 22722–22727. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012194108>
- Schneider L, & Gärtner H. (2013). The advantage of using a starch based non-Newtonian fluid to prepare micro sections. *Dendrochronologia*, *31*(3), 175–178. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.04.002>
- Shinozaki K, Hozumi K, & Kira T. (1964b). A quantitative analysis of plant Pipe Model Theory II. Further evidence of the theory and in forest ecology its application. *Japanese Journal of Ecology*, *14*(4), 133–139.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, & Kira T. (1964a). A quantitative analysis of plant form-The pipe model theory I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, *14*(3), 97–105.
- Soriano D, Echeverría A, Anfodillo T, Rosell JA, & Olson ME. (2020). Hydraulic traits vary as the result of tip-to-base conduit widening in vascular plants. *Journal of Experimental Botany*, *71*(14), 4232–4242. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa157>
- Sperry JS, Meinzer FC, & McCulloh KA. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, *31*(5), 632–645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Valentine HT. (1985). Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory. *Journal of Theoretical Biology*, *117*(4), 579–585. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(85\)80239-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(85)80239-3)
- Valentine HT. (1987). A carbon-balance model of stand growth: a derivation employing the Pipe Model Theory and the self-thinning rule. *Annals of Botany* *62*, 389–396.
- von Arx G, & Carrer M. (2014). Roxas - A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, *32*(3), 290–293. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.12.001>
- von Arx G, Crivellaro A, Prendin AL, Čufar K, & Carrer M. (2016). Quantitative wood anatomy—practical guidelines. *Frontiers in Plant Science*, *7*, 781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>
- von Arx G, & Dietz H. (2005). Automated image analysis of annual rings in the roots of perennial forbs. *International Journal of Plant Sciences*, *166*(5), 723–732. <https://doi.org/10.1086/431230>

- von Arx G., Kueffer C, & Fonti P. (2013). Quantifying plasticity in vessel grouping - Added value from the image analysis tool ROXAS. *IAWA Journal*, 34(4), 433–445. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000035>
- Waring RH, Schroeder PE, & Oren R. (1982). Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(3), 556–560. <https://doi.org/10.1139/x82-086>
- Wegner L, Eilmann B, Sass-Klaassen U, & von Arx G. (2013). ROXAS - An efficient and accurate tool to detect vessels in diffuse-porous species. *IAWA Journal*, 34(4), 425–432. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000034>
- West GB, Brown JH, & Enquist BJ. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400(6745), 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- West GB, Brown JH, & Enquist BJ. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122-126.
- Williams CB, Anfodillo T, Crivellaro A, Lazzarin M, Dawson TE, & Koch GW. (2019). Axial variation of xylem conduits in the Earth’s tallest trees. *Trees - Structure and Function*, 33(5), 1299–1311. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01859-w>
- Zianis D, & Mencuccini M. (2004). On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2–3), 311–332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.007>
- Zimmermann M. (1983). *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin, Heidelberg.