

**STIMA DELLA BIOMASSA FORESTALE: LE NUOVE POTENZIALITÀ DELLE  
RELAZIONI ALLOMETRICHE**

Tommaso ANFODILLO, Roberto PILLI, Marco CARRER, Vinicio CARRARO, Sergio  
ROSSI  
(tommaso.anfodillo@unipd.it)

Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali - Università di Padova

In: Pilli R., Anfodillo A., Della Valle E.,(eds)  
Stima del carbonio in foresta: metodologie ed aspetti normativi  
Pubblicazione del Corso di Cultura in ecologia.  
Atti del 42° Corso, Università di Padova: 161-183  
2006

## STIMA DELLA BIOMASSA FORESTALE: LE NUOVE POTENZIALITÀ DELLE RELAZIONI ALLOMETRICHE

### INTRODUZIONE

Gli alberi contengono una parte rilevante del carbonio immagazzinato negli ecosistemi forestali. Nelle foreste temperate la biomassa epigea media è circa  $210 \text{ Mg ha}^{-1}$  (Saugier et al, 2001) che corrispondono a circa  $105 \text{ Mg C ha}^{-1}$ . A questa si devono aggiungere le radici che contribuiscono con altri  $57 \text{ Mg ha}^{-1}$  (circa il 27%) ossia con  $28.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ . Nei suoli forestali delle regioni temperate si trovano quantità di carbonio variabili tra i 60 (Arrouays et al., 1999) e i  $93 \text{ Mg C ha}^{-1}$  (Rodeghiero, 2006 questo volume). Di conseguenza, negli alberi viene immagazzinata una quantità di carbonio che è circa il 50-70% di quella presente nell'ecosistema forestale. Se si considerano i diversi biomi, di norma, quanto più lenta è la degradazione della lettiera tanto minore è la percentuale di carbonio immagazzinata negli alberi: nelle foreste boreali, ad esempio, la componente arborea può contribuire solamente per il 15% rispetto alla totalità di carbonio presente nell'ecosistema.

Ad ogni modo, una stima precisa della biomassa arborea (fitomassa) è essenziale per poter valutare il contributo delle foreste al bilancio planetario del carbonio.

Quali sono le metodologie più idonee per stimare la quantità di carbonio presente nella fitomassa?

Dal momento che, mediamente, il carbonio contenuto nei tessuti legnosi è il 50% della fitomassa, si potrebbe pensare di utilizzare degli strumenti "classici" a disposizione del forestale come le tavole di cubatura cormometriche o dendrometriche. Queste tavole, generate dall'abbattimento di alberi modello, consentono di stimare la massa utilizzando variabili facilmente misurabili come il diametro o la coppia diametro/altezza. Sostanzialmente, queste tavole sono state ideate (ed utilizzate) perché si era notato, fin dalle prime osservazioni, che la variazione della massa era estremamente correlata alla variazione del diametro. Comunemente, le equazioni dei diversi modelli di regressione utilizzate danno coefficienti di determinazione ( $R^2$ ) superiori a 0.9-0.95 e, quindi, rappresentano uno strumento molto preciso di stima. Per questo motivo, in letteratura, si trovano migliaia di tavole di cubatura diverse. In genere, inoltre, gli Autori che le hanno proposte limitano la loro validità alla specie per cui la tavola è stata costruita e, in genere, anche ad una determinata località rendendone, di fatto, non corretta l'applicazione fuori dal contesto nel quale sono state sviluppate.

Un altro serio limite all'uso delle tavole di cubatura per la stima del carbonio presente nella fitomassa è che esse considerano solo una parte dell'albero (il fusto) mentre viene trascurata la biomassa dei rami (in genere in tutte le conifere e, anche, in molte latifoglie), quella delle foglie e quella delle radici. Questo limite può essere superato utilizzando delle "particolari" tavole di cubatura che vengono definite "relazioni allometriche" (il termine allometria sembra essere stato coniato da J. Huxley nel 1932 ad indicare come la struttura di un organismo cambia con il variare della sua dimensione). Queste relazioni consentono di trovare le relazioni tra la fitomassa totale (compresi rami e foglie, ma raramente radici) e il diametro, oppure tra i diversi comparti della pianta (ad esempio la massa fogliare) e il diametro. Il lavoro necessario per la costruzione di queste tavole è notevole dato che è necessario separare le diverse parti, pesarle e determinarne il peso secco. Anche se raramente si pesa tutto l'albero ma si scelgono strategie di campionamento adeguate per definire la percentuale di massa da misurare, l'entità del lavoro ha limitato il numero di relazioni allometriche disponibili, soprattutto con serie relative anche a piante di notevoli dimensioni.

In Italia, tra i primi a pubblicare relazioni empiriche di questo tipo sono stati Susmel et al (1975) che, con un lavoro veramente rilevante, hanno costruito delle ottime relazioni allometriche su leccio (Fig. 1).

