



An allometric-functional approach to studying the ecological complexity of old-growth forests

Un approccio allometrico-funzionale allo studio della complessità ecologica delle foreste vetuste

Tommaso Anfodillo ^{(a)(*)} - Gaia Pasqualotto ^(a) - Marco Carrer ^(a) - Amos Maritan ^(b)

^(a) Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Università di Padova; viale dell'Università 16 - 35020 Legnaro (PD), Italia.

^(b) Dipartimento di Fisica e Astronomia "Galileo Galilei", Università di Padova; via F. Marzolo 8 - 35131 Padova, Italia.

^(*) Corresponding Author; tommaso.anfodillo@unipd.it

Abstract: Old-growth forests represent complex ecological systems in which community structure emerges from the interaction of long-term processes operating under conditions of limited disturbance and near-saturation use of available resources. As such, they constitute fundamental reference systems for understanding forest functioning and for testing ecological models grounded in general principles. This study presents a methodological framework to describe and predict the structure of old-growth forests based on individual-level allometric relationships, under the assumption that the forest community fully exploits the available resources. By using crown volume as a proxy for individual resource use, and assuming complete resource utilization at the community level, we show that the diameter distribution emerges as a direct consequence of individual scaling laws and converges toward a distribution consistent with the Energetic Equivalence Principle (EEP). The approach, grounded in the so-called *H-model*, allows the slope of diameter (or height) distributions to be interpreted as a quantitative metric of old-growthness, disturbance intensity, and successional stage. Old-growth forests are thus proposed as functional reference systems for the study of ecological complexity and for the development of forest management strategies aligned with the principles of closer-to-nature silviculture.

Key words: energetic equivalence; H-model; diametric distribution; statistical mechanics.

Citation: Anfodillo, T., Pasqualotto, G., Carrer, M., & Maritan, A. (2026). Un approccio allometrico-funzionale allo studio della complessità ecologica delle foreste vetuste. *L'Italia Forestale e Montana*, 81(2s), 105–117. <https://doi.org/10.36253/ifm-1214>

Received: 04/02/2026 **Revised version:** 15/07/2026 **Published online:** 25/09/2026

1. INTRODUZIONE

Le foreste vetuste rappresentano uno degli oggetti di studio più complessi e, al tempo

stesso, più informativi dell'ecologia forestale. In tali sistemi, i processi di crescita, competizione, mortalità e rinnovazione hanno operato per tempi sufficientemente lunghi da consenti-

re l'emergere di strutture di comunità non più dominate da eventi contingenti o da forzanti antropiche recenti, ma principalmente vincolate da limiti biofisici e funzionali. Per questo motivo, le foreste vetuste sono state a lungo considerate sistemi di riferimento privilegiati per comprendere il funzionamento delle foreste naturali e per orientare pratiche di gestione forestale più prossime ai processi naturali (Bauhus et al., 2009; Mikoláš et al., 2023; Motta, 2002; Susmel, 1980).

Tradizionalmente, lo studio delle foreste vetuste è stato condotto attraverso approcci prevalentemente descrittivi, finalizzati all'identificazione di attributi strutturali distintivi quali la presenza di grandi alberi, la stratificazione verticale complessa, l'abbondanza di necromassa e la discontinuità spaziale del soprassuolo (Alessandrini et al., 2011; Bauhus et al., 2009; Di Filippo et al., 2017; Garbarino et al., 2012; Hooper & Vitousek, 1997). Tali attributi sono stati spesso utilizzati come indicatori qualitativi di vetustà e come obiettivi gestionali nella selvicoltura naturalistica e *close-to-nature*. Tuttavia, sebbene questo approccio abbia prodotto una vasta letteratura empirica (tra i primi Susmel, 1980), esso presenta limiti evidenti quando l'obiettivo è quello di comprendere i meccanismi generali che governano l'organizzazione funzionale della comunità forestale.

Un limite cruciale degli approcci puramente descrittivi risiede nel fatto che essi difficilmente consentono di distinguere tra pattern emergenti come conseguenza necessaria di vincoli funzionali e pattern contingenti legati a specifiche storie di disturbo o a particolari combinazioni di specie. In altre parole, descrivere una foresta vetusta non equivale a spiegare perché quella foresta abbia assunto una determinata struttura. Questo problema diventa particolarmente rilevante nel contesto della gestione forestale, dove l'imitazione

statica di strutture osservate in foreste vetuste può risultare inefficace o addirittura fuorviante se non supportata da una comprensione dei processi sottostanti. Nondimeno è importante riconoscere con onestà che non conosciamo l'effettivo grado di vetustà delle foreste che ad oggi osserviamo e definiamo come "vetuste". In altre parole, esse esprimono pienamente lo stato di vetustà?

Un ulteriore nodo concettuale riguarda la distinzione tra senescenza, invecchiamento e vetustà. I primi due trovano applicazione a livello individuale: la senescenza, intesa come declino funzionale irreversibile, è un concetto che trova una chiara applicazione nelle specie animali ma che è stato più volte ritenuto inadeguato negli alberi che hanno tessuti perennemente giovani (i meristemi) che quindi crescono e invecchiano senza mostrare segni di declino funzionale (Anfodillo, 2005; Lanner & Connor, 2001; Petit et al., 2008; Stephenson et al., 2014). La vetustà, al contrario, è una proprietà della comunità e non coincide con la senescenza del sistema forestale. Le foreste vetuste mostrano infatti una notevole capacità di persistenza funzionale, resa possibile dalla coesistenza di individui appartenenti a classi dimensionali e stadi ontogenetici differenti, nonché dalla continua rigenerazione su piccola scala associata alla dinamica delle chiarie.

