



Università degli Studi di Padova  
Facoltà di Scienze MM. FF. NN.

*Laurea di primo livello in Biologia  
Curriculum Biologia Generale*

**INTERPRETAZIONE ECO-FISIOLOGICA DELLA  
DISTRIBUZIONE DIAMETRICA IN POPOLAMENTI  
FORESTALI NATURALI DI DIVERSE LATITUDINI**

*Eco-physiological interpretation of the diameter-frequency  
distribution in natural forests at different latitudes*

Tutor: Ch.ma Prof.ssa Nicoletta Rascio  
*Dipartimento di Biologia*

Co-Tutor: Prof. Tommaso Anfodillo  
*Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali*

***Laureanda: SILVIA ANTONELLI***

*Anno Accademico 2007-2008*

# INDICE

1	PREMESSA E SCOPO DELLA TESI.....	1
2	INTRODUZIONE.....	3
2.1	Allometria.....	3
2.2	Ecologia metabolica.....	3
2.2.1	Modello WBE.....	4
2.2.2	Modello BMR.....	5
3	MATERIALI E METODI.....	7
3.1	Raccolta dati.....	7
3.1.1	Dataset diametrico dell'area permanente di Croda da Lago.....	7
3.1.2	Dataset diametrici ulteriori.....	10
3.1.3	Criteri di scelta delle aree.....	11
3.1.4	Dataset sull'area dell'alburno.....	12
3.2	Analisi dati.....	12
3.2.1	Grafici di distribuzione diametrica.....	12
3.2.2	Interpretazione matematica delle distribuzioni diametriche.....	14
3.2.3	Analisi dei dati sull'alburno.....	15
4	RISULTATI E DISCUSSIONE.....	16
5	CONCLUSIONI.....	24
6	BIBLIOGRAFIA.....	25

# 1 PREMESSA E SCOPO DELLA TESI

La distribuzione diametrica, definita come frequenza relativa degli individui arborei in funzione del diametro del fusto, è un fondamentale indicatore ecologico di un popolamento forestale, in particolare della sua struttura cronologica e dimensionale (o somatica).

Il diametro del fusto, infatti, è un parametro di semplice e rapida misurazione ed è normalmente correlato con l'età e con altri parametri dimensionali più difficili da rilevare (ad esempio, l'area fogliare).

È importante sottolineare che tali relazioni, benché siano soggette a fluttuazioni a livello di singola pianta, a causa di fattori genetici, micro-ambientali e specie-specifici, mostrano delle regolarità statistiche a livello di comunità (Niklas *et al.*, 2003).

Le distribuzioni diametriche sono state analizzate abbondantemente dal punto di vista empirico, mentre, fino ad ora, sono pochi gli studi che hanno cercato di fornirne una interpretazione teorica. Nell'ultimo decennio è stato elaborato un modello nell'ambito dell'ecologia metabolica che, sebbene ancora in fase di discussione da parte della comunità scientifica, introduce una spiegazione funzionale delle distribuzioni diametriche (Enquist *et al.*, 1998).

Tale modello, indicato come modello WBE o West-Brown-Enquist, propone che la distribuzione diametrica, osservata a livello ecosistemico, sia determinata da modalità universali dell'uso dell'energia a livello di singolo individuo, ed in particolare da proprietà generali del sistema di trasporto delle risorse.

Il modello predice che la frequenza relativa degli individui,  $N$ , in funzione del diametro del fusto,  $D$ , segua la legge di potenza  $N \propto D^{-2}$ . Ciò equivale a dire che esiste una proporzionalità inversa tra l'area della sezione trasversale del fusto (proporzionale a  $D^2$ ) e il numero di individui che hanno tale dimensione del fusto.

La definizione di un modello zero per le distribuzioni diametriche, in grado cioè di catturare gli aspetti generali ed essenziali del fenomeno, può avere notevoli riscontri sia in ambito teorico che applicativo. Ne sono un esempio la definizione di un modello di riferimento per la gestione forestale e la semplificazione delle procedure inventariali (ottenibile misurando solo le classi di diametro più grandi e ricavandone per via teorica le altre), oppure l'analisi di elementi di disturbo verificatisi nel passato (come tagli o incendi), o, infine, lo studio delle dinamiche di autodiradamento, cioè della diminuzione del numero di alberi con la crescita in dimensioni.

La presente tesi si inserisce in questo contesto con l'obiettivo di analizzare le distribuzioni diametriche di alcune foreste naturali, situate a diverse latitudini, e di attuare un confronto con le previsioni del modello WBE.

A tale scopo è stato completato l'allestimento di un'area di studio permanente di 4 ha nelle Dolomiti bellunesi, mediante definizione dei confini ed etichettatura degli alberi, sono stati quindi misurati i diametri dei fusti per un totale di 2.365 alberi.

I dati raccolti sono stati integrati con altri *dataset*, di foreste situate a differenti latitudini, e per ciascun *dataset* è stata ricavata la distribuzione diametrica e

confrontata con quella prevista dal modello WBE.

Infine, è stata proposta un'ipotesi interpretativa dei risultati ottenuti, utilizzabile come linea guida per un eventuale approfondimento successivo.

Allo scopo di supportare tale ipotesi, è stata analizzata, per un *dataset* di 821 individui, la relazione tra diametro e area della sezione trasversale della parte conducente (alburno) misurata a livello del fusto.

## 2 INTRODUZIONE

### 2.1 Allometria

Lo studio delle strutture e dei processi biologici in relazione alle dimensioni degli esseri viventi, definito allometria, dal greco *allos*, "altro" e *metros*, "misura", ha portato alla formulazione di numerose relazioni sperimentali tra i parametri che caratterizzano gli esseri viventi. Gli studi effettuati interessano diversi tipi di organismi (animali, piante e microorganismi) e vari livelli di complessità (dal livello cellulare a quello ecosistemico).

Buona parte delle relazioni allometriche è descritta da leggi di potenza, della forma  $Y \propto Y_0 M^b$ , dove  $M$  è la massa corporea,  $Y$  è il parametro biologico di interesse, e  $Y_0$  e  $b$  sono due costanti caratteristiche della legge.

Mentre  $Y_0$  è molto sensibile alla tipologia di organismi considerati, l'esponente  $b$  risulta essere lo stesso per un'ampia varietà di organismi. Ciò ha un significato importante: l'aspetto universale del fenomeno consiste nel tipo di legge di potenza (*scaling*) che si riscontra tra le grandezze coinvolte, cioè nel fatto che la prima grandezza sia proporzionale, per esempio, al quadrato o al cubo dell'altra; viene invece considerato meno rilevante il fattore di proporzionalità,  $Y_0$ , che può variare in base agli organismi in esame (West *et al.*, 1997; Banavar *et al.*, 1999).

In molte relazioni allometriche l'esponente  $b$  risulta proporzionale a  $1/4$ , per questo motivo tali leggi vengono definite *quarter-power-law*.

La più nota relazione allometrica è la legge di Kleiber (Kleiber, 1932) che relaziona il tasso metabolico degli organismi in condizioni basali,  $B$ , con la loro massa,  $M$  :  $B \propto M^{3/4}$ .

Per quanto riguarda la distribuzione diametrica dei popolamenti arborei, sono state definite in letteratura diverse relazioni sperimentali per varie formazioni forestali. Tali relazioni sono riconducibili principalmente a due tipologie di curve: curve a campana più o meno simmetriche, oppure distribuzioni definite *J-shape*, che, ad un'analisi qualitativa, risultano simili ad una legge di potenza (Susmel, 1977).

### 2.2 Ecologia metabolica

Negli ultimi decenni la pervasività delle *quarter-power-law* ha suggerito la ricerca di una spiegazione basata su principi elementari e validi per la generalità degli organismi interessati.

Nel caso specifico delle distribuzioni diametriche, si è aperto il problema di stabilire l'esistenza e la tipologia di una curva generale delle distribuzioni in condizioni *standard*, e di capirne i principi sottesi.

L'ecologia metabolica o *metabolic ecology* è nata con l'obiettivo di fornire una spiegazione generale delle relazioni allometriche (West *et al.*, 1997; Banavar *et al.*, 1999).

Il presupposto di fondo di questa teoria (Whitfield, 2004) è che l'uso efficiente di energia da parte degli organismi viventi, definito in termini di tasso metabolico e riconducibile a poche variabili (tra cui le dimensioni), sia un principio unificante che può spiegare parametri fisiologici, dinamiche di popolazione e distribuzioni spaziali della biodiversità su scala globale.