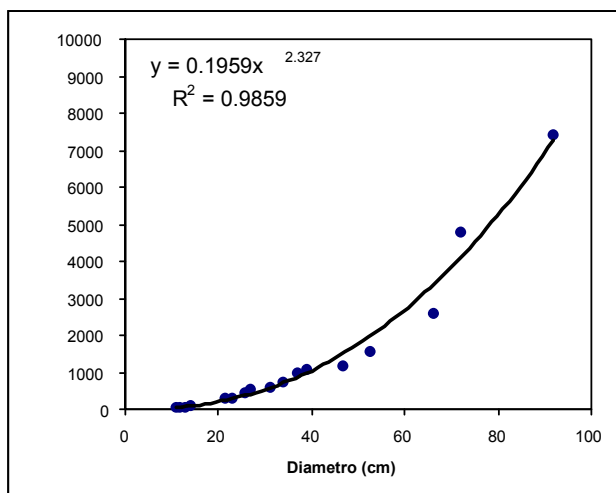


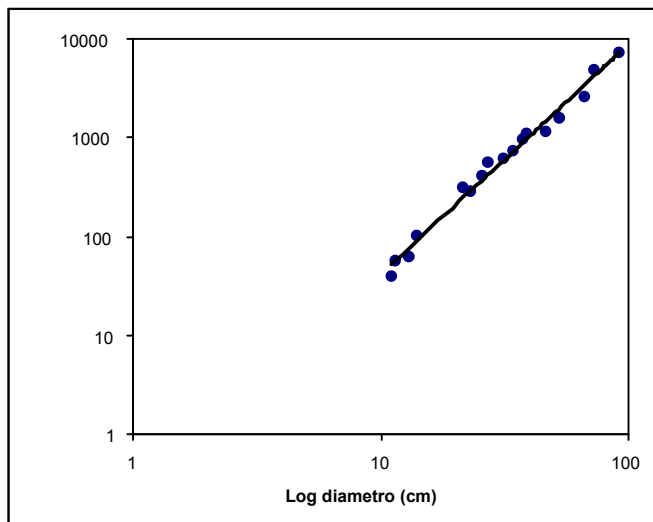
Fig. 1 – Relazione tra fitomassa totale e diametro in leccio di Supramonte (dati da Susmel et al, 1975)

Il modello di regressione utilizzato, in genere, per questo tipo di relazioni empiriche è (Niklas, 1994):

$$M = aD^b \quad (1)$$

dove  $M$  = massa totale (Kg sostanza secca) e  $D$  = diametro (cm) a 1.3 m e i parametri  $a$  e  $b$ , sono detti rispettivamente coefficiente di scala ed esponente di scala.

Tali relazioni sono in genere trasformate in scala logaritmica (Fig. 2) cosa che consente, tra l'altro, di relativizzare le distanze delle singole osservazioni dalla linea di regressione e di poter utilizzare modelli lineari per la regressione.



**Fig 2 - Relazione log-log tra fitomassa totale e diametro in leccio di Supramonte (dati da Susmel et al, 1975). Si nota come l'apparente maggiore distanza dalla retta di regressione dalle osservazioni relative ai diametri oltre i 50 cm "scompare" quando si utilizzano scale logaritmiche. L' $R^2$  ed i coefficienti restano i medesimi di Fig. 1.**

L'equazione generalmente utilizzata diventa quindi:

$$\ln M = \ln a + b \ln D \quad (2)$$

dove l'esponente di scala  $b$  diventa il coefficiente angolare della retta di regressione.

Quando la numerosità delle relazioni allometriche su specie arboree è diventata consistente ci si è accorti che il valore dell'esponente di scala  $b$  era di norma compreso tra 2 e 3 (Zeide, 1993) nella relazione tra massa totale e diametro. Molti autori, comunque, hanno fatto notare che equazioni allometriche specie-specifiche e sito-specifiche (ossia con coefficienti  $a$  e  $b$  diversi caso per caso) consentivano di stimare con maggiore accuratezza la massa perché le specie arboree dovrebbero essere diverse come struttura e, soprattutto, possono differire nella densità del legno (Ketterings et al., 2001). Quindi, fino ad ora l'allometria si è basata essenzialmente su relazioni empiriche con validità locale (Zianis et al. 2005) in perfetta analogia all'approccio utilizzato per la costruzione delle tavole di cubatura.

Inoltre, non tutte le relazioni allometriche proposte (o similmente le relazioni delle tavole dendrometriche) sono state prodotte utilizzando funzioni potenza come (1). Ad esempio, nelle Tavole Dendrometriche Regionali della Regione Emilia-Romagna (2000) vengono utilizzate relazioni empiriche, come indicato da Tabacchi (1985), del tipo:

$$V = b_0 + b_1 * (d^2h) \quad (3)$$

dove  $d$  = diametro e  $h$  = altezza della pianta mentre  $b_0$  e  $b_1$  sono coefficienti da stimare con la regressione. Questi diversi modelli dimostrano, in genere, di avere una migliore capacità predittiva rispetto al modello che utilizza una funzione potenza.

### LA "NUOVA" ALLOMETRIA

Tavole dendrometriche, equazioni allometriche e BEF (*biomass expansion factor*) utilizzati fino ad ora hanno una caratteristica comune: sono tutte relazioni empiriche. Non vi è nessuna causa fisiologica, nessuna ragione

biologica del fatto che una determinata relazione debba avere certi esponenti: ci si è limitati a trovare la relazione che garantiva la migliore capacità predittiva, ossia che era la migliore da un punto di vista strettamente statistico.

Questo approccio potrebbe essere superato da una nuova (e per noi promettente) impostazione che, invece, propone una allometria funzionale ossia basata su presupposti fisiologici che determinerebbero il realizzarsi di determinati esponenti di scala. West et al., (1999a), West et al., (1999b), Enquist (2002), Enquist e Niklas (2002), Enquist (2003) stanno proponendo a tutta la comunità scientifica (ed ora anche ai tecnici) il loro approccio innovativo (quello delle “*quarter-power allometric scaling laws*”) che, però, ha scatenato una dura opposizione (Mencuccini, 2002; Kozłowski e Konarzewski, 2004, McCulloh e Sperry, 2005) Fondamentalmente, gli Autori hanno utilizzato le relazioni allometriche per cercare di dimostrare che gli organismi hanno evoluto delle strutture ottimali che, proprio perché tali, vengono mantenute durante tutta l’ontogenesi. L’analisi di come gli organismi cambiano di dimensione e la comprensione delle conseguenze che ciò comporta vengono utilizzati come “piede di porco” per aprire nuovi orizzonti circa i processi guida dell’evoluzione naturale ossia quei processi che hanno determinato la forma e la fisiologia degli organismi viventi.

Secondo Enquist (2003) le piante si sono evolute sotto la pressione di due vincoli fondamentali e tra loro contrapposti che devono essere mediati:

- 1) la pianta deve massimizzare la superficie di scambio con l’ambiente (ad esempio le foglie devono essere il maggior numero possibile come anche le piccole radici);
- 2) la pianta deve ridurre al minimo i costi di trasporto delle risorse (ad esempio l’acqua che viene portata dalle radici alle foglie deve muoversi con la minore resistenza possibile).

