

Alberi nella città per il secolo XXI

I. INTRODUZIONE

La modellizzazione dello sviluppo delle piante vascolari può prendere in considerazione diversi piani in funzione del livello descrittivo che interessa una determinata disciplina. Le modellizzazioni che partono dal livello dell'individuo possono contribuire a spiegare i fenomeni a livello di popolazioni o comunità, ma non viceversa. Tuttavia, la mancanza di conoscenza riguardo ai processi endogeni dai quali derivano i modi di crescita individuale delle piante e le loro variazioni, ha limitato la possibilità di modellizzazione a partire da questo livello.

Recentemente, a partire dal 1970 si è iniziato ad organizzare le conoscenze in merito alla morfologia vegetale in un ambito concettuale che ha permesso di descrivere e discriminare la architettura delle piante considerando l'asse fogliare, che corrisponde al prodotto dello sviluppo di un meristema, come livello elementare di costruzione (Hallé et al., 1970, 1978; Oldeman, 1974-). Si mostra, in questi ed altri lavori posteriori, che esiste una sequenza di eventi di carattere endogeno nello sviluppo di tutta la pianta, che non è modificata qualitativamente da fattori ambientali (Hallé et al., 1978; Barthélémy et al., 1989, 1991, 1997a).

Con questo punto di riferimento, Refeffe e i suoi collaboratori (Reffey et al., 1993; Barthélémy et al., 1995a; Buochon et al., 1997) svilupparono modelli matematici che attualmente permettono, grazie al contributo dell'informatica, di arrivare alla simulazione grafica tridimensionale computerizzata delle piante senza perdere di vista il significato biologico dell'unità strutturale di cui sono composte. Questi modelli, definiti di tipo stocastico, prendono in considerazione le variazioni intra ed inter-individuali dovute a fattori aleatori. I programmi AMAP (Atelier de Modelisation de l'Architecture des Plantes) sviluppati nell'unità mista di ricerca del Cirad-Inra, permettono di utilizzare modelli matematici per realizzare simulazioni probabilistiche, in modo tale che la variabilità tra piante simulate sia simile alla variabilità tra piante naturali.

In questa pubblicazione si espongono i



Nell'ottica degli scambi culturali tra le associazioni di arboricoltura europee, riportiamo di seguito, per gentile concessione dell'autore, il prof. Barthelemy, e dell'AEA - Asociación Española de Arboricultura, un interessantissimo articolo sulla possibilità di prevedere lo sviluppo delle piante sulla base delle caratteristiche genetico-strutturali, che apre alle possibilità, in un futuro ormai sempre più prossimo, si possa definire la loro crescita anche sulla base delle condizioni esterne

nelle quali si trovano a crescere, passaggi di base eseguiti nelle analisi, la modellizzazione e la simulazione dell'architettura delle piante e si descrivono le applicazioni agronomiche, forestali e paesaggistiche di queste ricerche.

II - L'ANALISI DELL'ARCHITETTURA DELLE PIANTE

II.1 - DEFINIZIONI, OBIETTIVI E CONTESTO.

Le strutture morfologiche esterne di una pianta sono la traduzione di un programma di sviluppo endogeno. Questo programma si esprime in natura, nella disposizione relativa degli assi vegetativi sia aerei sia sotterranei, che stabiliscono nel loro insieme l'architettura di una pianta (Hallé et al., 1970). L'architettura di una pianta è, allo stesso tempo, l'espressione di un equilibrio tra i processi endogeni di crescita e le azioni esterne esercitate dall'ambiente (Edellin, 1984). L'ob-

iettivo dell'analisi architettonica è identificare le sequenze endogene dello sviluppo di una specie e differenziare gli effetti dovuti all'influenza dell'ambiente. Prendendo in considerazione la pianta come un tutto, dalla sua germinazione fino alla sua morte, l'analisi architettonica è essenzialmente un'approssimazione globale dinamica e dettagliata della crescita delle piante (Barthélémy et al., 1989); è realizzata in

campo e condizionata dall'osservazione di numerosi individui di diversa età.