L'approccio utilizzato consiste nell'assumere un numero minimo di principi generali, per quanto possibile verosimili rispetto alle teorie biologiche consolidate e supportati dal punto di vista sperimentale, con l'obiettivo di riuscire a descrivere in modo funzionale gli aspetti fondamentali ed universali del fenomeno. I modelli di ecologia metabolica così costruiti sono proposti dagli autori come uno *standard*, una linea guida per elaborare eventuali ulteriori modellizzazioni caratterizzate da una maggior ricchezza di dettagli e quindi da una maggior specificità.

### 2.2.1 Modello WBE

Il modello WBE è stato il primo, nell'ambito dell'ecologia metabolica, a fornire un'interpretazione delle distribuzioni diametriche (Enquist *et al.*, 1998) ed è ancora oggetto del dibattito attuale (Coomes, 2006).

Il modello è articolato su due livelli successivi: fisiologico ed ecosistemico.

Nella prima parte viene proposta una spiegazione della legge di Kleiber e di varie altre relazioni allometriche a livello di individuo (West *et al.*, 1999).

I modelli di ecologia metabolica in generale riconducono la relazione tra tasso metabolico e dimensione degli individui a caratteristiche universali del loro sistema di trasporto. Il tasso metabolico di un organismo è infatti strettamente connesso con la capacità di trasportare le risorse ai siti di utilizzo, a sua volta influenzata dalle dimensioni che la rete di trasporto deve coprire.

Nel caso del modello WBE, la prima assunzione fondamentale è che il sistema di conduzione dell'acqua dal fusto alle foglie (xilema) sia approssimato ad una rete frattale.

La seconda assunzione chiave è che, durante l'evoluzione, la selezione abbia minimizzato l'energia dissipata per il trasporto dell'acqua. L'energia spesa viene minimizzata mantenendo la resistenza idraulica indipendente dalla lunghezza del percorso durante l'ontogenesi della pianta, mediante un'adeguata rastremazione (restringimento verso l'apice della pianta) dei vasi conduttori.

Da tali assunzioni, si ottengono varie relazioni, tra cui  $B \propto M^{3/4}$  e  $D \propto M^{3/8}$  (si ricorda che  $B$  è il tasso metabolico e  $D$  il diametro del fusto).

Nella seconda parte del modello le previsioni sono estese anche a livello ecosistemico (Enquist *et al.*, 1998).

La distribuzione diametrica viene spiegata a partire dalle modalità di spartizione delle risorse del territorio tra gli individui in funzione delle loro dimensioni (Enquist *et al.*, 1998; Niklas *et al.*, 2003) e viene quindi ricondotta alla relazione tra tasso metabolico (o uso di risorse da parte del singolo individuo) e massa degli organismi.

La principale assunzione aggiuntiva, anche se in parte formulata implicitamente (Enquist *et al.*, 1998; Muller-Landau *et al.*, 2006), è che la quantità di risorse

sfruttate, che approssima le risorse disponibili (situazione di equilibrio), sia equipartita tra le piante di diverse dimensioni.

In altre parole, si può considerare una popolazione naturale come l'insieme di diverse coorti (o classi dimensionali), ciascuna con un'uguale quantità di risorse a disposizione. All'interno di ciascuna coorte, questa quantità viene spartita tra pochi individui di grandi dimensioni o molti individui piccoli, ovvero  $R \propto N_k \cdot R_k$ , dove  $R$  è la quantità di risorse a disposizione per ciascuna coorte,  $N_k$  e  $R_k$  sono rispettivamente il numero di individui e la quantità di risorse usate per individuo, nella  $k$ -esima coorte.

Questa assunzione porta alla definizione della seguente legge:  $N \propto M^{-3/4}$  (si ricorda che  $N$  è la densità o frequenza di individui), in quanto  $R \propto N_k \cdot R_k$  (equipartizione delle risorse) e  $R_k \propto B_k \propto M_k^{3/4}$  (proporzionalità lineare tra risorse sfruttate dalla singola pianta e metabolismo), da cui si ricava che  $R \propto N_k \cdot M_k^{3/4}$  (proporzionalità inversa tra  $N$  e  $M^{-3/4}$ , dato che  $R$  è indipendente da  $k$ ). La relazione  $N \propto M^{-3/4}$ , assieme a  $D \propto M^{3/8}$ , porta infine a  $N \propto D^{-3/4 \cdot 8/3}$ , cioè  $N \propto D^{-2}$ , che rappresenta la distribuzione diametrica prevista dal modello.

Il modello WBE presenta, come riscontro sperimentale della previsione, una distribuzione diametrica complessiva ottenuta con una grande quantità di dati (*dataset* del Gentry) provenienti da diverse aree accorpate, principalmente situate in zone tropicali e subtropicali (Enquist & Niklas, 2001).

La teoria WBE è attualmente controversa per vari aspetti.

In parte ciò è dovuto al fatto che non è immediato capire come trattare correttamente i *dataset* dal punto di vista statistico per poter verificare il modello (Anfodillo *et al.*, 2006). Vi sono infatti alcuni problemi, che verranno esposti nei materiali e metodi.

Dal punto di vista più strettamente biologico, invece, non è ancora direttamente verificato che le assunzioni proposte catturino in modo realistico i processi sottostanti ai fenomeni (Midgley, 2001; Muller-Landau *et al.*, 2006).

Infine, critiche sono state mosse anche per quanto riguarda la robustezza matematica del modello (Coomes, 2006) e la correttezza matematica di alcune derivazioni (Makarieva *et al.*, 2005).

In ogni caso, il modello WBE ha il merito di aver aperto il dibattito sulla possibilità di fornire una spiegazione funzionale universale alle relazioni allometriche, sia a livello di singolo organismo, sia a livello ecosistemico.

### 2.2.2 Modello BMR

Un modello alternativo al WBE, che propone una spiegazione universale della legge dei  $3/4$  tra metabolismo e massa, è stato formulato quasi contemporaneamente (Banavar *et al.*, 1999). Tale modello, definito BMR o Banavar-Maritan-Rinaldo, arriva agli stessi risultati predittivi partendo però da assunzioni diverse, basate su studi riguardanti le proprietà generali delle reti idrauliche in natura (Rinaldo *et al.*, 2006).

Una prima assunzione modificata è la seguente: la rete di trasporto non deve essere necessariamente frattale, è sufficiente una condizione meno restrittiva, cioè

che la rete sia *diretta*, ovvero una rete in cui la distanza media tra due punti sia circa la distanza euclidea (in cui non ci siano significativi *loop*).

Nei modelli di ecologia metabolica è ritenuto plausibile assumere che gli organismi abbiano evoluto la capacità di mantenere i processi metabolici sempre efficienti indipendentemente dalla dimensione dell'organismo. Mentre il modello WBE considera come *principio di efficienza* l'indipendenza della resistenza idraulica dalle dimensioni degli alberi (ottenuta con la rastremazione), il modello BMR si fonda su un principio meno specifico, derivato da considerazioni geometriche: il bilancio tra velocità di approvvigionamento da parte della rete, e velocità di richiesta delle risorse da parte dei siti di utilizzo (Banavar *et al.*, 2002). La presenza di questa formulazione alternativa basata su principi più generali mostra chiaramente come il problema di esprimere a livello funzionale le relazioni allometriche sia ancora aperto.



### 3 MATERIALI E METODI

#### 3.1 Raccolta dati

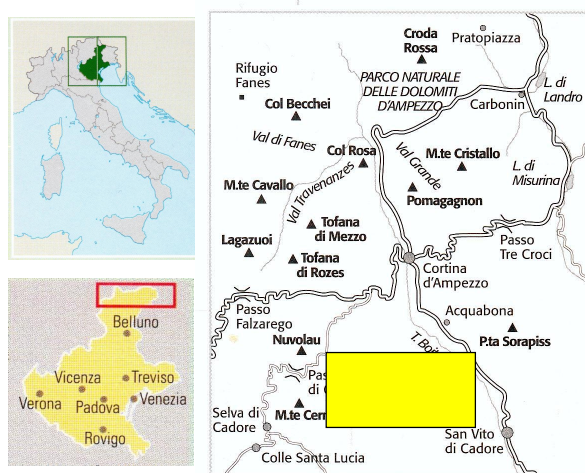
##### 3.1.1 Dataset diametrico dell'area permanente di Croda da Lago

È stato effettuato l'ampliamento di un'area di monitoraggio permanente inserita nella fascia climatica temperato-fredda.

L'area in questione è situata nel comune di Cortina d'Ampezzo, in provincia di Belluno, sul versante nord orientale del gruppo dolomitico di Croda da Lago, a quota 2100 m s.l.m. (Fig. 1a).

L'area storica, un rettangolo di circa 10.000 m<sup>2</sup> (140 m x 70 m), è stata ampliata ad un quadrato di circa 40.000 m<sup>2</sup> (200 m di lato) (Fig. 1b).