Il primo vincolo tende a far aumentare la dimensione dei rami e delle radici il più possibile (naturalmente anche in relazione ai vincoli biomeccanici); il secondo, invece, determinerebbe una struttura quanto più compatta possibile perché il costo del trasporto aumenta proporzionalmente con la distanza che le risorse devono percorrere per raggiungere i siti di produzione (foglie).

Se è vero che questi sono i due vincoli “di base” che hanno influenzato la forma di tutti gli organismi allora dovrebbe anche verificarsi una convergenza delle piante verso una struttura universale (la stessa in tutte le piante).

In un articolo che è diventato “pietra miliare” per chi si occupa di relazioni idriche nelle piante West et al. (1999a) propongono che tutte le piante abbiano evoluto la medesima struttura del sistema di conduzione che, appunto, sarebbe quella che minimizza i costi di trasporto delle risorse.

La domanda che ci si deve porre è: come deve cambiare il sistema di conduzione man mano che la pianta cresce per mantenere una struttura ottimale? La risposta, come vedremo, ha delle conseguenze rilevanti sulla scelta dei modelli per le relazioni allometriche.

## **IDRAULICA NEGLI ALBERI: I PROBLEMI CONNESSI ALL’AUMENTO DI DIMENSIONI**

Nel corso dell’evoluzione delle specie legnose si è assistito ad un progressivo aumento delle dimensioni medie degli individui a dimostrazione che, per una pianta legnosa, raggiungere altezze elevate determina significativi vantaggi nella competizione per le risorse. Naturalmente, l’aumento delle dimensioni deve essere compatibile con vincoli di natura biomeccanica e idrodinamica. Circa i vincoli del primo tipo è stato dimostrato che le piante di grandi dimensioni riescono a mantenere una struttura (diametro del fusto e altezza) che assicura una ottimale resistenza meccanica (Niklas, 1995).

Per quanto riguarda i vincoli idrodinamici si osserva che gli alberi sono in grado di trasportare l’acqua assorbita dalle radici fino alle foglie attraverso percorsi lunghi anche oltre 120 m. Mentre esiste una discreta convergenza su quale sia il meccanismo coinvolto nella risalita della linfa grezza (Tyree, 2003) vi è un dibattito molto acceso su quali strategie la pianta debba mettere in atto per adeguare le caratteristiche del sistema di conduzione all’aumento progressivo della distanza di traslocazione (altezza) durante l’ontogenesi (McCulloh e Sperry, 2005; Midgley 2003). In genere, si ritiene che all’aumentare dell’altezza aumenti linearmente la resistenza al trasporto dell’acqua (Ryan e Yoder, 1997 e McDowell et al. 2002), determinando condizioni di forte stress idrico nella parte apicale (Koch et al. 2004) e, quindi, una limitazione in altezza. L’approccio di West et al. (1999a) vuole dimostrare che, invece, la pianta adegua via via il sistema di conduzione con l’aumento dell’altezza in modo da mantenere la resistenza idrodinamica praticamente costante all’aumentare delle lunghezze del percorso. Il modello *WBE* predice che il sistema di conduzione venga adeguato con una semplice modificazione anatomica: le cellule del sistema di conduzione devono diventare progressivamente più grandi verso la base della pianta o, in altri termini, il sistema deve essere rastremato (ossia con cellule più piccole verso l’apice del fusto e dei rami). Il modello *WBE* predice, inoltre, quanto debba essere la rastremazione minima affinché il sistema di trasporto sia ottimale.

Come detto, se la minimizzazione del sistema di trasporto è un vincolo fondamentale tutte le piante lo avrebbero dovuto adottare. La struttura rastremata, quindi, si dovrebbe ritrovare universalmente in tutte le piante (West et al 1999a). La rastremazione del sistema di conduzione, infatti, era carattere già osservato da tempo ma

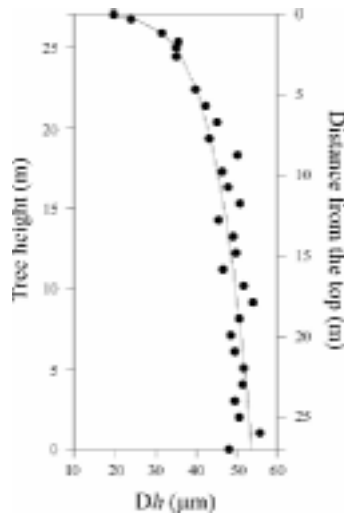
nessuno prima di West et al (1999a) aveva affermato che tale rastremazione doveva essere la stessa in tutte le specie legnose.

La variazione della dimensione delle cellule dello xilema in funzione dell'altezza varia allometricamente secondo una funzione potenza che dovrebbe valere (tenendo conto di alcune approssimazioni descritte da Anfodillo et al 2006):

$$Dh \propto h^{0.2} \quad (4)$$

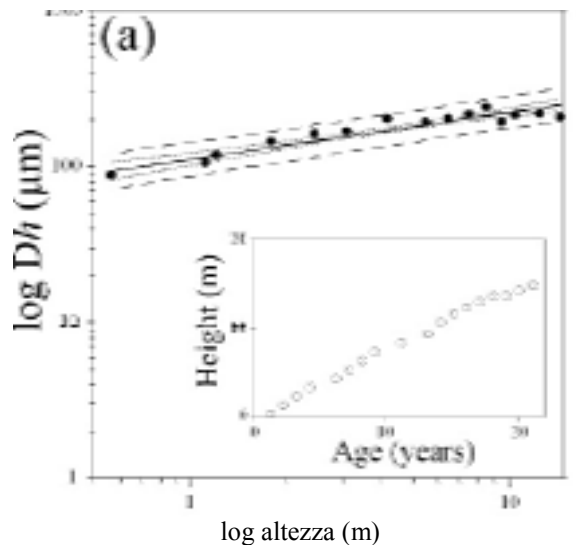
Dove  $Dh$  = diametro idraulico delle cellule del sistema di conduzione ( $\mu\text{m}$ ) e  $h$  = altezza della pianta (m)

Le prime verifiche empiriche del modello di *WBE* sono state pubblicate recentemente da Anfodillo et al (2006). In Fig. 3 è illustrata la variazione del diametro delle cellule xilematiche lungo il fusto di un larice.