Per realizzare l'analisi architettonica di una specie è necessario riconoscere la sua entità basilica (fig. 1): (1) l'asse fogliare (frequentemente chiamato asse o germoglio), che è un organo approssimativamente cilindrico formato a partire da un meristema; (2) il nodo, che corrisponde al sito di inserzione sull'asse di una o più foglie e di una o più gemme all'ascella di ogni foglia; (3) l'interno, che consiste nella porzione di un asse fra due nodi successivi; (4) il metanero, che corrisponde all'unità strutturale di un asse: è formato da un nodo, dagli organi inseriti in esso (foglia/e - gemma/e) e nel nodo sottostante; (5) l'unità di crescita è una successione di internodi generati durante un periodo d'allungamento ininterrotto.

L'analisi architettonica si basa sull'osservazione di diverse caratteristiche morfologiche fondamentali (Caraglio et al., 1997; fig. 1) come (1) il tipo di crescita definita o indefinita, monopodiale o simpodiale, (3) ritmica o continua, (2) il tipo di ramificazione, ritmica, continua o diffusa, terminale o laterale, immediata o differita, monopodiale o simpodiale, (3) i tipi di germogli ed il loro orientamento nello spazio, orizzontale o verticale e (4) la posizione degli organi di riproduzione sessuale, terminali o laterali.

II.2 - IL MODELLO ARCHITETTONICO

Il modello architettonico rappresenta una particolare combinazione delle caratteristiche morfologiche sopra descritte che determinano il modo generale con cui la pianta elabora la sua architettura speci-

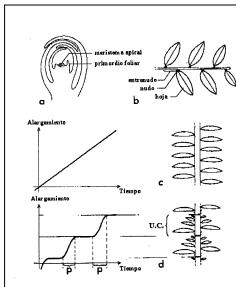


Figura 1. I disegni schematici dell'apice di un germoglio (a) e di un asse fogliare allungato (b) indicano le unità elementari: foglie, nodi e internodi. Crescita in funzione del tempo di un asse di crescita continua (c) o ritmico (d). U.C. = unità di crescita (da Barthélémy, 1991)

fica. I modelli architetonici furono definiti da Hallé et. al., (1970) e, sebbene il numero teorico delle combinazioni possibili sia alto, in natura possono esistere solo 20 modelli architetonici che possono applicarsi indistintamente alle piante arboree ed erbacee, sia tropicali che delle regioni temperate, sia di taxa attuali che estinti (fig. 2). Ogni modello porta con sé il nome del botanico che ha contribuito alla descrizione di quel particolare modello di sviluppo rispetto ad una data specie. Questi modelli descrivono in maniera globale il modo in cui si sviluppa la forma di una pianta, in pratica, la sua strategia di crescita. Gli stereotipi di crescita che definiscono il modello architetonico sono genericamente determinati e solo sotto condizioni ecologiche estrema la loro espressione viene influenzata dall'ambiente.

IL3 - L'UNITÀ ARCHITETTONICA

Definendo la strategia di base relativa allo sviluppo di una pianta, si nota che le caratteristiche morfologiche impiegate nell'identificazione del modello architetonico sono, tuttavia, troppo generali per permettere di descrivere in dettaglio l'architettura completa di una pianta. Per qualsiasi pianta data, l'espressione specifica del suo modello architetonico è stata chiamata "unità architetonica" (Edelin, 1977; Barthélémy et. al., 1989). L'identificazione dell'unità architetonica d'una specie si realizza tramite lo studio di tante piante aventi diversi tipologie di sviluppo, e necessita di una completa descrizione degli aspetti morfologici e funzionali di

tutte le categorie di assi che possono essere riconosciuti morfologicamente in ognuno di questi tipi.