Questa distinzione implica che la vetustà non possa essere interpretata come uno stato statico o terminale della successione forestale, bensì come una condizione dinamica prossima a un equilibrio statistico, nel quale i flussi di biomassa, energia e individui tra classi dimensionali sono bilanciati nel lungo periodo. In tale contesto, la struttura della comunità forestale può essere interpretata come l'espressione di un compromesso tra processi di "competizione" per le risorse e vincoli biomeccanici.

Proprio per questa ragione, le foreste vetuste rappresentano sistemi ideali per testare mo-

delli ecologici basati su principi generali e leggi di scala. Negli ultimi decenni, un crescente numero di studi ha proposto che la struttura delle comunità forestali possa essere compresa a partire da relazioni allometriche individuali, ovvero da leggi che descrivono come le proprietà morfologiche e funzionali degli alberi scalino con la dimensione secondo i principi della *metabolic theory* (Brown et al., 2004; Enquist, 2002; Muller-Landau et al., 2006; West et al., 2009, 1999). Questo approccio si colloca all'intersezione tra macroecologia teorica, biomeccanica vegetale e principi di ottimalità.

È in un quadro di riferimento simile, ma con assunzioni e predizioni diverse, che viene proposto il cosiddetto *modello-H* (Anfodillo et al., 2013; Simini et al., 2010) che si basa fondamentalmente sull'assunzione che la comunità possa raggiungere uno stato di completo (i.e. massimo) uso delle risorse disponibili. Utilizzando i principi di meccanica statistica questa assunzione porta alla predizione di una struttura caratteristica ed universale, quando la comunità è costituita da alberi di *diversa dimensione sulla stessa superficie* come specificatamente accade in una foresta naturale vetusta. Da notare che, invece, nell'approccio della *metabolic theory* la struttura della comunità si caratterizza da coorti di alberi *della stessa dimensione* che si avvicinano nel tempo in una simulazione di autodiradamento o *self-thinning* tipica delle comunità coetaneiformi. Interessante notare che la curva di distribuzione delle dimensioni (diametrica o delle altezze) predetta dal *modello-H* nella condizione di ottimalità corrisponde a quella che si realizza nella condizione prevista dal principio di equivalenza energetica (*Energetic Equivalence Principle*, EEP). Secondo tale principio, in una comunità satura di risorse, il consumo totale di energia associato a ciascuna classe dimensionale tende a essere approssimativamente costante, grazie a una compensazione tra il numero di individui

e il loro tasso metabolico (White et al., 2007). Sebbene originariamente formulato in ambito zoologico (Damuth, 1981, 2007), l'EEP è stato progressivamente esteso ai sistemi vegetali e, in particolare, alle comunità forestali (West et al., 2009).

Tuttavia, l'applicazione dell'EEP alle foreste non è priva di criticità. La letteratura forestale riporta infatti un'elevata variabilità nelle pendenze delle distribuzioni dimensionali degli alberi, apparentemente in contrasto con le previsioni di universalità suggerite dalla *metabolic theory*. Questa discrepanza ha generato un acceso dibattito tra ecologi teorici e forestali, spesso polarizzato tra approcci fortemente generalizzanti e osservazioni empiriche sito-specifiche (Coomes, 2006; Coomes et al., 2003; Muller-Landau et al., 2006; Pretzsch & Dieler, 2012).

Un contributo alla riconciliazione di queste due prospettive può essere offerto dal *modello-H* che appunto prevede la possibilità più realistica che gli *scaling* allometrici *dell'individuo* possano variare, ossia non siano universalmente confinati al fatto che il tasso metabolico o l'area fogliare scalino con l'altezza dell'albero con un esponente pari a 3 (o 2 se la variabile indipendente è il diametro) (Loubota Panzou et al., 2021). È stato dimostrato, infatti, che la pendenza delle distribuzioni diametriche non è universale, ma dipende in modo deterministico dalle relazioni allometriche individuali (Anfodillo et al., 2013; Pasqualotto et al., 2025) e dal grado di saturazione delle risorse della comunità (Sellan et al., 2017). In questo contesto, la variabilità osservata nelle distribuzioni dimensionali non rappresenta una confutazione del quadro teorico, bensì una sua naturale conseguenza delle differenze di *scaling* allometrici individuali o in sistemi non pienamente saturi o soggetti a disturbo.

Alla luce di queste considerazioni, l'obiettivo del presente lavoro è quello di formalizzare un quadro metodologico generale per lo studio

della struttura delle foreste vetuste, fondato su relazioni allometriche individuali e sul principio di equivalenza energetica. L'approccio è concepito come strumento teorico e operativo per interpretare la struttura delle comunità forestali in termini funzionali, piuttosto che puramente descrittivi, e per utilizzare le foreste vetuste come sistemi di riferimento nel contesto della gestione forestale *closer-to-nature*.

2. MATERIALI E METODI

2.1 Impostazione concettuale e assunzioni di base

L'approccio proposto si fonda su alcune semplici assunzioni esplicite, che definiscono il dominio di validità del modello e ne chiariscono l'interpretazione ecologica. In primo luogo, si assume che la comunità forestale possa essere descritta come un sistema complesso composto da individui che “competono” per risorse limitate, in particolare luce, spazio e nutrienti e che, in condizioni di vetustà o di disturbo trascurabile, la comunità sia prossima a una condizione di uso completo delle risorse disponibili (o di quella maggiormente limitante).

Questa condizione non implica l'assenza di dinamica, bensì l'esistenza di un equilibrio statistico nel quale i flussi di individui tra classi dimensionali sono bilanciati nel lungo periodo. In tale contesto, la struttura della comunità non è determinata da parametri demografici contingenti, ma da vincoli funzionali e geometrici che agiscono a livello individuale.