**Fig. 3 –** Variazione della dimensione delle cellule xilematiche ( $Dh$  sull'asse x) lungo il fusto di un larice di circa 27 m di altezza (asse y) campionato a S. Vito di Cadore (BL). La figura rappresenta una schematizzazione di come si struttura la rastremazione del sistema di conduzione con elementi più piccoli all'apice della pianta e di maggiori dimensioni alla base (da Anfodillo et al 2006).

Il diametro degli elementi di conduzione viene predetto in modo estremamente preciso dall'altezza della pianta a dimostrazione di come il carattere debba essere adeguato per compensare l'aumento di resistenza con l'altezza (Fig. 4)



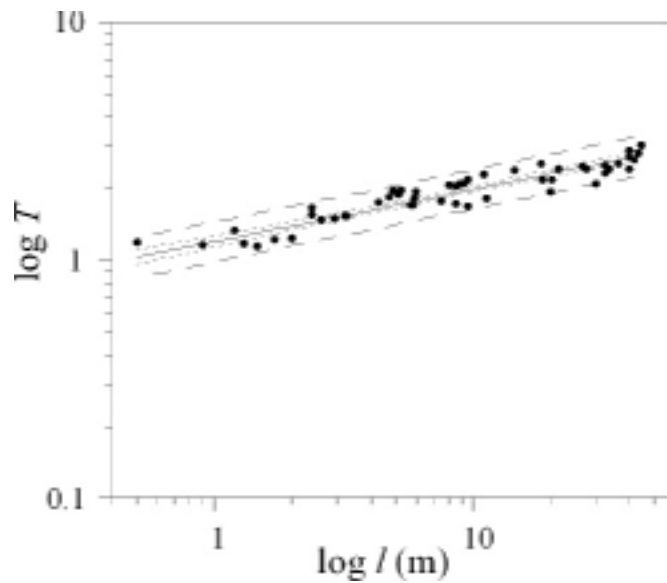
**Fig. 4 –** Variazione della dimensione degli elementi di conduzione ( $Dh$ ) in funzione di  $h$  (m) in un frassino di circa 15 m di altezza  $R^2=0.89$   $p<0.0001$ . Nel riquadro lo sviluppo dell'altezza con l'età (da Anfodillo et al, 2006).

Delle relazioni altrettanto stringenti sono state riscontrate anche su altre specie.

In modo molto significativo la rastremazione verificata empiricamente è molto simile, se non addirittura identica, negli individui che dimostrano un elevato incremento longitudinale, rispetto a quanto predetto dal modello *WBE* che, quindi, si dimostra adeguato a individuare i principali caratteri che hanno guidato l'evoluzione delle piante arboree.

La struttura proposta dal modello *WBE* oltre che valere a scala individuale sembra valere anche nelle diverse specie. In Fig. 5 viene rappresentato il grado di rastremazione (inteso come rapporto tra la dimensione degli elementi alla base fratto la dimensione di quelli all'apice) in funzione dell'altezza della pianta. In tabella 1 si riportano le caratteristiche del campione utilizzato per generare Fig. 5.

Questo dimostrerebbe come la rastremazione sia effettivamente carattere indipendentemente dalla specie, dal sito di crescita e da tutte le altre variabili ma, invece, dipendente solo dalla distanza da percorrere (ossia dall'altezza della pianta). E' rilevante osservare, quindi, come il grado di rastremazione appaia universale e quindi simile nelle diverse specie.



**Fig. 5 – Variazione del coefficiente di rastremazione ( $T = Dh_0 / Dh_{N-1}$ ) in funzione dell'altezza della pianta (m) relativamente alle specie di tab 1  $R^2=0.88$   $p<0.0001$  (da Anfodillo et al. 2006).**