Ad esempio, in *Araucaria araucana*, (fig. 3) specie dioica, coltivata in Europa ma nata nel nord della Patagonia Andina, l'architettura elementare è costituita da un tronco (asse di ordine 1, A1) verticale con crescita ritmica e indefinita e ramificazione ritmica immediata e pseudovercillata. Nell'albero adulto, i rami (assi di ordine 2 A2) hanno crescita ritmica e definita a lungo termine, con una orientazione obliqua od orizzontale e si raggruppano in piani di 6 o 8 unità. I rami piccoli (assi di ordine 3, A3) sono disposti in coppia in riferimento ad uno stesso piano formato dai rami, i quali danno ai rametti una netta dorsoventralità. Questi assi (A3) presentano crescita ritmica definita a breve termine e sono gli unici portatori della sessualità. Tutti gli assi hanno fillotassi spiralata: negli indivi-

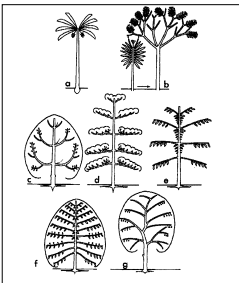


Figura 2. Alcuni dei modelli architetonici. (a) Modello di Corner, (b) Modello di Leeuwenberg, (c) Modello di Rauh, (d) Modello di d'Aubreville, (e) Modello di Massart, (f) Modello di Roux, (g) Modello di Troll (di Barthélémy, 1991).

dui maschili gli amenti si ubicano lateralmente; negli alberi femminili invece, i coni s'inseriscono generalmente in posizione terminale, in questi ultimi i rami piccoli (A3) si ramificano simposialmente. In questo modo, l'albero adulto esprime la sua architettura elementare specifica ossia la sua unità architetonica, che può essere rappresentata da uno schema ed una tabella (fig. 3). Dopo l'apparizione della sessualità, non si sviluppa altra categoria di assi nell'architettura della pianta e, come ha dimostrato Grosfeld (Grosfeld, 1994; Grosfeld et. al., 1999), quest'architettura si è mantenuta stabile nei suoi aspetti qualitativi, in tutti gli ambienti dove si sviluppa questa specie.

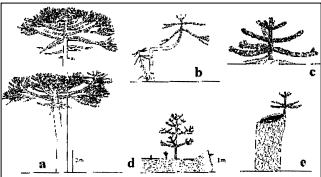
Illustrata con questo esempio, l'architettura di una pianta può essere vista come un sistema gerarchico di rami nei quali i germogli possono essere raggruppati in funzioni delle loro caratteristiche morfologiche, fisiologiche. La funzione e struttura di ogni categoria di assi è caratteristica della posizione nell'architettura della pianta, e per ogni specie il numero di categorie di assi è infinito. Qualsiasi sia la complessità d'una pianta, i risultati possono essere riassunti in uno schema ed in una tabella che descrive l'organizzazione fondamentale della specie e le caratteristiche di tutte le categorie qualitativamente diverse di germogli. In questo senso, l'unità architetonica rappresenta l'architettura elementare e l'unità funzionale e morfologica di una specie (Barthélémy et. al., 1991).

IL4 - LA REITERAZIONE E LA FORMAZIONE DELLA CHIOMA DELL'ALBERO ADULTO

Alcune piante possono crescere durante tutta la loro vita in conformità alla loro unità architetonica, mentre altre, nella fattispecie tanti alberi, ripetono questa architettura elementare durante la loro ontogenesi (Barthélémy et. al., 1991). Definita da Oldeman (1974), la "reiterazione" è il processo morfogenetico per il quale l'organi-