La comunità arborea è mista, composta principalmente da *Larix decidua* (larice), *Pinus cembra* (pino cembro) e *Picea abies* (abete rosso), e non è soggetta a particolari elementi di disturbo, quali taglio e pascolo, da circa due secoli (Fig 1c).



a

Fig. 1a. Localizzazione geografica del gruppo dolomitico di Croda da Lago.

Fig. 1b. Visuale dall'alto dell'area permanente.

Fig. 1c. Visuale della comunità arborea all'interno dell'area.

b



c



Le attività svolte sul campo sono state:

- *definizione dei confini dell'area*: il perimetro è stato tracciato con distanziometro laser, che permette di misurare la lunghezza dei lati e l'angolo azimutale, ed evidenziato con picchetti e nastro, infine sono state segnate con gesso colorato le piante esterne ed interne alla linea di confine (fig. 2a);
- *applicazione delle targhette identificative*: le piante superiori a 1,3 m di altezza (misurata a monte) sono state etichettate con targhette in plastica numerate, fissate al fusto a monte entro 1,3 m di altezza (fig. 2b);
- *misura dai diametri*: il diametro dei fusti è stato misurato a 1,3 m di altezza (Dbh o *Diameter at the Breast Height*) con apposita rotella metrica (fig. 2c).



Fig. 2a. Definizione dei confini dell'area con distanziometro laser.



Fig. 2b. Applicazione delle targhette identificative.





Fig. 2c. Misurazione del diametro dei fusti a 1,30 m di altezza con apposita rotella metrica.

Sono state censite e misurate 2.365 piante. I dati sono stati memorizzati su supporto informatico (Fig. 2d) e integrati con quelli già disponibili per il primo ha dell'area storica, per un totale di 3.050 piante.

n°	specie	dbh (cm)
561	<i>Ld</i>	12
562	<i>Ld</i>	5
563	<i>Ld</i>	10,5
564	<i>Ld</i>	27
565	<i>Pc</i>	34
566	<i>Ld</i>	5,5
567	<i>Ld</i>	2
568	<i>Ld</i>	7,5
569	<i>Ld</i>	11
570	<i>Ld</i>	9
571	<i>Pc</i>	13
572	<i>Pa</i>	4

Legenda
<i>Ld</i> = <i>Larix decidua</i>
<i>Pc</i> = <i>Pinus cembra</i>
<i>Pa</i> = <i>Picea abies</i>

Fig. 2d. Alcune righe del file excel su cui sono stati memorizzati i dati raccolti a Croda da Lago. Con n° è indicato il numero di targhetta identificativa, e con Dbh il diametro del fusto a 1,3 m di altezza.

Le principali informazioni sul *dataset* dell'area di Croda da Lago sono state raccolte in tabella (Tab. 1).

<i>Dataset</i>	Localizzazione	Zona climatica	Estensione	Dimensioni delle piante considerate	Numero di piante considerate
Croda da Lago	Cortina (Italia)	Temperato freddo/boreale	4 ha	Dbh × 1 cm	3.050

Tab. 1. Principali informazioni sul *dataset* dell'area di Croda da Lago. Con Dbh è indicato il diametro del fusto a 1,3 m di altezza.

### 3.1.2 *Dataset* diametrici ulteriori

I dati raccolti sono stati integrati con i seguenti *dataset* di altre aree, di cui si riportano le principali informazioni (Tab. 2).

<i>Dataset</i>	Localizzazione	Zona climatica	Estensione	Dimensioni delle piante considerate	Numero di piante considerate
Nepal	Pangboche e Dewoche (Nepal)	Temperato freddo/boreale	2 ha	Dbh × 1 cm	1.469
Romania	Slatioara alta e Slatioara bassa (Romania)	Temperato freddo	2 ha	Dbh × 1,5 cm	2.572
Gentry* CT	Aree dislocate in diversi continenti	Temperato freddo	11 ha	Dbh × 2,5 cm	1.089
Gentry* WTD	Aree dislocate in diversi continenti	Temperato secco	8 ha	Dbh × 2,5 cm	1.521
Gentry* WTM	Aree dislocate in diversi continenti	Temperato umido/piovoso	18 ha	Dbh × 2,5 cm	2.792
Gentry* STM	Aree dislocate in diversi continenti	Subtropicale umido/piovoso	20 ha	Dbh × 2,5 cm	9.149
Gentry* TD	Aree dislocate in diversi continenti	Tropicale secco	34 ha	Dbh × 3 cm	4.959
Gentry* TM	Aree dislocate in diversi continenti	Tropicale umido/piovoso	121 ha	Dbh × 3 cm	22.263
BCI	Barro Colorado Island (Panama)	Tropicale umido	50 ha	Dbh × 1,5 cm	169.773

Tab. 2. Principali informazioni sui *dataset* aggiuntivi. Con Dbh è indicato il diametro del fusto a 1,3 m di altezza.

\* I dati del *dataset* Gentry derivano da aree di 0,1 ha, ciascuna ottenuta dall'assemblamento di 10 transetti di 2 x 50 m.

### 3.1.3 Criteri di scelta delle aree

Le aree riportate in tabella (Tab. 1 e Tab. 2) sono aree con basso disturbo documentato. La scelta è stata effettuata per poter focalizzare lo studio su un modello zero riguardante boschi non influenzati da fattori perturbativi esterni, quali taglio, pascolo, uragani e incendi.

La presenza di tali disturbi, anche non recenti (i processi dinamici di un popolamento forestale possono richiedere anche alcuni secoli), può infatti modificare significativamente la distribuzione dei diametri, eliminando o, viceversa, favorendo, alcune classi cronologiche (o diametriche).

Un esempio significativo sono le distribuzioni diametriche di foreste gestite con il metodo dei tagli successivi uniformi, come la faggeta del Cansiglio (Italia) (Carrer *et al.*, 2007). I diametri presentano una certa variabilità, dovuta a fattori genetici, a differenze a livello di micro-habitat e alla competizione (che favorisce alcune piante e ne sfavorisce altre), ma si distribuiscono abbastanza simmetricamente attorno ad un valore medio finito, secondo una curva a campana. Se il bosco gestito è lasciato libero di evolvere naturalmente, il picco della distribuzione si sposta gradualmente verso diametri inferiori a causa della crescita di nuove piante piccole e al diradamento di quelle più grandi, e la curva distributiva si avvicina a quella tipica di una foresta non gestita (*J-shape*).

Un primo accorgimento per la verifica delle previsioni del modello WBE sembra quindi essere quello di evitare aree con evidenti elementi di disturbo, che presentano generalmente a curve a campana, ed analizzare invece foreste con basso disturbo, che, come verrà mostrato nei risultati, sono caratterizzate da curve *J-shape*.

Per ogni foresta è stato inoltre analizzato un elevato numero di dati per ottenere una distribuzione rappresentativa del popolamento, in particolare è importante che l'area censita non sia troppo piccola in relazione alla scala del disturbo, in modo da evitare di analizzare porzioni di bosco con una bassa variabilità al loro interno. Ad esempio, nelle foreste vergini del Jany (Bosnia) (Susmel, 1979), considerando aree di dimensioni limitate sono state ottenute distribuzioni diametriche a campana, proprie di popolamenti coetanei; se, invece, la superficie di analisi superava significativamente le dimensioni medie degli eventi perturbatori, nel complesso venivano rappresentate tutte le classi cronologiche e la distribuzione si avvicinava a una *J-shape*.

Non conducendo analisi di struttura spaziale (che considerano le posizioni relative degli alberi), non è necessario disporre di un'area ampia con basso rapporto perimetro/superficie, bensì è possibile assemblare i dati di piccole aree o transeetti scelti casualmente all'interno del bosco (come i dati del *dataset* Gentry).

Infine, sono stati utilizzati dati provenienti da diverse zone del pianeta per poter confrontare le distribuzioni diametriche lungo gradienti ambientali ad ampia scala. Per semplicità le aree sono state classificate in base ad ampie zone climatiche ed è stato utilizzato come parametro qualitativo di riferimento la latitudine, parametro che in realtà include molteplici fattori (temperatura, luce, disponibilità di acqua e risorse), da definire più rigorosamente in un'ipotetica successiva analisi.

Mentre le aree più grandi sono state analizzate singolarmente, i dati del *dataset* Gentry, che provengono da aree di superficie ridotta, sono stati raggruppati in

base al loro inquadramento climatico (informazione fornita dal Gentry stesso) e analizzati in modo aggregato.

Le zone climatiche considerate sono state: temperata fredda ó temperata secca ó temperata umida/piovosa ó subtropicale umida/piovosa ó tropicale secca ó tropicale umida/piovosa.