| id | Specie                             | $h$<br>(m) | età<br>(anni) | Diametro alla<br>base (cm) | Altitudine<br>(m a.s.l.) | $Dh_0$<br>( $\mu\text{m}$ ) | $Dh_{N-1}$<br>( $\mu\text{m}$ ) |
|----|------------------------------------|------------|---------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| 1  | <i>Sorbus aucuparia</i> L.         | 0.5        | 5             | 0.5                        | 1900                     | 28.71                       | 24.46                           |
| 2  | <i>Rhododendron ferrugineum</i> L. | 0.9        | 28            | 1.0                        | 1900                     | 20.76                       | 18.06                           |
| 3  | <i>Pinus sylvestris</i> L.         | 1.2        | 11            | 3.7                        | 1100                     | 23.89                       | 17.96                           |
| 4  | <i>Acer pseudoplatanus</i> L.      | 1.3        | 5             | 3.0                        | 1300                     | 56.27                       | 48.24                           |
| 5  | <i>Arbutus unedo</i> L.            | 1.5        | 15            | 1.2                        | 10                       | 15.58                       | 13.78                           |
| 6  | <i>Juniperus sabina</i> L.         | 1.7        | 22            | 3.2                        | 10                       | 7.61                        | 6.22                            |
| 7  | <i>Populus nigra</i> L.            | 2.0        | 6             | 5                          | 20                       | 58.41                       | 47.46                           |
| 8  | <i>Salix purpurea</i> L.           | 2.4        | 4             | 2.0                        | 1000                     | 53.14                       | 31.92                           |
| 9  | <i>Pinus mugo</i> Turra            | 2.4        | 16            | 5.0                        | 1100                     | 25.34                       | 16.25                           |
| 10 | <i>Prunus avium</i> L.             | 2.6        | 7             | 3.5                        | 650                      | 42.72                       | 29.10                           |
| 11 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 2.9        | 9             | 5.0                        | 1500                     | 28.37                       | 19.03                           |
| 12 | <i>Salix purpurea</i> L.           | 3.2        | 7             | 3.5                        | 1100                     | 45.34                       | 29.70                           |
| 13 | <i>Prunus spinosa</i> L.           | 4.3        | 8             | 3.0                        | 700                      | 44.89                       | 25.76                           |
| 14 | <i>Erica arborea</i> L.            | 4.7        | 37            | 11.0                       | 10                       | 21.78                       | 11.92                           |
| 15 | <i>Fagus sylvatica</i> L.          | 4.9        | 15            | 4.0                        | 700                      | 49.79                       | 25.47                           |
| 16 | <i>Phillyrea latifolia</i> L.      | 5.1        | 28            | 14.0                       | 10                       | 17.10                       | 9.05                            |
| 17 | <i>Salix eleagnos</i> Scop.        | 5.2        | 17            | 4.5                        | 1000                     | 65.11                       | 33.21                           |
| 18 | <i>Pinus nigra</i> Arnold          | 5.7        | 29            | 9.8                        | 650                      | 31.44                       | 18.60                           |
| 19 | <i>Juniperus oxycedrus</i> L.      | 5.1        | 32            | 6.6                        | 10                       | 11.22                       | 5.37                            |
| 20 | <i>Fraxinus excelsior</i> L.       | 5.9        | 22            | 6.5                        | 700                      | 182.06                      | 100.11                          |
| 21 | <i>Ilex aquifolium</i> L.          | 6.0        | 29            | 13.0                       | 10                       | 14.36                       | 7.44                            |
| 22 | <i>Corylus avellana</i> L.         | 7.5        | 13            | 5.0                        | 700                      | 48.68                       | 27.67                           |
| 23 | <i>Ostria carpinifolia</i> Scop.   | 8.0        | 22            | 10.0                       | 700                      | 77.59                       | 37.52                           |
| 24 | <i>Alnus incana</i> (L.) Moench    | 8.5        | 11            | 7.5                        | 1300                     | 50.47                       | 29.24                           |
| 25 | <i>Larix decidua</i> Miller        | 8.5        | 15            | 15.0                       | 700                      | 36.55                       | 18.02                           |
| 26 | <i>Juglans regia</i> L.            | 8.8        | 25            | 14.5                       | 700                      | 168.89                      | 80.64                           |
| 27 | <i>Sorbus aucuparia</i> L.         | 9.1        | 40            | 41.0                       | 1300                     | 50.27                       | 24.17                           |
| 28 | <i>Fraxinus ornus</i> L.           | 9.5        | 35            | 13.5                       | 700                      | 106.28                      | 63.12                           |
| 29 | <i>Carpinus betulus</i> L.         | 9.5        | 19            | 5.5                        | 700                      | 53.57                       | 24.68                           |
| 30 | <i>Quercus ilex</i> L.             | 10.9       | 40            | 24.0                       | 10                       | 42.91                       | 18.83                           |
| 31 | <i>Populus nigra</i> L.            | 11.2       | 30            | 22.0                       | 20                       | 85.74                       | 47.46                           |
| 32 | <i>Fraxinus excelsior</i> L.       | 14.4       | 21            | 29.5                       | 1100                     | 103.80                      | 43.62                           |
| 33 | <i>Larix decidua</i> Miller        | 18.2       | 32            | 27.6                       | 1100                     | 50.64                       | 19.89                           |
| 34 | <i>Larix decidua</i> Miller        | 18.5       | 27            | 18.0                       | 1000                     | 39.30                       | 18.02                           |
| 35 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 19.8       | 34            | 20.0                       | 1100                     | 40.04                       | 20.78                           |
| 36 | <i>Hedera elix</i> L.              | 20.0       | 21            | 9.0                        | 10                       | 53.93                       | 24.75                           |
| 37 | <i>Populus nigra</i> L.            | 21.2       | 35            | 50.2                       | 10                       | 113.79                      | 47.46                           |
| 38 | <i>Larix decidua</i> Miller        | 26.6       | 40            | 34.0                       | 1100                     | 47.85                       | 19.30                           |
| 39 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 27.5       | 51            | 40.0                       | 1000                     | 39.51                       | 16.41                           |
| 40 | <i>Abies alba</i> Miller           | 29.9       | 179           | 48.0                       | 1600                     | 31.42                       | 14.95                           |
| 41 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 32.2       | 125           | 42.0                       | 1550                     | 33.71                       | 14.55                           |
| 42 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 32.2       | 126           | 42.0                       | 1550                     | 38.61                       | 15.50                           |
| 43 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 33.5       | 143           | 52.0                       | 1550                     | 37.41                       | 15.61                           |
| 44 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 36.5       | 125           | 43.0                       | 1550                     | 33.78                       | 13.46                           |
| 45 | <i>Larix decidua</i> Miller        | 39.9       | 302           | 52.4                       | 1600                     | 43.96                       | 16.26                           |
| 46 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 40.0       | 137           | 56.0                       | 1550                     | 32.53                       | 13.61                           |
| 47 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 40.0       | 165           | 55.0                       | 1550                     | 41.48                       | 14.32                           |
| 48 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 42.2       | 145           | 57.0                       | 1550                     | 40.74                       | 15.50                           |
| 49 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 43.5       | 160           | 60.0                       | 1500                     | 43.76                       | 15.61                           |
| 50 | <i>Picea abies</i> (L.) Karsten    | 44.4       | 223           | 78.0                       | 1600                     | 43.27                       | 14.27                           |

**Tabella 1 – Campione utilizzato per sviluppare la relazione di fig. 5.  $Dh_0$  = diametro idraulico alla base della pianta;  $Dh_{N-1}$  diametro idraulico all'apice della pianta (da Anfodillo et al 2006).**

#### STRUTTURA OTTIMALE, ESPONENTI DI SCALA E ALLOMETRIA FUNZIONALE

I primi test empirici sulle predizioni della struttura del sistema di conduzione del modello *WBE* appaiono estremamente promettenti e, successivamente, sono stati pubblicati anche altri lavori che confermano i primi

risultati di Anfodillo et al (2006) (Weitz et al., 2006). Ciò ci deve fare riflettere sull'importanza dei vincoli idrodinamici nel determinare la forma degli organismi.