Per tradurre il concetto di uso delle risorse in termini quantitativi è necessario individuare una grandezza misurabile che rappresenti in modo affidabile il tasso metabolico individuale. Nei sistemi forestali, uno dei proxy più efficaci è il volume di chioma (V_{cro}), in quanto strettamente correlato all'area fogliare totale e, quindi, alla capacità fotosintetica e al consumo di risorse dell'albero.

Si assume pertanto che il tasso metabolico individuale sia isometrico rispetto al volume di chioma:

$$B \propto V_{cro}$$

Questa assunzione è supportata da numerosi studi che mostrano una relazione pressoché isometrica tra area fogliare e metabolismo (o consumo di risorse, come acqua, nutrienti etc), indipendentemente dalla specie. L'uso del volume di chioma come proxy consente inoltre di superare alcune delle criticità associate a modelli che assumono reti di distribuzione vascolare idealmente frattali, risultando più direttamente collegato a misure dendrometriche osservabili. Va comunque sottolineato il fatto che si assume che la singola unità fogliare abbia un funzionamento (e.g. tasso traspirativo/fotosintetico etc.) *costante* indipendentemente dalla dimensione dell'albero e questo avviene grazie a meccanismi compensativi dell'aumento di lunghezza del percorso idraulico ben conosciuti (Anfodillo et al., 2006; Anfodillo & Olson, 2024; Lechthaler et al., 2020; Olson et al., 2020, 2014). Così, è lecito assumere che un'unità di volume di chioma consumi una quantità costante di risorse e che quindi le risorse consumate da un albero e dalla comunità siano proporzionali al volume di chioma dell'individuo e dell'insieme degli individui.

2.2 Relazioni allometriche individuali e formulazione del modello-H

Il passo successivo consiste nel quantificare come il volume di chioma scala con la dimensione dell'albero con misurazioni empiriche che sono sito e specie specifiche e quindi si riferiscono a quel *particolare* ambiente/ecosistema. Il volume di chioma viene espresso in funzione dell'altezza totale dell'albero (h) secondo una relazione di tipo allometrico:

$$V_{cro} \propto h^\alpha$$

dove α esprime il complesso delle relazioni di *scaling* tra lunghezza di chioma e altezza e raggio di chioma ed altezza (nella formulazione estesa assume il valore di $a(1+2H)$ dove “ H ” è l’esponente di *scaling* del raggio di chioma in funzione dell’altezza, che in West et al., (1999) è universale e sempre uguale a 1, e “ a ” l’esponente della relazione della lunghezza di chioma in funzione dell’altezza). Il valore complessivo di α può variare (ossia H non è sempre uguale a 1 ma può essere anche < 1) ma la variazione è in un intervallo relativamente ristretto ossia tra circa 2 nelle foreste temperate di conifere e circa 3,5 nelle foreste tropicali dove la lunghezza della chioma varia iper-allometricamente rispetto all’altezza (ossia l’esponente $a > 1$) e risulta sorprendentemente simile tra specie diverse all’interno dello stesso contesto ecologico (Anfodillo et al., 2013; Sellan et al., 2017). Questo suggerisce che l’architettura della chioma sia fortemente vincolata da principi biomeccanici e connessi alla “competizione” in quella particolare condizione, piuttosto che da caratteristiche tassonomiche specifiche.

2.3 Derivazione della distribuzione delle dimensioni a livello di comunità

Una volta misurato empiricamente lo *scaling* del volume di chioma in funzione dell’altezza negli alberi della comunità è possibile predire la distribuzione applicando un approccio di meccanica statistica assumendo che la comunità forestale utilizzi ottimamente le risorse disponibili (si veda la matematica in Simini et al., 2010). Questo approccio porta alla predizione di una comunità che rispetta il principio di equivalenza energetica (EEP) ossia quando il consumo totale di risorse associato a ciascuna classe dimensionale sia costante (i.e. le risorse sono equi-ripartite tra tutte le classi dimensionali):

$$N(h) \cdot B(h) = \text{costante}$$

Sostituendo la relazione allometrica per il tasso metabolico:

$$N(h) \cdot h^a = \text{costante}$$

da cui segue direttamente:

$$N(h) \propto h^{-a}$$

Questa relazione rappresenta la *predizione* teorica della distribuzione delle altezze in una comunità forestale in condizioni di uso ottimale delle risorse. È importante sottolineare che la pendenza della distribuzione non è un parametro libero, ma è determinata univocamente dall’esponente allometrico individuale.

2.4 Finite-size scaling e limiti dimensionali

Nelle foreste reali, la distribuzione delle dimensioni non segue una legge di potenza su tutto l’intervallo osservabile. Il fatto che gli alberi abbiano un’altezza che è un valore *finito* (gli alberi a seconda della fertilità del sito possono avere altezze massime variabili che non superano mai i 110-120 m di altezza) porta di conseguenza il fatto che vi sia una deviazione sistematica dalla linearità in scala log-log. Questo fenomeno è descritto dal concetto di *finite-size scaling* (Anfodillo et al., 2013; Maritan et al., 1996) ed è comune ad altri tipi di distribuzioni (si veda dopo il capitolo relativo al *cut-off*).

Il limite superiore della distribuzione, definito *cut-off* o altezza caratteristica (h_c), rappresenta la massima dimensione in cui è osservabile il comportamento di legge potenza in un dato contesto ecologico e delimita il dominio entro il quale il modello teorico è applicabile. Analogamente, un limite inferiore può essere introdotto per tenere conto di deviazioni nelle classi dimensionali più piccole, spesso legate a vincoli di campionamento o a processi ecologici specifici delle fasi giovanili.