### 3.1.4 Dataset sull'area dell'alburno

È stato inoltre analizzato un campione di 821 dati, riferiti ad altrettanti individui arborei, riguardanti l'area della sezione trasversale dell'alburno, misurata a livello del fusto (a 130 cm di altezza circa).

I dati, provenienti dalle aree elencate di seguito elencate (Tab. 3), sono stati raggruppati in base alla zona climatica (temperata fredda/boreale - temperata - tropicale).

<i>Dataset</i>	Localizzazione	Zona climatica	Numero di piante
Croda da Lago	Cortina (Italia)	Temperato freddo/boreale	506
Coweeta	Southern Appalachian Mountains (USA)	Temperato	87
Meinzer	5 siti nel nord-ovest degli USA; 3 siti in Panama e Brasile	Temperato	69
		Tropicale secco	30
	BCI	Tropicale umido	109
Jordan e Kline	Venezuela	Tropicale piovoso	20

Tab. 3. Principali informazioni sui *dataset* riguardanti l'area della sezione trasversale dell'alburno a livello del tronco.

Per quanto riguarda l'area di Croda da Lago, la metodologia con cui sono stati raccolti i dati è consistita nel prelevare due carote legnose con succhiello di Pressler. Le carote sono state montate su appositi supporti e levigate per evidenziare gli anelli e la zona di transizione tra alburno e duramen. Infine l'ampiezza dell'alburno è stata misurata mediante lettura al dendrocronografo.

A causa dei tempi richiesti da questa procedura, i dati sono stati ottenuti solo per un numero contenuto di individui del popolamento, ma, per il tipo di analisi condotta (analisi della relazione tra area dell'alburno e diametro), non è necessario che il campione sia rappresentativo della distribuzione di frequenza della popolazione.

## 3.2 Analisi dati

### 3.2.1 Grafici di distribuzione diametrica

Per ogni area o raggruppamento è stata analizzata la distribuzione diametrica  $N(D)$ , cioè la frequenza  $N$  delle piante in funzione del diametro  $D$  del fusto, normalizzata rispetto al totale delle piante (frequenza relativa) (Fig. 3a).

Le curve sono state rappresentate in scala log-log, ciò permette di evidenziare le leggi di potenza come rette; infatti, data la curva  $y = a \cdot x^{-b}$ , con  $b > 0$ , passando ai logaritmi si ottiene  $\log y = \log a - b \cdot \log x$ , che è l'equazione di una retta, la cui pendenza dipende dal valore di  $b$  (Fig. 3b).

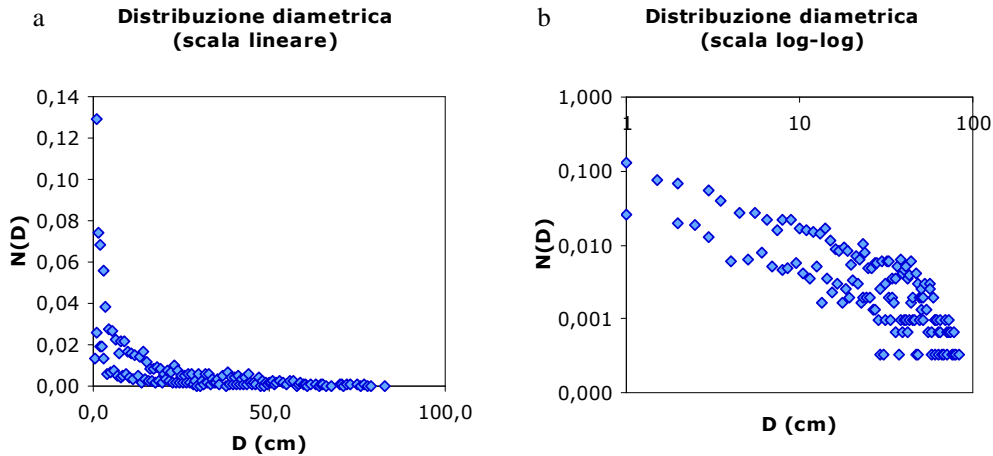


Fig. 3. Esempio di distribuzione diametrica (frequenza relativa degli individui in funzione del diametro), in scala lineare (a) e log-log (b). Dati ottenuti dall'area di Croda da Lago.

Tradizionalmente, la procedura utilizzata per ottenere una distribuzione diametrica è di fissare delle classi di diametro di ampiezza predefinita (ad esempio da 0 a 5 cm, da 5 a 10 cm e così via), contare il numero di piante che rientrano in ciascuna classe di diametro e dividerlo per il totale delle piante misurate (Enquist & Niklas, 2001) (Figg. 4 a,b).

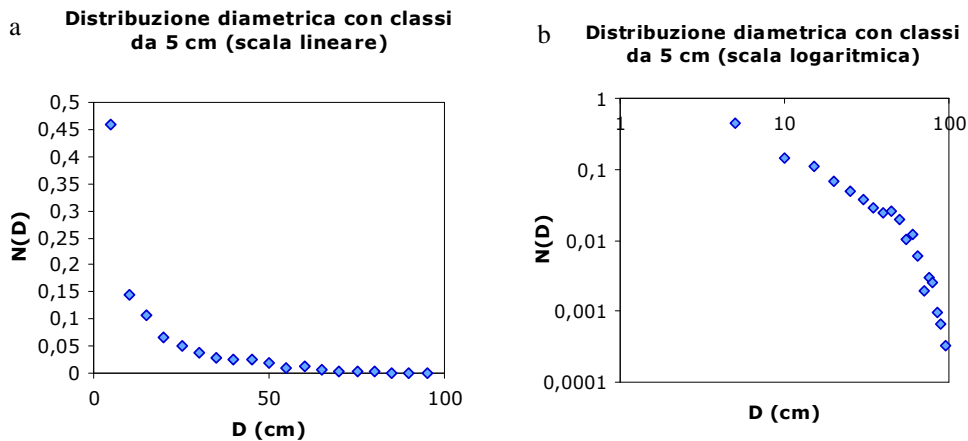


Fig. 4. Esempio di distribuzione diametrica rappresentata con il metodo delle classi, in scala lineare (a) e log-log (b). Dati ottenuti dall'area di Croda da Lago.

Questo metodo, definito "metodo delle classi ad ampiezza costante", comporta alcune problematiche nell'analisi di leggi di potenza, in particolare aumenta gli errori statistici nelle code della distribuzione, inoltre l'ampiezza dei

raggruppamenti influisce sulla determinazione dell'esponente  $b$ , producendo una stima poco robusta.

Per ovviare a tali problemi è stata utilizzata la funzione di distribuzione cumulata dei diametri  $N_{\geq}(D)$  (Newman, 2005), definita come la frequenza relativa delle piante maggiori o uguali al diametro  $D$  (Figg. 5.a,b).

Se la funzione  $N(D)$  è una legge di potenza del tipo  $y = a \cdot x^{-b}$ , allora la funzione cumulata  $N_{\geq}(D)$ , che ne è l'integrale, è anch'essa una legge di potenza, con esponente  $b$  diminuito di un'unità:  $y_1 = a_1 \cdot x^{-(b-1)}$ , infatti:

$$N_{\geq}(D) = \int_D^{\infty} N(x) \cdot dx = \int_D^{\infty} a \cdot x^{-b} \cdot dx = \frac{a}{-b+1} \cdot [x^{-b+1}]_D^{\infty} =$$

$$= 0 - \frac{a}{-b+1} \cdot D^{-(b-1)} = \frac{a}{b-1} \cdot D^{-(b-1)} = a_1 \cdot D^{-(b-1)}$$

L'analisi della cumulata  $N_{\geq}(D)$ , oltre ad essere un metodo statisticamente più rigoroso, permette quindi di risalire facilmente ad informazioni riguardanti la funzione  $N(D)$  e di attuare un confronto con i risultati ottenuti con il metodo classico.

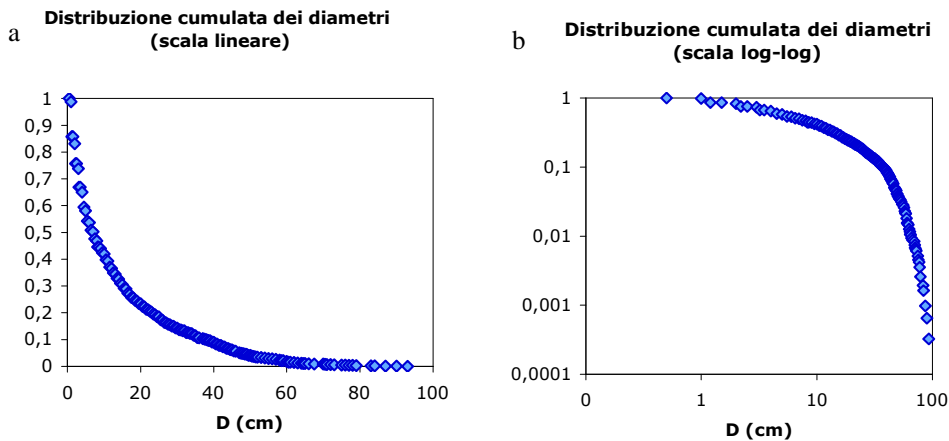


Fig. 5. Esempio di distribuzione cumulata dei diametri, in scala lineare (a) e log-log (b). Dati ottenuti dall'area di Croda da Lago.