In sintesi: vincoli biomeccanici, massimizzazione delle superfici di scambio e vincoli idrodinamici porterebbero ad una struttura delle piante in cui l'allocazione tra le diverse parti (foglie, fusto radici) è ottimale e per questo mantenuta durante l'ontogenesi. Il mantenimento di una struttura ottimale dà luogo nell'ontogenesi al realizzarsi di determinati fattori di scala universali ossia non specie-specifici e non sito specifici (Enquist e Niklas 2002).

In particolare la quantità di flusso di linfa (traspirazione) che è predittore dell'attività metabolica dovrebbe scalare con  $Q \propto Mf \propto M^{3/4}$  dove  $Q$ = flusso di linfa cumulato,  $Mf$  = massa di fogliare,  $M$  = massa totale e dovrebbero esserci delle relazioni stabili anche tra massa fogliare e diametro ossia  $Mf \propto D^2$  (Enquist e Niklas 2002) e, importante per la stima della biomassa, la massa totale dovrebbe scalare rispetto al diametro con un esponente di circa  $8/3$  (2.67) ossia  $M \propto D^{8/3}$ .

L'approccio di *WBE* viene riconosciuto come uno dei più rilevanti nella storia della biologia perché avrebbe individuato "il minimo comune denominatore" nella struttura degli organismi (Zens e Webb, 2003).

Il fatto più rilevante per chi si occupa di stima delle biomassa e di allometria è che si sta transitando da una allometria puramente empirico-statistica ad una **allometria funzionale** in cui gli esponenti di scala non si originano da una procedura statistica ma derivano da considerazioni fisiologiche ed connesse ai fattori guida l'evoluzione naturale ossia al raggiungimento di una struttura ottimale dell'organismo.

## **MODELLI ALLOMETRICI: QUALI FUNZIONI E QUALI ESPONENTI PER LA STIMA DELLA BIOMASSA FORESTALE?**

Niklas e Enquist (2003) hanno dimostrato che vi è una convergenza di esponenti di scala significativa tra le diverse specie se si considerano *data set* molto ampi. Questa convergenza indica che i fattori guida l'evoluzione delle specie sembrano essere comuni tra le diverse specie.

Una critica che viene frequentemente mossa, tuttavia è che, a fronte di una convergenza tra le diverse specie, gli intervalli di confidenza delle regressioni sono molto ampi (sebbene sembrano essere nascosti dalla scala logaritmica utilizzata) (Zens e Webb, 2003) e questo impedirebbe di fatto l'uso di esponenti di scala universali quando si passa ad applicazioni pratiche.

Nondimeno non possiamo non tener conto di questo nuovo approccio e delle potenzialità che ne derivano.

L'applicazione delle relazioni allometriche proposte da *WBE* per la stima della biomassa deve essere valutata in relazione ai seguenti punti:

- 1) Quale è il modello (tipo di equazione) più idoneo?
- 2) E' possibile considerare universali gli esponenti di scala ( $b$ )?
- 3) Come variano i fattori di scala (il coefficiente  $a$  nella funzione potenza)?

1) Circa la prima questione siamo convinti che l'approccio *WBE* abbia portato alla consapevolezza che la scelta del modello da utilizzare non può essere solo una questione statistica ma devono essere tenute in considerazione anche (o forse soprattutto) le ragioni biologiche del perché un modello debba essere scelto.

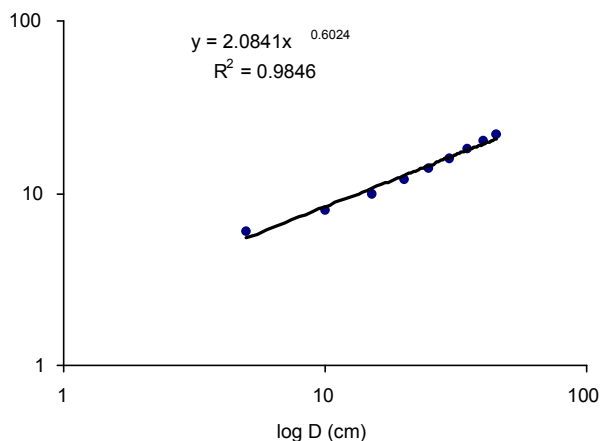
Il modello che si basa su funzioni potenza ha una caratteristica molto importante: esso sottende che la pianta rimanga **autosimile** nella crescita (cioè ha struttura frattale).

In tabella 2 un esempio di ciò che significa crescita autosimile. I dati utilizzati vengono dalla serie di diametro, altezza e volume riportate per i pini montani nelle Tavole dendrometriche Regionali dell'Emilia-Romagna (2000). La prima colonna riporta la variazione del Diametro che è stato incrementato progressivamente del 10%. L'altezza è stata derivata dalla relazione ipsometrica di Fig. 6 in modo da stimare la variazione di  $h$  in funzione di una variazione costante di  $D$ . Come si vede in tabella 2 la variazione percentuale di  $h$  è costante anch'essa dato che è stata utilizzato una funzione potenza.