2.5 Passaggio da altezza a diametro e implicazioni metodologiche

Poiché il diametro del fusto (D) è la variabile più comunemente utilizzata nei rilievi forestali, è spesso necessario riformulare la distribuzione delle dimensioni in funzione del diametro. Assumendo una relazione allometrica tra altezza e diametro:

$$h \propto D^b$$

si ottiene con le opportune trasformazioni (Pasqualotto et al., 2025; Sellan et al., 2017):

$$N(D) \propto D^{(-b \cdot \alpha) + b - 1}$$

È fondamentale sottolineare che l'equivalenza energetica è rigorosamente valida *solo* quando l'altezza è utilizzata come variabile indipendente. L'uso del diametro introduce una trasformazione non lineare che può mascherare l'invarianza energetica e condurre a interpretazioni errate se non opportunamente considerata.

3. RISULTATI E DISCUSSIONE

L'applicazione del quadro metodologico allometrico-funzionale descritto nella sezione precedente consente di derivare una serie di risultati generali, indipendenti da specifici dataset, ma verificabili empiricamente attraverso il confronto con strutture forestali reali. In questa sede, i risultati vengono presentati in forma concettuale, coerentemente con l'impostazione metodologica del lavoro, e interpretati come conseguenze necessarie delle assunzioni e delle relazioni allometriche adottate.

3.1 Emergenza di una distribuzione "universale" in condizioni di uso completo delle risorse

Il risultato principale del modello è che, in condizioni di uso completo delle risorse, la struttura dimensionale della comunità forestale emerge come una conseguenza diretta delle

relazioni allometriche individuali il che porta all'affermazione "la foresta è l'albero" (West et al., 2009). In particolare, una volta noto come il volume di chioma scala con l'altezza degli alberi, la distribuzione delle altezze è interamente determinata e segue una legge di potenza con esponente pari all'esponente allometrico ma con segno negativo. Questo risultato implica che la distribuzione diametrica (i.e. la struttura) non è un attributo contingente o storicamente determinato, ma una proprietà del sistema quando esso opera in prossimità di una condizione di saturazione funzionale. In altre parole, i risultati supportano una visione della struttura forestale come proprietà derivante da processi che agiscono a livello individuale, piuttosto che come il prodotto diretto di specifiche storie demografiche o gestionali. In questo senso, l'approccio allometrico-funzionale consente di superare la dicotomia tradizionale tra modelli fortemente generalizzanti e osservazioni empiriche sito-specifiche. Il concetto sintetizzato nell'espressione "la foresta è l'albero" trova qui una formalizzazione rigorosa: le proprietà architettoniche degli individui (i.e. lo *scaling* del volume di chioma rispetto all'altezza) quando combinate con un principio di ottimizzazione a livello di comunità, sono sufficienti a predire la struttura delle foreste vetuste. Questo risultato riduce drasticamente il numero di parametri necessari per descrivere sistemi complessi e fornisce una chiave interpretativa potente e parsimoniosa.

3.2 Convergenza dalla predizione del modello-H al Principio di Equivalenza Energetica (EEP)

Un aspetto teoricamente rilevante dell'approccio allometrico-funzionale qui presentato è che le predizioni del *modello-H* coincidono formalmente con quelle del principio di equivalenza energetica originariamente formulato da Damuth (1981), pur emergendo attraverso un percorso concettuale radicalmente diverso.

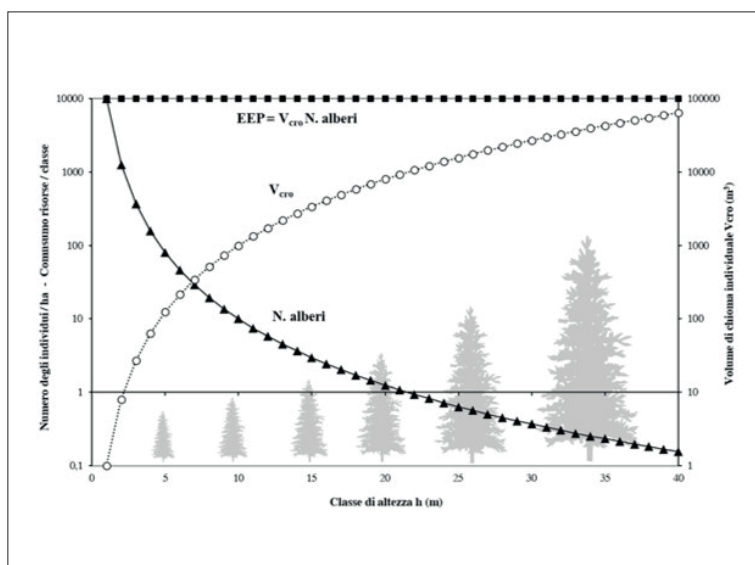


Figura 1 - Rappresentazione in assi semi-log del principio dell'Equivalenza Energetica tra le classi dimensionali. L'aumento delle risorse utilizzate dalla singola pianta (V_{cro}) viene perfettamente compensato dalla diminuzione della numerosità della particolare coorte (N . individui) in modo che il prodotto tra le due variabili si mantenga costante (EEP).

Nel caso del principio di equivalenza energetica classico, l'invarianza del consumo energetico tra specie di diversa dimensione e densità è interpretata come proprietà emergente di comunità saturate, giustificata a posteriori attraverso argomentazioni metaboliche generali. Al contrario, nel *modello-H* la struttura coincidente con il principio di equivalenza energetica è la conseguenza necessaria delle relazioni allometriche individuali e dell'assunzione di uso completo delle risorse a livello di comunità, come distribuzione che ha la maggiore probabilità di verificarsi perché quella che utilizza al meglio le risorse. In particolare, il *modello-H* non introduce alcun vincolo addizionale sul tasso metabolico individuale, né assume a priori una specifica forma della distribuzione delle dimensioni. L'unica assunzione fondamentale riguarda il modo in cui la geometria della chioma scala con la dimensione dell'albero, una relazione che può essere misurata empiricamente e che riflette vincoli biomeccanici e "competitivi". A partire da questa relazione, e imponendo la condizione che la comunità utilizzi completamente le risorse disponibili, la distribuzione delle dimensioni emerge automaticamente in una forma tale da garantire

l'invarianza del consumo energetico totale tra classi dimensionali (Fig. 1).