Individuo mascolino		Individuo femminile	
FUSTO (A1)	RAMI (A2)	RAMI (A2)	RAMI (A3)
Crescita ritmica e indeterminata	Crescita ritmica e definita a lungo termine	Crescita ritmica e definita a breve termine	Crescita ritmica e definita a breve termine
Fillotassi a spirale	Fillotassi a spirale	Fillotassi a spirale	Fillotassi a spirale
Oritropico	Plagiotropico con tendenza a ortotropo	Plagiotropico su uno stesso piano di simmetria	Plagiotropico su uno stesso piano di simmetria
Senza caratteri sessuali	Senza caratteri sessuali	Sessualità maschile laterale	Sessualità femminile terminale (raramente laterale)
Ramificazione ritmica e immediata	Ramificazione ritmica e immediata	Senza ramificazione negli individui maschili	Con ramificazione simposiale, dopo lo sviluppo del cono, negli individui femminili.
Presenta piani di 6-8 piccoli rami disposti in dorsoventralità	Presenta piccoli rami distribuiti a coppie		

Figura 3. L'unità architetonica di *Araucaria araucana*. Nello schema sopra, si possono osservare la disposizione relativa delle categorie degli assi degli individui staminati (sinistra) e carpellati (destra). Nella tabella sotto, si riassumono le caratteristiche delle categorie di asse della specie (Modificato da Grosfeld et al., 1999)



II.5 - ARCHITETTURA, GRADIENTI MORFOGENETICI ED ETÀ FISIOLOGICA DEI MERISTEMI

Lo sviluppo architettonico di un albero può essere visto come l'espressione di una sequenza precisa e ordinata di eventi, che implicano la ripetizione e la integrazione di diversi "livelli di organizzazione" come il metamerio. L'unità di crescita, l'asse fogliare, l'unità architettonica (Barthélémy, 1991).

Numerosi lavori (Reffye et al., 1991a; Barthélémy et al., 1995a 1997a) hanno dimostrato che l'architettura di una pianta può essere vista come una sovrapposizione di entità botaniche (le unità di crescita, assi) le cui caratteristiche particolari dipendono dalla loro posizione nella pianta. Durante l'espressione dell'unità architettonica di una specie, si riconoscono diversi gradienti morfogenetici, come dire cambiamenti di direzione nel funzionamento dei meristemi. Dato che le caratteristiche morfologiche di una entità non dipendono solamente della età dell'entità portatrice, si utilizza l'espressione

"età fisiologica" per caratterizzare il grado di differenziazione di una entità (Barthélémy et al., 1997). In questo contesto, una reiterazione è una entità di età fisiologica minore o uguale rispetto a quella dell'entità portatrice (fig. 6).

II.6 - METODO E APPLICAZIONI DELL'ANALISI ARCHITETTONICA

Basata sui concetti botanici sopra descritti, l'analisi architettonica delle specie implica l'osservazione e la descrizione di numerosi individui in diversi stadi di sviluppo e in diverse condizioni ambientali. I risultati sono riassunti in schemi che simbolizzano le tappe endogene successive dello sviluppo o la variabilità architettonica di una specie in funzione delle condizioni in cui è cresciuta. In ogni tappa dello sviluppo e per ogni condizione ambientale, le osservazioni morfologiche devono considerare i diversi livelli di organizzazione derivati l'uno dagli altri (internodo, unità di crescita, asse, fogliato, unità architettonica, albero reiterato...) per diversi processi morfogenetici (crescita, ramificazione, reiterazione). Queste osservazioni per-

mettono di capire e quantificare i gradienti morfogenetici che caratterizzano lo sviluppo di ogni specie ossia, ad esempio, le variazioni delle dimensioni e della struttura delle unità di crescita successive lungo un asse o le variazioni di vigore dei rami in funzione della loro posizione sopra un germoglio annuale.