### 3.2.2 Interpretazione matematica delle distribuzioni diametriche

Per quanto riguarda l'interpretazione matematica delle curve diametriche (in forma cumulata), l'utilizzo di leggi di potenza è stato considerato non totalmente adeguato, in quanto le distribuzioni approssimano una retta per diametri piccoli, ma decadono bruscamente per diametri maggiori. Sarebbe invece più adatto l'uso di leggi di potenza troncate, ed il decadimento per diametri grandi è stato interpretato, per semplicità ed efficacia, per mezzo di una funzione esponenziale:  $y = e^{-x}$ .

Le curve diametriche cumulate risultano quindi ben approssimate da una funzione del tipo:  $N_{\geq}(D) = a_1 \cdot D^{-(b-1)} \cdot e^{-D/D_c}$ .



Infatti per diametri piccoli,  $D \ll D_c$ , si ha che  $D/D_c \approx 0$  quindi la curva si approssima ad una legge di potenza pura,  $N_{\geq}(D) \approx a_1 \cdot D^{-(b-1)}$ ; mentre per diametri grandi,  $D \gg D_c$ , la funzione potenza risulta trascurabile rispetto alla funzione esponenziale,  $N_{\geq}(D) \approx a_1 \cdot e^{-D/D_c}$ .

Il parametro  $a_1$ , specifico del campione, è stato calcolato in base alla seguente condizione:  $N_{\geq}(D_{\min}) = 1$ , cioè la distribuzione cumulata per il diametro minimo,  $D_{\min}$ , deve valere 1 dato che si stanno considerando le frequenze relative (il 100% delle piante è minore o uguale al diametro minimo). Da questa condizione si ricava che:  $1 = a_1 \cdot D_{\min}^{-(b-1)} \cdot e^{-D_{\min}/D_c}$ , da cui si ottiene:  $a_1 = \frac{1}{D_{\min}^{-(b-1)} \cdot e^{-D_{\min}/D_c}}$

I parametri  $b$  e  $D_c$  sono stati stimati per ciascun *dataset* e riassunti in tabella. Le stime sono state ottenute con il metodo di massima verosimiglianza, mentre gli errori sono stati calcolati con tecniche di *bootstrap* con 200 replicazioni.

Nei grafici è stata rappresentata anche la curva predetta dal modello WBE:  $N_{\geq}(D) = a_1^* \cdot D^{-1}$ , con  $a_1^* = D_{\min}$  ottenuto in modo analogo a quanto mostrato sopra.

### 3.2.3 Analisi dei dati sull'alburno

Per i tre raggruppamenti definiti, sono stati ricavati i grafici relativi alla relazione tra area dell'alburno,  $A_{AL}$ , e diametro,  $D$ , sempre in scala log-log per evidenziare eventuali leggi di potenza. Tale relazione è stata interpretata matematicamente come una legge di potenza del tipo  $A_{AL} \propto D^x$ .

Sono stati stimati gli esponenti  $x$  per ogni raggruppamento, e riassunti in tabella. Per la stima, è stato utilizzato il metodo di regressione RMA (*Reduced Major Axis regression*), e gli errori sono stati calcolati con tecniche di *bootstrap* con 100.000 replicazioni.

## 4 RISULTATI E DISCUSSIONE

Il confronto dei risultati sperimentali con le previsioni del modello WBE ha portato a due principali considerazioni.

La prima è fondamentalmente di carattere metodologico:

- **All'interno di una distribuzione diametrica, la legge di potenza è verificata per i diametri piccoli, ma esiste una significativa deviazione dalla legge di potenza per diametri grandi (Fig. 6).**

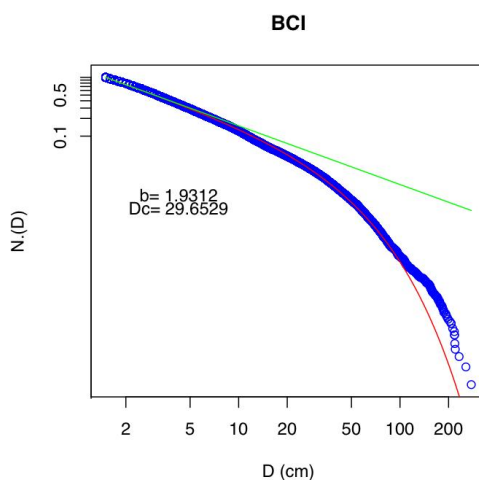


Fig. 6 Esempio di distribuzione cumulata dei diametri, in scala log-log (colore blu). In verde è rappresentata la legge di potenza pura prevista dal modello WBE:  $N_{\geq}(D) = a_1^* \cdot D^{-1}$ ; in rosso la legge di potenza troncata ottenuta interpretando (*fitando*) i dati per mezzo della formula  $N_{\geq}(D) = a_1 \cdot D^{-(b-1)} \cdot e^{-D/D_c}$ .

Come risulta evidente in fig. 6, per interpretare la distribuzione diametrica cumulata, al posto della legge di potenza pura proposta dal modello WBE,  $N_{\geq}(D) = a_1^* \cdot D^{-1}$ , sembra essere più adatta una legge di potenza troncata con una funzione di tipo esponenziale:  $N_{\geq}(D) = a_1 \cdot D^{-(b-1)} \cdot e^{-D/D_c}$ .

La funzione considerata è composta da una parte più robusta (che varia poco a seconda del campione), che è la legge di potenza, e da una parte soggetta a maggiori fluttuazioni, che è la funzione esponenziale (o in generale la funzione di troncamento). È stato scelto di concentrare l'attenzione sulla legge di potenza, quindi sul confronto degli esponenti  $b$ , perché è la parte che permette di catturare gli aspetti invarianti e fondamentali del fenomeno.

Il troncamento della legge di potenza oltre il parametro  $D_c$ , o diametro caratteristico, esprime il fatto che il numero di piante grandi è minore rispetto all'atteso da una legge di potenza.

Questo può essere dovuto in parte ad un errore di campionamento, causato dall'ampiezza limitata delle aree rispetto alla bassa frequenza delle piante più

grandi (i diametri più elevati, molto rari, non sono stati catturati nelle aree di saggio).

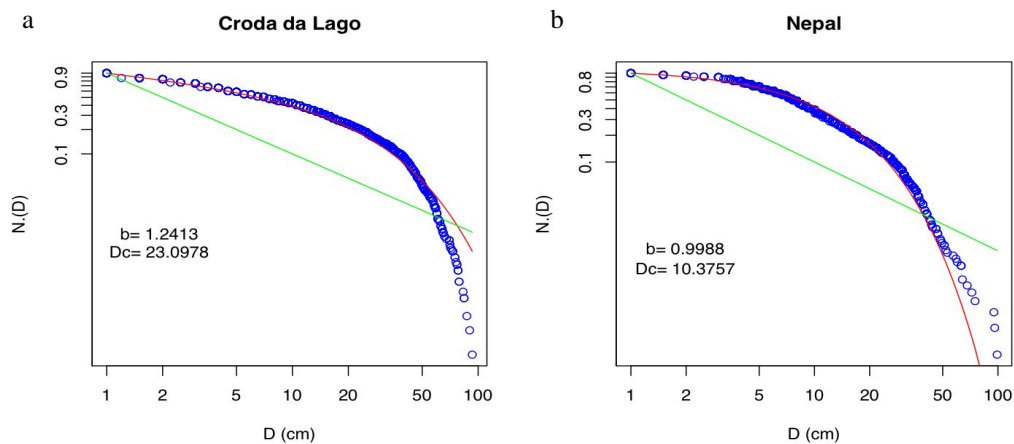
È probabile però che siano coinvolti anche altri fattori limitanti che agiscono a livello di popolazione, cioè che incidono sulla numerosità degli individui, come una maggior esposizione o predisposizione delle piante di dimensioni maggiori a fattori che ne causano la morte, ad esempio collassi strutturali, fulmini, malattie. Infine, è possibile che il diametro stesso delle piante sia soggetto a limitazioni, a livello fisiologico. Le leggi di potenza infatti sono tipiche di fenomeni indipendenti dalle dimensioni dell'oggetto in esame (*scale-free*), mentre è verosimile ipotizzare che le piante riescano a mantenersi efficienti all'interno di un range dimensionale limitato, seppure molto ampio.