In questo senso, il *modello-H* fornisce una derivazione meccanicistica del principio di equivalenza energetica, mostrando che esso non è un principio indipendente o universale in senso astratto, ma una proprietà emergente di comunità forestali che operano in prossimità di una condizione di saturazione funzionale. La coincidenza tra le predizioni del *modello-H* e quelle dell'EEP (Damuth, 1981) non richiede quindi l'introduzione di vincoli metabolici globali, né l'assunzione di reti di distribuzione ideali (anche se, come detto, si assume una funzionalità costante dell'unità di area fogliare), ma deriva esclusivamente dalla combinazione tra architettura individuale e ottimizzazione dell'uso delle risorse a livello di comunità.

Questa convergenza ha implicazioni concettuali importanti. Da un lato, essa chiarisce perché il principio di equivalenza energetica trovi conferma empirica soprattutto in foreste vetuste o poco disturbate, ovvero in sistemi prossimi all'uso completo delle risorse. Dall'altro, spiega perché deviazioni sistematiche dall'EEP siano comunemente osservate in foreste gestite

o disturbate, senza che ciò implichi una confutazione del quadro teorico generale (Simini et al., 2010; Pasqualotto et al., 2025). In tali sistemi, infatti, non è l'allometria individuale a essere alterata, bensì la condizione di saturazione funzionale della comunità, che rappresenta il presupposto necessario affinché l'equivalenza energetica emerga.

In definitiva, il *modello-H* mostra che il principio di equivalenza energetica può essere interpretato non come una legge ecologica fondamentale da assumere a priori, ma come un risultato emergente, testabile e condizionato, che fornisce una chiave di lettura funzionale della struttura delle foreste vetuste.

3.3 Effetti del finite-size scaling e ruolo del cut-off

L'introduzione del concetto di *finite-size scaling* consente di interpretare in modo coerente le deviazioni dalla legge di potenza osservate nelle classi dimensionali più grandi. In tutti i sistemi forestali reali, la distribuzione delle dimensioni mostra un decadimento più rapido oltre una certa soglia dimensionale, corrispondente all'altezza caratteristica o *cut-off* del sistema (Anfodillo et al., 2013). Questo risultato ha due implicazioni fondamentali.

In primo luogo, esso chiarisce che questa diminuzione molto brusca della numerosità dei grandi alberi non deve essere interpretata come una conseguenza necessaria di disturbi o del verificarsi di una competizione asimmetrica tra alberi di diversa dimensione come proposto da Farrior et al. (2016), ma, invece, come l'effetto di un fenomeno generale che avviene anche in sistemi non eminentemente biologici come la distribuzione dell'area dei bacini idrologici in una certa zona (Maritan et al., 1996) o la frequenza dell'area degli incendi boschivi in una determinata regione (Rizzolo, 2016).

In secondo luogo, esso consente di delimitare il dominio di validità del modello teorico e di evitare interpretazioni errate basate sull'a-

dattamento di leggi di potenza su intervalli dimensionali non appropriati come si può osservare in West et al. (2009).

3.4 Altezza vs. diametro: implicazioni concettuali e operative

Un punto cruciale emerso dall'analisi riguarda la scelta della variabile dimensionale utilizzata per descrivere la struttura di comunità. L'altezza degli alberi si rivela la variabile più appropriata rispetto al diametro per testare il principio di equivalenza energetica, in quanto parametro guida la variazione del volume di chioma. L'uso del diametro, sebbene operativamente conveniente, può mascherare l'invarianza energetica e condurre a interpretazioni errate se non accompagnato da una corretta trasformazione delle variabili (Sellan et al., 2017). Questo risultato ha implicazioni metodologiche importanti per l'analisi delle distribuzioni dimensionali e suggerisce la necessità di una maggiore attenzione nella scelta delle metriche strutturali.

Sta di fatto che nella pratica applicativa del modello viene effettuata una accurata conversione per includere il diametro come variabile predittiva misurata a terra. Al fine di stabilire correttamente le relazioni allometriche illustrate, il diametro considerato qui come D si riferisce al diametro misurato alla base (esclusi evidenti cordoni radicali) e non il diametro comunemente utilizzato in campo forestale, ovvero DBH (Diametro a 1,30 m di altezza dal suolo). Tale scelta è motivata dal fatto che nello studio dello *scaling* allometrico vanno necessariamente inclusi individui di dimensioni più piccole, inclusi quelli sotto a 2 m di altezza comunemente esclusi dai rilievi forestali. Infatti, sebbene per alberi di grandi dimensioni la differenza tra la rastremazione del fusto tra 1,30 m (DBH) e in prossimità del suolo non sia notevole, tale differenza si accentua molto in individui di