Ripetute tappa per tappa, per ogni stadio di sviluppo, queste osservazioni sono sintetizzate per identificare i principali eventi morfogenetici che caratterizzano lo sviluppo della pianta. I risultati in questo campo d'investigazione hanno condotto alla definizione di un contesto generale di interpretazione dello sviluppo delle piante (Brethélémy et al., 1989, 1991, 1997a) che permette di capire la realizzazione spaziale e temporale degli eventi e i processi più importanti nel contesto dello sviluppo vegetale (come ad esempio l'apparizione della fioritura) (Barthélémy 1986, 1988) e analizzare la variabilità architettonica endogena delle piante (Loup, 1994; Costes et al., 1995; Barthélémy et al., 1999). Questo contesto metodologico e teorico permette anche lo studio dell'influenza dei fattori ambientali sull'architettura delle piante (Colin et al., 1995; Casotti et al., 1995; Sabatier et al., 1995; Grosfeld et al., 1999).

III - MODELLIZZAZIONE E SIMULAZIONE DELL'ARCHITETTURA DELLE PIANTE

III.1 - CONTESTO GENERALE E OBIETTIVI

In base al contesto botanico prima descritto si sviluppò una approssimazione sperimentale e teorica per modellare e simulare l'architettura delle piante con

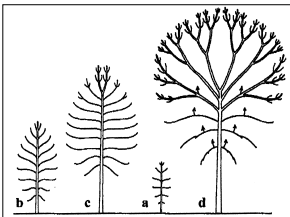


Figura 5. Sequenza di sviluppo di *Fraxinus excelsior*. A e B: l'albero giovane esprime la sua architettura elementare e possiede una forma piramidale. C e D: l'albero adulto edifica la sua chioma dalla reiterazione che va accompagnata dalla formazione di biforcazioni. Si osserva che i rami più bassi muoiono e cadono naturalmente, mentre, nella cima dell'albero, la chioma aumenta il suo volume e diventa rotonda (adattato da Barthélémy et al., 1997).

Figura 4. Diversi tipi di reiterazione totale illustrati in *Araucaria araucana*: reiterazione totale su un albero adulto (a), su un albero del sottobosco (b), a partire delle radici (c), su un fusto caduto (d), o bruciato (e) (adattato da Grosfeld et al., 1999).

suo duplice in modo totale o parziale la sua architettura elementare o unità architettonica, e tale risultato si denomina come un complesso reiterato. Lo sviluppo di una pianta conforme al suo modello architettonico, implica l'idea di una sequenza di funzionamento dell'insieme dei suoi meristemi chiamata "sequenza di differenziazione" (Hallé et al., 1970). Generalmente, l'apparizione di un complesso reiterato sembra una regressione nella sequenza di differenziazione, ossia una vera e propria de-differenziazione (Edelin, 1984).

In alcune piante come *Araucaria araucana* (fig. 4), la reiterazione può essere prodotta in maniera opportunistica in risposta a un evento traumatico (Grosfeld et al., 1999) però nella maggioranza degli alberi, la reiterazione rappresenta un evento automatico che avviene dopo una determinata soglia di differenziazione durante lo sviluppo "normale" di un individuo (fig. 5). La reiterazione rappresenta così il meccanismo essenziale per il quale si costruisce la chioma della maggioranza degli alberi (Edelin, 1977, 1984, 1986; Barthélémy et al., 1989, 1991, 1997a), alla fine di una vera "metamorfosi architettonica" (Hallé et al., 1981; Edelin, 1984). Seguendo una progressiva e precisa sequenza di eventi, ogni specie può esprimere la sua propria "strategia di reiterazione" (Edelin, 1984, 1986). Tuttavia, in base allo studio di molte piante arboree, sono state definite tre tappe architettoniche nello sviluppo di un albero forestale (Hallé et al., 1978; Oldeman, 1974): (i) "l'albero del futuro", corrisponde ai primi stadi di sviluppo quando la pianta ha un'architettura strettamente conforme all'unità architettonica specifica ed esprime tutte le sue categorie di germogli diversi, (ii) "l'albero del presente" raggiunge il limite superiore del bosco e sviluppa una chioma ampia per mezzo della reiterazione adattativa o traumatica, (iii) "l'albero del passato", è contrassegnato dalla morte parziale della chioma, caduta progressiva dei rami principali e dallo sviluppo di molte reiterazioni differite.