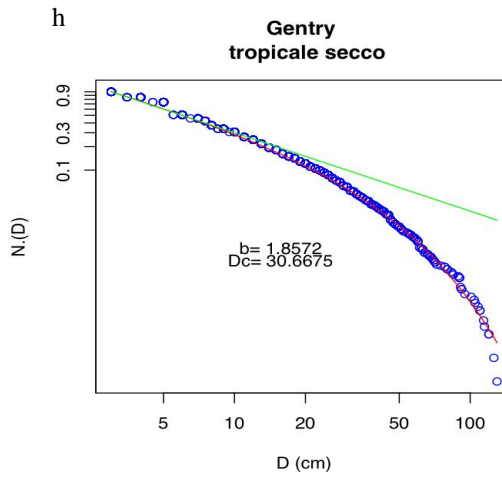
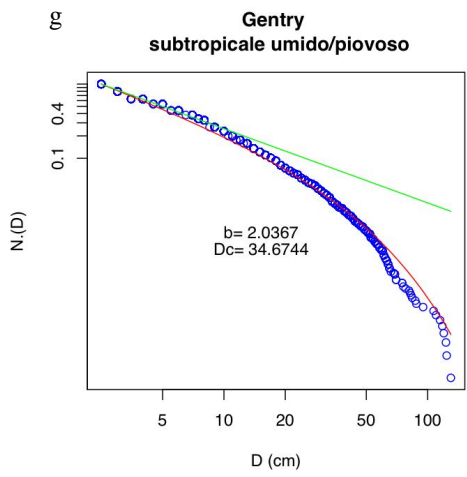
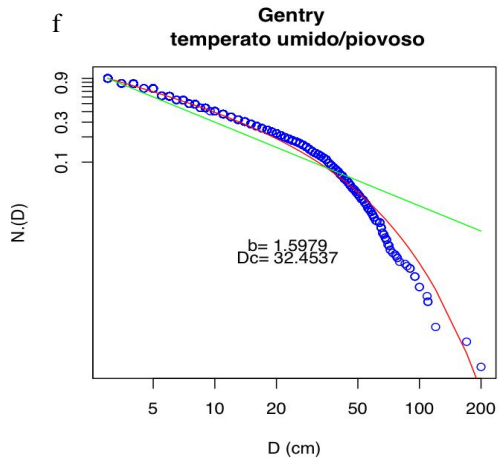
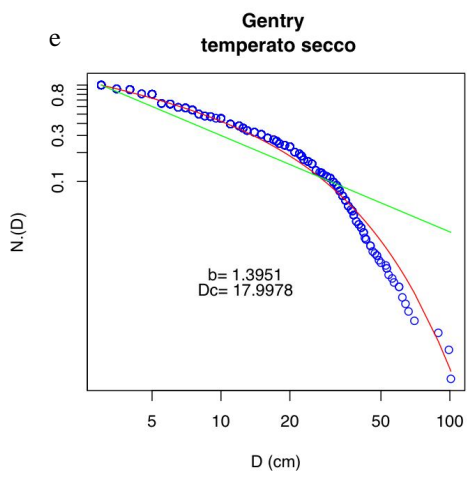
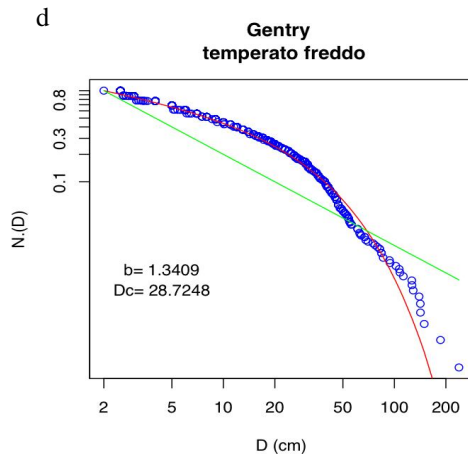
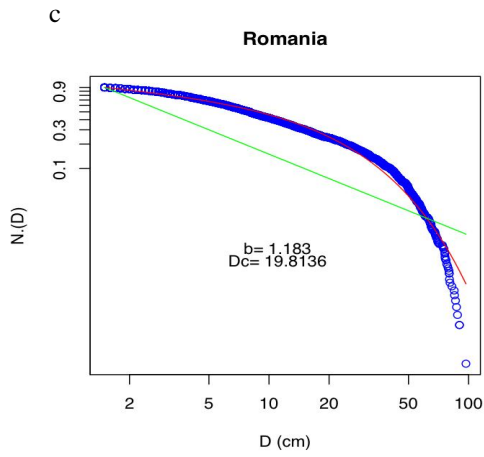
Il troncamento con una funzione esponenziale permette quindi di ottenere una stima più corretta dell'esponente della legge di potenza, perché toglie ambiguità sulla porzione di curva che dev'essere considerata per calcolarlo, ma non modifica significativamente l'interpretazione biologica della distribuzione fornita dal modello WBE. Il troncamento definisce piuttosto un limite entro il quale l'interpretazione è valida.

La seconda considerazione è la seguente:

- **Distribuzioni diametriche di aree diverse presentano esponenti sostanzialmente diversi, che sembrano seguire un gradiente latitudinale.**

I risultati dell'elaborazione dei *dataset* diametrici, elencati nei materiali e metodi, sono riportati di seguito sotto forma di grafici (Figg. 7a-l) e riassunti in tabella (Tab. 4).





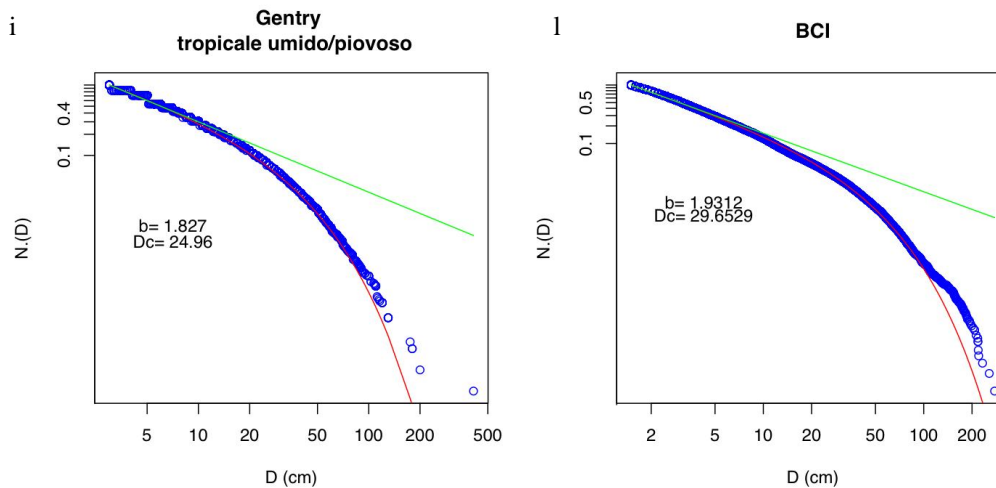


Fig. 7 a-l. Distribuzioni diametriche ottenute dai *dataset* elencati in materiali e metodi (colore blu). In verde è rappresentata la legge di potenza pura prevista dal modello WBE:

$N_{\geq}(D) = a_1^* \cdot D^{-1}$ ; in rosso la legge di potenza troncata ottenuta interpretando (fittando) i dati per mezzo della formula  $N_{\geq}(D) = a_1 \cdot D^{-(b-1)} \cdot e^{-D/D_c}$ .

<i>Dataset</i>	<i>b</i>	$D_c$	Int. conf. <i>b</i> 95%	Int. conf. $D_c$ 95%
Croda da Lago	1,241	23,098	(1,222-1,260)	(21,708-24,193)
Nepal	0,999	10,376	(0,977-1,023)	(9,499-11,214)
Romania	1,183	19,815	(1,154-1,207)	(18,340-21,260)
Gentry CT	1,341	28,725	(1,294-1,537)	(25,027-42,402)
Gentry WTD	1,395	17,998	(1,318-1,482)	(15,717-20,187)
Gentry WTM	1,598	32,454	(1,550-1,646)	(29,201-35,683)
Gentry STM	2,037	34,674	(2,003-2,071)	(30,555-39,955)
Gentry TD	1,857	30,668	(1,814-1,895)	(27,054-34,856)
Gentry TM	1,828	24,966	(1,814-1,865)	(25,499-28,822)
BCI	1,931	29,653	(1,911-1,966)	(26,992-33,013)

Tab. 4. Nelle prime due colonne sono riassunte le stime dei parametri *b* (esponente) e  $D_c$  (diametro critico) della curva  $N_{\geq}(D) = a_1 \cdot D^{-(b-1)} \cdot e^{-D/D_c}$ , calcolate per i diversi *dataset* con metodi di massima verosimiglianza. Nelle ultime due colonne sono elencati i rispettivi intervalli di confidenza al 95%, calcolati con tecniche di *bootstrap*.