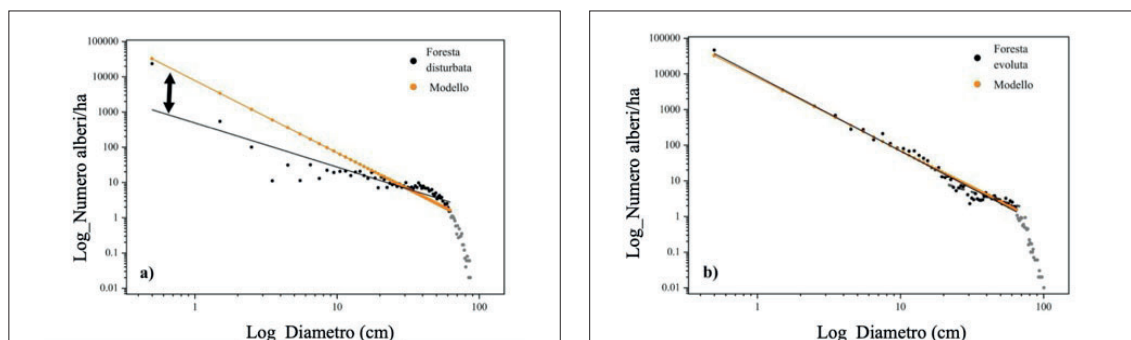


Figura 2 - Comunità che hanno subito disturbi recenti (a) si caratterizzano per minori pendenze della curva di distribuzione diametrica osservata (nero) rispetto a quella di massima saturazione (arancio) evidenziando una distanza (freccia nera) tra le due distribuzioni che è misura del disturbo. In una progressione evolutiva della comunità, la distribuzione osservata tende ad approssimarsi alla predizione del *modello-H* (b). I grafici qui raffigurati in a) e b) sono due foreste reali attigue nelle Dolomiti Venete (Comune di Auronzo di Cadore, BL) a diversi gradi di disturbo ma con riferimento di modello (esponente coincidente: a) particelle della Regola di Villapiccola e della Regola di Villagrande e b) foresta della Riserva Naturale Orientata di Somadida.

piccole dimensioni e potrebbe dare origine a notevoli errori di stima. Per ottenere la relazione D vs DBH e convertire eventualmente dati a 1,30 m di inventario sarà sufficiente in sede di raccolta del dato di volume di chioma in campo, prendere per un campione di individui sia DBH che D in modo da stabilire una relazione allometrica che renda accessibile anche i dati inventariali pregressi eventualmente disponibili.

3.5 Interpretazione funzionale delle pendenze osservate

Un ulteriore risultato rilevante è che la pendenza osservata della distribuzione delle dimensioni può essere utilizzata come metrica quantitativa dello stato funzionale del sistema. Pendenze prossime a quelle teoriche indicano comunità molto vicine a una condizione di equilibrio funzionale, mentre deviazioni sistematiche (i.e. pendenze minori) segnalano la presenza di disturbi passati, limitazioni ambientali o stadi successionali intermedi (Fig. 2).

Questo risultato fornisce una base quantitativa per interpretare la vetustà non come una categoria qualitativa, ma come una pro-

prietà continua e misurabile della struttura di comunità.

La pendenza della curva di distribuzione diametrica in condizioni di piena saturazione delle risorse è quella con la maggior pendenza possibile ossia quella in cui si osserva il massimo tasso di mortalità della comunità. Il caso opposto è quello di una pendenza nulla (esponente = 0) che si osserva tipicamente nei pioppeti. In queste colture la gestione cerca di ridurre al massimo la mortalità piantando le barbatelle ad una distanza tale che non si innesci nessun fenomeno di auto-diradamento nemmeno quando gli individui sono a fine turno. Così, nonostante l'aumento di dimensione degli alberi la loro numerosità non cambia per cui la curva di distribuzione ha una pendenza pari a zero.

3.6 Limiti del modello e prospettive future

Nonostante la sua generalità, l'approccio proposto presenta alcuni limiti che meritano di essere discussi. In primo luogo, il modello assume condizioni di uso completo delle risorse e non considera esplicitamente la variabilità climatica interannuale o di lungo periodo che

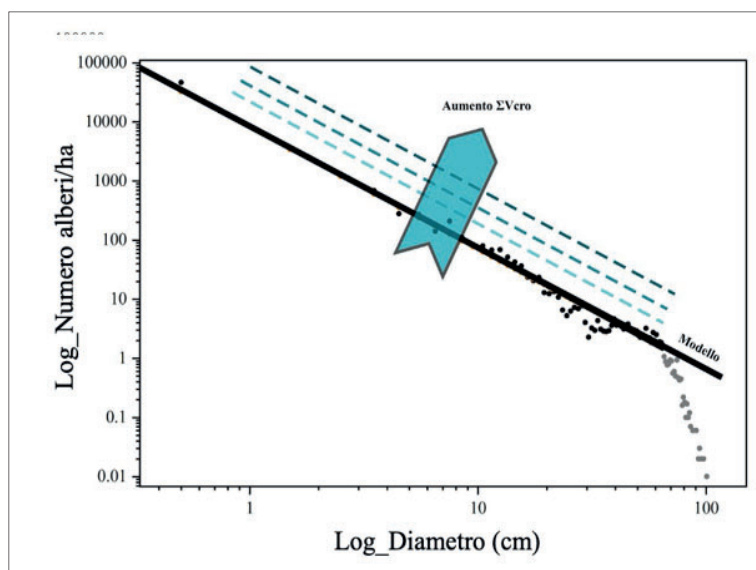


Figura 3 - La predizione del modello riguarda solo la pendenza della curva di distribuzione (qui appare come una retta dopo la trasformazione log-log degli assi). Non è (ancora) possibile predire anche il numero assoluto degli individui il che darebbe la possibilità di definire anche l'intercetta. Nella figura sono rappresentate alcune possibili curve al di sopra di quella osservata che rappresenterebbero comunità con maggiore area fogliare e massa complessiva.

potrebbero alterare temporaneamente la struttura della comunità perché di fatto si modifica la disponibilità delle risorse.

In secondo luogo, l'approccio è intrinsecamente statico, nel senso che descrive la struttura attesa in una condizione di quasi-equilibrio, ma non fornisce una descrizione esplicita delle traiettorie temporali che conducono a tale condizione. L'integrazione del quadro allometrico-funzionale con modelli dinamici rappresenta una direzione promettente per ricerche future.