applicazioni botaniche, agronomiche e forestali (Blaise et al., 1998). Gli obiettivi principali consistono nell'elaborazione di modelli quantitativi di crescita delle piante. Questi modelli si basano sulla conoscenza dello sviluppo architettonico delle piante e si valutano e si verificano mediante osservazioni e misurazioni in campo, in condizioni naturali o controllate. Nell'elaborazione di questi modelli la conoscenza dei processi endogeni dello sviluppo delle piante in studio è una condizione necessaria per la quantificazione e modellizzazione ulteriore della variabilità architettonica e della plasticità morfologica (Bouchon et al., 1997).

III.2 - RACCOLTA DI INFORMAZIONI NUMERICHE SUL PROCESSO DI CRESCITA, DI RAMIFICAZIONE E CODIFICAZIONE DELL'ARCHITETTURA DELLE PIANTE

Lo studio della crescita e della ramificazione di ognuno dei tipi di assi identificati, permette di rappresentare numericamente l'architettura dei diversi tipi di assi della specie. Per ognuna delle categorie di assi identificati, si misura ciascun asse di un campione rappresentativo (in generale, un numero compreso tra 50 e 100 assi è sufficiente per rappresentare la variabilità naturale di ogni tipo di asse). Le misure che si ottengono, in generale, sono il numero di internodi e la lunghezza di ogni unità di crescita. Affinché questa rappresentazione numerica abbia una relazione univoca con l'entità della pianta che si è misurata, è necessario seguire un sistema di qualificazione secondo alcuni criteri (Godin et al., 1997a e b, 1998, 1999) : (1) sia le unità di crescita che gli assi si compongono di merameri successivi, (2) gli assi si compongono di unità di crescita successive, (3) ogni entità (internodi, unità di crescita, assi) può essere portatrice di un'entità equivalente, (4) possono esserci internodi successivi e unità di crescita successive formati a partire dallo stesso meristema ma (5) solo un asse può essere formato da uno stesso meristema, dal momento che, per definizione, un asse termina con la morte o trasformazione del meristema che gli ha dato origine (come dire che un asse può portare altri assi solo lateralmente, derivati da gemme ascellari).

Così, si indicano per ogni asse misurato la presenza o l'assenza di rami in ogni nodo. Successivamente, si procede alla creazione di uno schedario nel quale si compila l'informazione codificata per ogni asse misurato. I dati che si ottengono sono strutturati naturalmente secondo l'organizzazione gerarchica

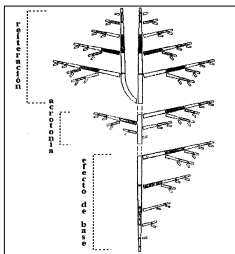


Figura 6. Lo schema teorico di un albero ci fa apprezzare la localizzazione delle unità di crescita di diverse età fisiologiche in funzione di tre gradienti morfogenetici: l'effetto di base (gradiente tipico della parte bassa, più giovane, della pianta), l'acrotomia (gradiente di vigore dei rami in funzione della loro posizione sull'asse portante) e la reiterazione (in questo caso, per duplicazione delle sequenze di differenziazione dell'asse principale). Colori e misure uguali delle unità elementari indicano età fisiologiche simili (riprodotto da Barthélémy et al., 1997)

delle piante.

“Grafiche informatiche multi scala” (Multiscale Tree Graphs: MTG) furono così proposti come una rappresentazione informatica naturale della struttura vegetale (Godin et al., 1998). Questi MTG rappresentano una forma ideale ed efficiente per codificare la topologia delle piante e gli attributi geometrici (posizione e orientazione nello spazio) così come qualitativi (tipi di produzione)... o quantitativi (lunghezza, numero di foglie...) riferiti all'entità botanica (unità di crescita, germoglio annuale, germoglio...) di una pianta.