| D (cm) | h (m) | variazione % h | volume d <sup>2</sup> h (dm <sup>3</sup> ) | volume potenza (dm <sup>3</sup> ) | var volume d <sup>2</sup> h | var volume potenza |
|--------|-------|----------------|--|-----------------------------------|-----------------------------|--------------------|
| 5.00   | 5.50  |                | 9.45                                       | 7.66                              |                             |                    |
| 5.50   | 5.82  | 1.06           | 10.88                                      | 9.61                              | 1.15                        | 1.25               |
| 6.05   | 6.16  | 1.06           | 12.71                                      | 12.05                             | 1.17                        | 1.25               |
| 6.66   | 6.53  | 1.06           | 15.06                                      | 15.12                             | 1.18                        | 1.25               |
| 7.32   | 6.91  | 1.06           | 18.07                                      | 18.97                             | 1.20                        | 1.25               |
| 8.05   | 7.32  | 1.06           | 21.92                                      | 23.79                             | 1.21                        | 1.25               |
| 8.86   | 7.76  | 1.06           | 26.86                                      | 29.84                             | 1.23                        | 1.25               |
| 9.74   | 8.21  | 1.06           | 33.19                                      | 37.43                             | 1.24                        | 1.25               |
| 10.72  | 8.70  | 1.06           | 41.30                                      | 46.96                             | 1.24                        | 1.25               |
| 11.79  | 9.21  | 1.06           | 51.70                                      | 58.90                             | 1.25                        | 1.25               |
| 12.97  | 9.76  | 1.06           | 65.02                                      | 73.88                             | 1.26                        | 1.25               |
| 14.27  | 10.33 | 1.06           | 82.09                                      | 92.68                             | 1.26                        | 1.25               |
| 15.69  | 10.94 | 1.06           | 103.97                                     | 116.25                            | 1.27                        | 1.25               |
| 17.26  | 11.59 | 1.06           | 132.01                                     | 145.83                            | 1.27                        | 1.25               |
| 18.99  | 12.28 | 1.06           | 167.94                                     | 182.92                            | 1.27                        | 1.25               |
| 20.89  | 13.00 | 1.06           | 213.98                                     | 229.45                            | 1.27                        | 1.25               |
| 22.97  | 13.77 | 1.06           | 272.99                                     | 287.82                            | 1.28                        | 1.25               |
| 25.27  | 14.58 | 1.06           | 348.60                                     | 361.03                            | 1.28                        | 1.25               |
| 27.80  | 15.45 | 1.06           | 445.51                                     | 452.87                            | 1.28                        | 1.25               |
| 30.58  | 16.36 | 1.06           | 569.69                                     | 568.07                            | 1.28                        | 1.25               |
| 33.64  | 17.33 | 1.06           | 728.83                                     | 712.57                            | 1.28                        | 1.25               |
| 37.00  | 18.35 | 1.06           | 932.76                                     | 893.84                            | 1.28                        | 1.25               |
| 40.70  | 19.43 | 1.06           | 1194.11                                    | 1121.21                           | 1.28                        | 1.25               |
| 44.77  | 20.58 | 1.06           | 1529.03                                    | 1406.41                           | 1.28                        | 1.25               |
| 49.25  | 21.80 | 1.06           | 1958.22                                    | 1764.17                           | 1.28                        | 1.25               |

**Tabella 2 – Variazione del volume (ultime due colonne) utilizzando una funzione del tipo (3) e una funzione potenza del tipo (1). Nel caso specifico per il calcolo del volume con la funzione (3) (quarta colonna) si è utilizzata la relazione riportata nelle Tavole Dendrometriche Regionali dell'Emilia-Romagna per i pini montani ( $V=4.3739 + 3.6956 \cdot 10^{-2} \cdot (D)^2 \cdot h$ ). Per la stima del volume con funzione potenza (quinta colonna) la relazione empirica  $V = 0.1668 \cdot (D)^{2.3779}$ .**

Le ultime due colonne mostrano come utilizzando una funzione potenza l'autosomiglianza venga mantenuta nell'ontogenesi. In questo caso ad un aumento costante del 10% in diametro il volume del fusto aumenta del 25% circa durante tutto l'intervallo considerato ( $5 < D < 50$  cm). Invece utilizzando un modello diverso (basato su equazioni tipo (3)) l'autosomiglianza non sembra essere conservata. Questo vuol dire che quando la pianta ha D piccolo un aumento del 10% porta ad una variazione del 15-18 % del volume del fusto, mentre quando D è grande lo stesso aumento del 10% in D porta ad un aumento del 28% del volume del fusto (quasi il doppio rispetto a quando la pianta è piccola!). Questo farebbe pensare che l'allocatione nelle diverse parti cambi con l'ontogenesi e quindi anche, presumibilmente, l'efficienza complessiva della pianta cambi nel tempo. A questo punto bisognerebbe chiedersi perché l'efficienza di una pianta debba cambiare con l'ontogenesi. Non crediamo ci sia una risposta plausibile.



**Fig. 6 – Relazione log D- log h in pini montani secondo quanto riportato nelle tavole dendrometriche regionali dell'Emilia Romagna (2000). La funzione potenza è stata utilizzata per poter stimare h in funzione di D.**

Invece se si osserva come si incrementa il volume del fusto di una pianta se il modello utilizzato è di tipo (1) (funzione potenza) si nota che ad una variazione di  $D$  costante (10%) corrisponde una variazione di volume altrettanto costante (il 25%) durante tutta l'ontogenesi. Forse, in questo caso è più verosimile pensare che la pianta avendo organizzato una struttura ottimale cerca di mantenerla per tutta l'ontogenesi garantendo un rapporto tra le parti sempre costante. Il modello *WBE* e le verifiche empiriche ci dimostrano come le piante abbiano evoluto un sistema di conduzione che minimizza (ottimizza) il costo di trasporto delle risorse. Il mantenimento di un sistema ottimizzato dovrebbe essere condizione essenziale perché la pianta possa aumentare le sue dimensioni. Se questa ottimale allocazione non può essere mantenuta la pianta dovrebbe entrare "in crisi" perché perde di efficienza. Siamo più propensi a ritenere che le piante riescano a mantenere una struttura ottimale o sub-ottimale praticamente per tutta la vita. Questo ci verrebbe suggerito dagli esemplari di *Pinus longaeva* di 4713 anni (!) che hanno aghi che fotosintetizzano nello stesso modo rispetto a quelli degli individui di 200 anni e non manifestano nessun segno di senescenza come riportato da Lanner e Connor (2001). Il mantenimento di una struttura ottimale è legato quindi strettamente al concetto di senescenza che sembra difficile applicare alle piante (Anfodillo 2005).

2) L'universalità degli esponenti di scala è un altro punto importante per l'applicazione delle relazioni allometriche. In effetti a nessuno può sfuggire la quantità di lavoro che potrebbe essere risparmiata adottando un solo esponente di scala invece di dover applicare (o costruire) una equazione allometrica specie e sito specifica. Questo problema è stato affrontato recentemente da Zianis e Mencuccini (2004) con un'analisi su centinaia di relazioni allometriche reperibili in letteratura tra  $M$  (massa) e  $D$ . Gli autori concludono che, nonostante vi sia una convergenza veramente notevole tra le diverse serie circa gli esponenti di scala, il valore atteso da *WBE* di 2.67 (8/3) non può essere universalmente accettato mente statisticamente è più comune un esponente empirico più basso (circa 2.36).