Come risulta in Tab. 4, le distribuzioni diametriche di foreste tropicali hanno esponente *b* che si avvicina a 2, come predetto dal modello WBE, mentre le distribuzioni diametriche di boschi situati a latitudini maggiori hanno esponenti via via più bassi, fino a 1 nelle aree temperate fredde/boreali.

La pendenza della parte iniziale della curva di distribuzione diametrica, che dipende da *b*, è cioè maggiore verso l'equatore: la parte iniziale della curva decresce più rapidamente.

In altre parole, la frequenza relativa degli individui cala più velocemente, passando da una classe di diametro alla successiva di diametro maggiore, nelle zone equatoriali rispetto a quelle boreali.

In termini di dinamica di popolazione (considerando la relazione tra diametro ed età), la distribuzione diametrica dà un'indicazione del processo di autodiradamento (*self-thinning law*) del bosco (Midgley, 2001).

Con autodiradamento si intende la progressiva diminuzione, nel tempo, del numero di alberi di una coorte che riescono ad aumentare di dimensione (date molte piante piccole, poche riescono a diventare di grandi dimensioni). Il diradamento nel tempo entro una coorte di individui è dovuto fondamentalmente alla competizione, che aumenta all'aumentare delle dimensioni degli individui e produce per alcune piante la morte o il blocco della loro crescita.

La pendenza della curva di distribuzione diametrica ha in questo contesto un preciso significato: verso l'equatore (pendenza della curva maggiore) le piante mostrano un autodiradamento maggiore a parità di crescita diametrica, cioè una proporzione minore di piante di una coorte passa da una classe di diametro a quella di diametro maggiore.

La variazione dell'esponente  $b$  della distribuzione diametrica con la latitudine non è prevista dal modello WBE. Si presenta quindi il problema di fornire una spiegazione a tale variazione ed al significato ecologico che essa comporta.

**- Una possibile ipotesi di lavoro per spiegare la variazione dell'esponente con la latitudine.**

Come punto di partenza è stata considerata l'interpretazione della distribuzione diametrica attuata dal modello WBE. Tale spiegazione può essere espressa in una forma equivalente ma di più facile visualizzazione, che sfrutta sempre le relazioni allometriche previste dal modello.

Si considera che le risorse siano equipartite tra le varie classi di diametro:  $R \propto N_k \cdot R_k$ , e che l'uso delle risorse per il singolo individuo sia proporzionale al suo metabolismo e all'area fogliare  $A_F$ :  $R_k \propto B_k \propto A_{F_k}$ , relazione prevista dal modello WBE (Enquist, 2001).

Sempre secondo il modello WBE, l'area fogliare è proporzionale all'area del fusto:  $A_F \propto D^2$  (Enquist, 2001). Si ottiene quindi che  $R \propto N_k \cdot A_{F_k} \propto N_k \cdot D_k^2$ , da cui si ricava:  $N \propto D^{-2}$ , che rappresenta la curva di distribuzione diametrica teorica prevista dal modello WBE.

Emerge quindi una considerazione: se il risultato sperimentale è che:  $N \propto D^{-b}$ , con  $1 < b < 2$ , allora si potrebbe correggere la relazione  $A_F \propto D^2$  prevista dal modello WBE in questo modo:  $A_F \propto D^b$ , con  $1 < b < 2$ .

In sostanza si può assumere che l'area fogliare, invece di essere proporzionale all'area basimetrica (area della sezione trasversale del fusto), sia più correttamente proporzionale all'area della porzione conducente del fusto (alburno):  $A_F \propto A_{AL}$ . Di questa relazione si hanno già da tempo evidenze sperimentali in letteratura (Jordan & Kline, 1977).

Si può ipotizzare poi che la relazione tra area conducente e area basimetrica sia diversa alle varie latitudini:  $A_{AL} \propto D^b$ , con  $1 < b < 2$ .

Tale ipotesi può essere chiarita considerando i due casi limite, corrispondenti a  $b=1$  e  $b=2$ .

Per  $b=2$  (verso l'equatore), l'area conducente sarebbe proporzionale al diametro al quadrato  $A_{AL} \propto D^2$ , quindi all'area basimetrica ( $\frac{\pi}{4} D^2$ ). Questo significherebbe

che, durante la crescita della pianta, la percentuale di alburo rispetto all'area basimetrica rimane invariata.

Per  $b=1$  (verso le zone boreali), l'area conducente sarebbe proporzionale al diametro:  $A_{AL} \propto D^1$ , quindi al perimetro del fusto ( $\pi D$ ). Ciò significherebbe che, all'aumentare delle dimensioni della pianta, lo strato conducente si mantiene di spessore costante, e quindi, in percentuale, l'area conducente diminuisce progressivamente.

Allo scopo di supportare questa ipotesi, vengono di seguito riportati i risultati dell'analisi dei dati riguardanti l'alburo, raggruppati in tre diverse fasce climatiche (Fig. 8a-c; tab. 5).

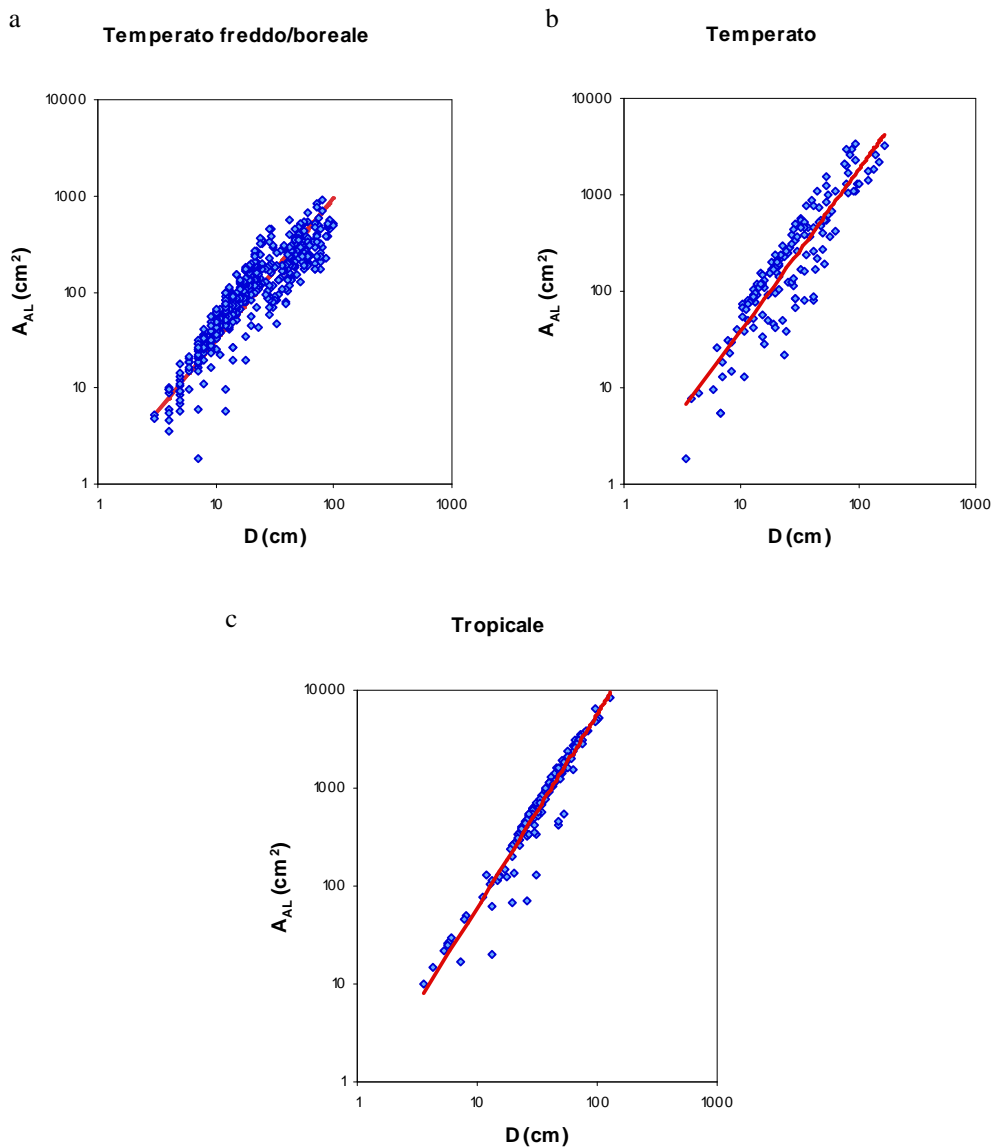


Fig. 8. Risultati dell'analisi della relazione tra area della sezione trasversale dell'alburo e diametro, entrambi misurati a livello del fusto (1,3 m di altezza). In blu sono rappresentati i dati, provenienti dai *dataset* elencati in materiali e metodi e raggruppati in tre fasce climatiche: temperata fredda/boreale (a), temperata (b) e tropicale (c). In rosso è rappresentata la legge di potenza  $A_{AL} \propto D^x$  per mezzo della quale sono stati interpretati (*fit*tati) i dati.