Inoltre, il modello è in grado di predire *solo* l'esponente della curva di distribuzione diametrica quindi, quando si applica il modello ad una situazione non di piena saturazione delle risorse non è possibile quantificare l'effettivo numero degli individui per classe diametrica che ci dovrebbe essere in una condizione di piena saturazione. In pratica si può predire la pendenza di una comunità di piena saturazione ma non è possibile fare la predizione del numero assoluto di individui, ossia l'intercetta della relazione (Fig. 3). Tuttavia, è possibile, conoscendo la distribuzione attuale e l'ammontare delle risorse metaboliche in essa investita (volume complessivo di chioma del popolamento), ottenere una predizione del numero

di individui attesi per classe diametrica qualora le risorse presenti venissero redistribuite coerentemente con la distribuzione (pendenza) predetta dal modello. In altre parole, in base alle risorse disponibili al momento del rilievo attuale, si può comprendere quale sia la distribuzione in classi diametriche più funzionale dal punto di vista energetico complessivo della foresta e guidarla in quella direzione qualora vi siano le condizioni per un intervento gestionale. Questo tipo di applicazione pratica del modello ad un caso reale in lecceta mediterranea è discusso in Pasqualotto et al. (2025) ed espresso nelle sue applicazioni tecnico-applicative nell'ambito selvicolturale in uno speciale dossier per la gestione forestale (Anfodillo & Pasqualotto, 2025).

4. CONCLUSIONI

Il presente lavoro propone un quadro metodologico generale per lo studio della struttura delle foreste vetuste, fondato su relazioni allometriche individuali e sul principio di equivalenza energetica. L'approccio consente di interpretare la distribuzione delle dimensio-

ni degli alberi come una proprietà emergente della comunità forestale in condizioni di uso ottimale delle risorse, e di utilizzare la pendenza della distribuzione dimensionale come metrica quantitativa del grado di vetustà e di disturbo.

Le foreste vetuste emergono così come sistemi di riferimento funzionali di valore insostituibile, non solo per comprendere la complessità ecologica dei sistemi forestali, ma anche per orientare strategie di gestione forestale basate su principi scientifici generali e replicabili.

Ringraziamenti

Si ringraziano Marco Cappellaro e Marina Galbiati per l'aiuto nella raccolta dei dati in foresta.

RIASSUNTO

Le foreste vetuste rappresentano sistemi ecologici complessi nei quali la struttura di comunità emerge dall'interazione di processi di lungo periodo in condizioni di disturbo limitato e con un uso prossimo alla saturazione delle risorse disponibili. In quanto tali, esse costituiscono sistemi di riferimento fondamentali per comprendere il funzionamento delle foreste e per testare modelli ecologici basati su principi generali. In questo lavoro viene presentato un quadro metodologico per descrivere e prevedere la struttura delle foreste vetuste a partire da relazioni allometriche individuali e assumendo che la comunità forestale sia in grado di utilizzare completamente le risorse disponibili. Utilizzando il volume di chioma come proxy dell'uso di risorse a livello individuale, e assumendo un pieno uso delle risorse da parte della comunità, si dimostra come la distribuzione diametrica emerga come conseguenza diretta delle leggi di scala individuali e converga verso una distribuzione coerente con il principio di equivalenza energetica (*Energetic Equivalence Principle*, EEP). L'approccio, fondato sul cosiddetto *modello-H* consente di interpretare la pendenza delle distribuzioni diametriche (o delle altezze) come metrica quantitativa del grado di vetustà, di disturbo e di stadio successionale. Le foreste vetuste vengono così proposte come sistemi di riferimento fun-

zionali per lo studio della complessità ecologica e per lo sviluppo di strategie di gestione forestale in aderenza ai principi della silvicoltura prossima alla natura.

BIBLIOGRAFIA

- Alessandrini, A., Biondi, F., Di Filippo, A., Ziaco, E., & Piovesan, G. (2011). Tree size distribution at increasing spatial scales converges to the rotated sigmoid curve in two old-growth beech stands of the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management*, 262(11), 1950–1962. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.025>
- Anfodillo, T. (2005). Invecchiamento e senescenza negli alberi: nuove evidenze e nuove domande. *Forest@*, 2(4), 316–318. <https://doi.org/10.3832/efor0327-0002>
- Anfodillo, T., Carraro, V., Carrer, M., Fior, C., & Rossi, S. (2006). Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist*, 169(2), 279–290. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01587.x>
- Anfodillo, T., Carrer, M., Simini, F., Popa, I., Banavar, J. R., & Maritan, A. (2013). An allometry-based approach for understanding forest structure, predicting tree-size distribution and assessing the degree of disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1751), 20122375. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2375>
- Anfodillo, T., & Olson, M. E. (2024). Stretched sapwood, ultra-widening permeability, and ditching da Vinci: revising models of plant form and function. *Annals of Botany*, 134(1), 19–42. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae054>
- Anfodillo, T., & Pasqualotto, G. (2025). Definition of target structure and disturbance intensity. In *Protocols for the management and conservation enhancement of forest habitats of the mediterranean region* (pp. 21–22). Compagnia delle Foreste. lifegoproformed.eu
- Bauhus, J., Puettmann, K., & Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 525–537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Coomes, D. A. (2006). Challenges to the generality of WBE theory. *Trends in Ecology & Evolu-*