Niklas (1995) in effetti sostiene che nel corso dell'ontogenesi le piante possano variare i rapporti relativi di incremento di  $D$  rispetto a quello di  $h$  soprattutto quando le piante hanno raggiunto la loro altezza massima e l'incremento in altezza tende praticamente a zero. Sulla base anche delle considerazioni di Anfodillo et al (2006) che hanno notato come il modello *WBE* possa essere applicato rigorosamente sono in una condizione di elevata crescita longitudinale Pilli et al (2006) hanno differenziato gli esponenti di scala per tre fasi ontogenetiche: quella giovanile, quella adulta e quella matura rispettivamente con esponenti tra  $M$  e  $D$  di 2.02, 2.67 e 2.51 indipendentemente dalla specie ma solo in relazione alla variazione relativa di  $h$  in funzione della variazione di  $D$ .

3) Il fattore di scala (parametro  $a$  nell'equazione 1) fa variare considerevolmente il valore assoluto di massa stimata a parità di esponente di scala. Tutti gli autori (ad esempio Zianis e Mencuccini, 2004; Enquist e Niklas, 2003) riportano come tale parametro sia fondamentalmente dipendente dalla densità del legno. Pilli et al (2006) hanno cercato di correlare la densità del legno con il valore assunto empiricamente da  $a$  nei diversi casi. Utilizzando questo approccio e distinguendo le tre fasi ontogenetiche, come detto in precedenza, si è ottenuta una stima della biomassa (su un dataset di validazione di 8 serie allometriche) che sovrastimava la massa reale di solo il 10% circa.

Indubbiamente, la dipendenza del fattore di scala dalla densità del legno è un aspetto che necessita ancora di approfondimento.

## CONCLUSIONI

Vi sono ancora molti punti da chiarire prima di poter affermare che il modello di WBE possa trovare applicazione pratica nella stima della biomassa forestale. Tuttavia il grandissimo merito degli autori è di aver riportato alla ribalta l'allometria come strumento per scoprire nascoste similitudini strutturali tra le diverse specie. Inoltre il modello *WBE* ha innescato un dibattito scientifico accessissimo che aprirà, ne siamo certi, nuovi orizzonti di applicazione.

## BIBLIOGRAFIA

- Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S, (2006). Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytol.* 169, 279-290.
- Anfodillo T. (2005) Invecchiamento e senescenza negli alberi: nuove evidenze e nuove domande. *Forest@ 2* (4): 316-318. [online] URL: <http://www.sisef.it>
- Arrouays D, Deslais W, Daroussin J, Balesdent J, Gaillard J, Dupouey J-L, Belkacem S (1999) Carbon stocks in French soils: which estimates? *C.R. Acad. Agric. Fr.* 85: 278-292.
- Enquist BJ. (2002) Universal scaling in tree vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking form and functions from cells to ecosystems. *Tree Physiol* 22: 1045-1064.
- Enquist BJ. (2003) Cope's Rule and the evolution of long distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant Cell and Environ* 26: 151-161
- Enquist BJ, Niklas KJ (2002) Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295: 1517-1520
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004) The limits to tree height. *Nature* 428: 851-854
- Kozłowski J, Konarzewski M (2004) Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Funct. Ecol.* 18: 283-289
- Lanner RM e Connor KF (2001) Does bristlecone senesce? *Exp. Gerontology* 21: 675-685
- McCulloh KA, Sperry JS (2005) Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiol* 25: 257-267
- McDowell NG, Phillips N, Lurch C, Bond BJ, Ryan MG (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 22: 763-774
- Mencuccini, M. (2002). Hydraulic constraints in the functional scaling of trees. *Tree Physiol.*, 22, 553-565.
- Midgley JJ (2003) Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. *Trends Ecol. Evol.* 18: 5-6
- Niklas KJ (1994). *Plant Allometry. The scaling of form and Process.* The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Niklas KL (1995) Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Ann Bot* 75:217-227
- Regione Emilia-Romagna - Assessorato Agricoltura. Ambiente e Sviluppo Sostenibile Direzione Generale Programmazione e Pianificazione Urbanistica (2000) Tavole dendrometriche regionali. Bologna
- Pilli R Anfodillo T e Carrer M (2006) Towards a functional allometry for estimating forest biomass. *For Ecol Manag* (submitted)
- Ryan MG & Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47: 235-242
- Saugier B, Roy J, Mooney HA (2001) Estimations of global terrestrial productivity: Converging toward a single number? In J. Roy, B. Saugier, and H. A. Mooney, eds. *Terrestrial Global Productivity.* Academic Press, San Diego, pp 543-557
- Susmel L, Viola F e Bassato G (1976) Ecologia della Lecceeta del Supramonte di Orgosolo. *Annali del Centro di Economia Montana delle Venezie* 10: 121-172.
- Tabacchi G (1985) Scelta e determinazione del modello perequativo per la costruzione di tavole di cubatura a singola e doppia entrata. *Ann Ist Sper Ass For Alp*, vol. 9, Trento.

- Tyree, MT (2003). Plant hydraulics: the ascent of water. *Nature*, 423, 923.
- Weitz JS, Ogle K, Horn (2006) Ontogenetically stable hydraulic design in woody plants. *Funct. Ecol* 20:191-199
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. (1999a) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. (1999b) The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 248: 1677-1679
- Zeide B (1993). Analysis of growth equations. *Forest Sci.* 39: 594-615.
- Zens MS, Webb CO (2003) Sizing up the shape of life. *Science* 295: 147-148
- Zianis D, Muukkonen P, Mäkipää R, Mencuccini M (2005) Biomass and Stem Volume Equations for Tree Species in Europe. *Silva Fennica* 4, 1-63