Zona climatica	$x$	$R^2$	Numero individui
Temperata fredda/boreale	1,49 (1,42-1,56)	0,79	506
Temperata	1,83 (1,71-1,95)	0,82	156
Tropicale	2,04 (1,95-2,16)	0,94	159

Tab. 5. Nella prima colonna sono indicati, per i diversi raggruppamenti climatici, i valori dell'esponente  $x$ , calcolati mediante RMA, della relazione  $A_{AL} \propto D^x$ , per mezzo della quale sono stati *fittati* i dati. Sempre nella prima colonna, tra parentesi, sono indicati gli intervalli di confidenza al 95% calcolate con tecniche di *bootstrap*. Nella seconda colonna è indicato il coefficiente di determinazione  $R^2$  che dà una misura della bontà del *fit*.

I dati analizzati mostrano che si può considerare la relazione tra area dell'alburno e diametro come una legge di potenza:  $A_{AL} \propto D^x$ , con l'esponente  $x$  compreso tra 1 e 2, che decresce all'aumentare della latitudine, in accordo con l'ipotesi formulata (i valori di  $x$  sono cioè comparabili con quelli di  $b$ ).

La bontà della verifica sperimentale sarebbe da migliorare, considerando un numero maggiore di dati, oppure misurando l'area fogliare invece dell'area dell'alburno, dato che i due parametri si considerano proporzionali,  $A_F \propto A_{AL}$ . La misurazione dell'area fogliare comporta però una procedura ancora più lunga e i dati in letteratura non sono disponibili per un ampio numero di individui come servirebbe per questo tipo di analisi.

In analogia con il modello WBE, si delinea anche un'interpretazione ecologica del perché una diverso *scaling* tra area dell'alburno e diametro,  $A_{AL} \propto D^b$  con  $1 < b < 2$ , possa avere un effetto sulla pendenza della distribuzione diametrica.

Considerato che le risorse siano equipartite tra le varie classi di diametro,  $R \propto N_k \cdot R_k$ , si può ipotizzare (come implicitamente assume il modello WBE) che il numero degli individui di una coorte che riescono a crescere di dimensioni,  $N_k$ , si adegui, mediante processi competitivi e di auto-diradamento, alla legge che regola l'uso delle risorse da parte dei singoli individui,  $R_k$ , in base alle dimensioni.

Se cioè  $R_k$  cresce secondo la legge  $R_k \propto D_k^b$ , e le risorse  $R$  a disposizione sono costanti, la numerosità degli individui di conseguenza cala secondo la legge  $N_k \propto D_k^{-b}$ .

La considerazione aggiuntiva è che il rapporto tra uso delle risorse di due classi

successive,  $\frac{R_2}{R_1} = \left(\frac{D_2}{D_1}\right)^b$ , sia maggiore all'equatore ( $b=2$ ) che nelle zone boreali

( $b=1$ ); dunque, nel passaggio dalla prima classe di diametri alla seconda, si avrà una competizione più forte e maggiore diradamento all'equatore piuttosto che nelle zone boreali. Ciò si traduce in una curva di distribuzione diametrica più ripida.

#### - Possibili sviluppi successivi.

Oltre alla necessità di una verifica sperimentale più consistente della relazione tra area dell'alburno e diametro, resta, come problema aperto, la comprensione del perché l'esponente di tale relazione cambi con la latitudine.



È possibile che ciò sia dovuto alla presenza, a basse latitudini, di maggiori tassi di crescita e/o di minori tassi di sostituzione dell'alburno a duramen. In particolare, quest'ultimo aspetto potrebbe essere legato al fatto che le piante che vivono in climi più sfavorevoli, ad esempio le piante di una foresta boreale, per mancanza di acqua e basse temperature non riescono a mantenere l'alburno attivo per un numero di anni elevato.

## 5 CONCLUSIONI

L'analisi delle distribuzioni diametriche di aree situate a diversa latitudine ha mostrato come le previsioni del modello WBE (cioè che le distribuzioni diametriche seguono universalmente la legge di potenza  $N \propto D^{-2}$ ) siano verificate solo parzialmente.

- All'interno di una stessa distribuzione diametrica, la legge di potenza è verificata per i diametri piccoli ma esiste una significativa deviazione per diametri elevati.
- Distribuzioni diametriche di aree diverse presentano esponenti sostanzialmente diversi, che sembrano seguire un gradiente latitudinale; più precisamente le distribuzioni tropicali hanno esponente che si avvicina a -2 come predetto dal modello WBE, mentre distribuzioni a latitudini maggiori hanno esponenti in valore assoluto più bassi, fino ad arrivare a -1 nelle aree boreali.

È stata ipotizzata una possibile spiegazione di questi risultati.

- Per quanto riguarda la deviazione delle distribuzioni diametriche dalla legge di potenza per diametri grandi, è stata ipotizzata l'influenza di errori di campionamento e di fattori che potrebbero limitare la dimensione degli alberi a livello ecologico e fisiologico.
- Per quanto riguarda la variazione dell'esponente delle distribuzioni diametriche con la latitudine, è stata chiamata in causa una diversa relazione tra l'area della porzione conducente della pianta e il diametro. È stata verificata sperimentalmente tale relazione ed è stata fornita un'interpretazione di come essa possa riflettersi in una diversa intensità di competizione e in un autodiradamento degli individui arborei più o meno rapido con la crescita del diametro.

## 6 BIBLIOGRAFIA

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

**Banavar J., Damuth J., Maritan A., Rinaldo A.** (2002) Supply-demand balance and metabolic scaling. *PNAS*, **99**: 10506-10509.

**Banavar J., Maritan A., Rinaldo A.** (1999) Size and form in efficient transportation networks. *Nature* **399**: 130-132.

**Carrer M., Bazzanella D., Soraruf L.** (2007) Pattern e struttura spaziale in una faggeta lasciata alla libera evoluzione. *IV convegno SISEF, Arezzo 25-27 settembre 2007*: 4.

**Coomes D.** (2006) Challenges to the generality of WBE theory. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 593-596.

**Enquist B.** (2001) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, **22**: 1045-1064.

**Enquist B., Brown J., West G.** (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* **395**: 163-165.

**Enquist B. & Niklas K.** (2001) Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, **410**: 655-741.

**Jordan C. & Kline J.** (1977) Transpiration of trees in a tropical rainforest. *The Journal of Applied Ecology*, **14**: 853-860

**Kleiber M.** (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* **6**: 315-353.

**Makarieva A., Gorshkov V., Li B.** (2005) Revising the distributive network models of West, Brown and Enquist (1997) and Banavar, Maritan and Rinaldo (1999): metabolic inequity of living provides clues for the observed allometric scaling rules. *Journal of Theoretical Biology*, **237**: 291-301.

**Midgley J.** (2001) Do mixed-species mixed-size indigenous forests also follow the self thinning line? *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 661-662.

**Muller-Landau H. et al.** (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, **9**: 575-588.

**Newman M.** (2005) Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. *Contemporary Physics*, **46**: 323-351.

**Niklas K., Midgley G., Enquist B.** (2003) A general model for mass-growth-density relations across tree-dominated communities. *Evolutionary Ecology Research*, 2003, **5**: 459-468.

**Rinaldo A., Banavar J., Maritan A.** (2006) Trees, networks and hydrology. *Water Resources Research*, **42**, W06D07: 1-14.

**Susmel L.** (1979) Structural model of primary fir and spruce forests. *Proceedings of the Institute of Ecology and Silviculture, University of Padova*, **1**: 1-39.

**West G., Brown J., Enquist B.** (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**: 122-126.

**Whitfield J.** (2004) Ecology's big, hot idea. *PLoS Biology*, **2**: e440.