- tion, 21(11), 593–596. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.002>
- Coomes, D. A., Duncan, R. B., Allen, R. B., & Truscott, J. (2003). Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters*, 6(12), 980–989. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00520.x>
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290(5808), 699–700. <https://doi.org/10.1038/290699a0>
- Damuth, J. (2007). A macroevolutionary explanation for energy equivalence in the scaling of body size and population density. *The American Naturalist*, 169(5), 621–631. <https://doi.org/10.1086/513495>
- Di Filippo, A., Biondi, F., Piovesan, G., & Ziacco, E. (2017). Tree ring-based metrics for assessing old-growth forest naturalness. *Journal of Applied Ecology*, 54(3), 737–49. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12793>
- Enquist, B. J. (2002). 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(15–16), 1045–1064. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1045>
- Farrior, C. E., Bohlman, S. A., Hubbell, S., & Pacala, S. W. (2016). Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. *Science*, 351(6269), 155–157. <https://doi.org/10.1126/science.aad0592>
- Garbarino, M., Borgogno Mondino, E., Lingua, E., Nagel, T. A., Dukić, V., Govedar, Z., & Motta, R. (2012). Gap disturbances and regeneration patterns in a Bosnian old-growth forest: a multispectral remote sensing and ground-based approach. *Annals of Forest Science*, 69(5), 617–625. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0177-9>
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302–1305. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- Lanner, R. M., & Connor, K. F. (2001). Does bristlecone pine senesce? *Experimental Gerontology*, 36(4–6), 675–685. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(00\)00234-5](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(00)00234-5)
- Lechthaler, S., Kiorapostolou, N., Pitacco, A., Anfodillo, T., & Petit, G. (2020). The total path length hydraulic resistance according to known anatomical patterns: What is the shape of the root-to-leaf tension gradient along the plant longitudinal axis? *Journal of Theoretical Biology*, 502, 110369. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2020.110369>
- Loubota Panzou, G. J., Fayolle, A., Jucker, T., Phillips, O. L., Bohlman, S., Banin, L. F., Affum-Baffoe, K., Alves, L. F., Antin, C., Arets, E., Arroyo, L., Baker, T. R., Barbier, N., Beeckman, H., Berger, U., Bocko, Y. E., Bongers, F., Bowers, S., Brade, T., . . . Feldpausch, T. R. (2021). Pantropical variability in tree crown allometry. *Global Ecology and Biogeography*, 30(2), 459–475. <https://doi.org/10.1111/geb.13231>
- Maritan, A., Rinaldo, A., Rigon, R., Giacometti, A., & Rodríguez-Iturbe, I. (1996). Scaling laws for river networks. *Physical Review E*, 53(2), 1510–1515. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.53.1510>
- Mikoláš, M., Piovesan, G., Ahlström, A., Donato, D. C., Gloor, R., Hofmeister, J., Keeton, W. S., Muys, B., Sabatini, F. M., Svoboda, M., & Kuemmerle, T. (2023). Protect old-growth forests in Europe now. *Science*, 380(6644), 466. <https://doi.org/10.1126/science.adh2303>
- Motta, R. (2002). Old-growth forests and silviculture in the Italian Alps: The case-study of the strict reserve of Paneveggio (TN). *Plant Biosystems*, 136(2), 223–231. <https://doi.org/10.1080/11263500212331351129>
- Muller-Landau, H. C., Condit, R. S., Chave, J., Thomas, S. C., Bohlman, S. A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K. E., Hart, T., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kassim, A. R., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Makana, J.-R., . . . Ashton, P. (2006). Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, 9(5), 575–588. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x>
- Olson, M. E., Anfodillo, T., Gleason, S. M., & McCulloh, K. A. (2020). Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: Causes, consequences, and empirical priorities. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.16961>
- Olson, M. E., Anfodillo, T., Rosell, J. A., Petit, G., Crivellaro, A., Isnard, S., León-Gómez, C., Alvarado-Cárdenas, L. O., & Castorena, M. (2014). Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*, 17(8), 988–997. <https://doi.org/10.1111/ele.12302>
- Pasqualotto, G., Anfodillo, T., Pellizzari, S., Carraro, V., Airi, M., Miozzo, M., & Buscarini, S. (2025). Operationalizing closer-to-nature forest management: Application of the energy-equivalence principle in

- a Holm Oak (*Quercus ilex* L.) Mediterranean forest. *Forest Ecology and Management*, 588, 122735. <https://doi.org/10.2139/ssrn.5126751>
- Petit, G., Anfodillo, T., & Mencuccini, M. (2008). Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist*, 177(3), 653–664. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02291.x>
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2012). Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia*, 169(3), 637–649. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2240-5>
- Rizzolo, R. (2016). *Fuel models development to support spatially-explicit forest fire modelling in Eastern Italian Alps* (Tesi di dottorato). Università di Padova.
- Sellan, G., Simini, F., Maritan, A., Banavar, J. R., De Haulleville, T., Bauters, M., Doucet, J., Beeckman, H., & Anfodillo, T. (2017). Testing a general approach to assess the degree of disturbance in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 28(3), 659–668. <https://doi.org/10.1111/jvs.12512>
- Simini, F., Anfodillo, T., Carrer, M., Banavar, J. R., & Maritan, A. (2010). Self-similarity and scaling in forest communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(17), 7658–7662. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000137107>
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., Coomes, D. A., Lines, E. R., Morris, W. K., Rüger, N., Álvarez, E., Blundo, C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Davies, S. J., Duque, Á., Ewango, C. N., Flores, O., Franklin, J. F., . . . Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507(7490), 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>
- Susmel, L. (1980). *Normalizzazione delle foreste alpine: Basi ecosistemiche, equilibrio, modelli colturali, produttività*. Liviana Editrice.
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400(6745), 664–667. <https://doi.org/10.1038/23251>
- West, G. B., Enquist, B. J., & Brown, J. H. (2009). A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(17), 7040–7045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812294106>
- White, E. P., Ernest, S. K. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(6), 323–330. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.007>