Il metodo di codificazione utilizzato permette di identificare le unità di crescita prodotte in ogni periodo di tempo e in ogni posizione all'interno dell'architettura di una pianta o di un sistema ramificato. Si ottiene così un codice che riflette una gerarchia di assi portanti a partire da un



Figura 7. Simulazione dell'architettura delle diverse specie di alberi secondo la prima versione di programmi di simulazione dell'architettura delle piante.

singolo asse portante. In colonne parallele si aggiunge al codice l'informazione sulle caratteristiche delle entità vegetali misurate come numeri di internodi e/o la lunghezza delle unità di crescita.

III.3 - MODELIZZAZIONE MATEMATICA

La formalizzazione degli MTG è implementata nel software AMAPmod (Godin et al., 1997a e b, 1998, 1999) che è utilizzato come un sistema di interrogazione di database architettonici nel quale si possono estrarre diversi tipi di variabili correlate con entità botaniche determinate. Queste variabili possono essere raggruppate in distribuzioni o sequenze di eventi successivi lungo un asse o porzione di asse.

I metodi utilizzati per modellizzare l'architettura delle piante sono basati sui modelli stocastici applicati al funzionamento dei meristemi e si riferiscono a tre processi fondamentali: (i) la crescita degli assi fogliati, (ii) la ramificazione degli assi fogliati e (iii) la mortalità e i fenomeni di riposo dell'attività dei meristemi (Reffye et al., 1989, 1991b, 1993). La maggioranza di questi metodi matematici analizza le sequenze o distribuzioni di dati appartenenti alla classe dei processi di rinnovo o di Markov (Guédon, 1997; Guédon et al., 1997, 1999). Anche gli algoritmi per selezionare, correggere e valutare questi modelli sono implementati nel programma AMAPmod (Godin et al., 1997a, 1997b). Questi metodi permettono la quantificazione dei gradienti morfogenetici identificati per l'analisi qualitativa dell'architettura delle piante.

III.4 - SIMULAZIONE INFORMATICA TRIDIMENSIONALE

Utilizzando i concetti derivati dall'analisi architettonica così come l'approccio matematico ed informatico di AMAPmod, furono sviluppati diversi programmi di simulazione dell'architettura delle piante.

Il primo programma di simulazione è basato sul concetto di modello architettonico e utilizza sequenze automatiche in grado di simulare processi di crescita, ramificazione e mortalità. Utilizzando tecniche computerizzate questo software permette la simulazione in tre dimensioni di piante in diversi stati di sviluppo; questo programma viene utilizzato anche per la simulazione di paesaggi (Reffye et al., 1989).

Il secondo programma di simula-

applicazioni botaniche, agronomiche e forestali (Blaise et al., 1998). Gli obiettivi principali consistono nell'elaborazione di modelli quantitativi di crescita delle piante. Questi modelli si basano sulla conoscenza dello sviluppo architettonico delle piante e si valutano e si verificano mediante osservazioni e misurazioni in campo, in condizioni naturali o controllate. Nell'elaborazione di questi modelli la conoscenza dei processi endogeni dello sviluppo delle piante in studio è una condizione necessaria per la quantificazione e modellizzazione ulteriore della variabilità architettonica e della plasticità morfologica (Bouchon et al., 1997).

III.2 - RACCOLTA DI INFORMAZIONI NUMERICHE SUL PROCESSO DI CRESCITA, DI RAMIFICAZIONE E CODIFICAZIONE DELL'ARCHITETTURA DELLE PIANTE

Lo studio della crescita e della ramificazione di ognuno dei tipi di assi identificati, permette di rappresentare numericamente l'architettura dei diversi tipi di assi della specie. Per ognuna delle categorie di assi identificati, si misura ciascun asse di un campione rappresentativo (in generale, un numero compreso tra 50 e 100 assi è sufficiente per rappresentare la variabilità naturale di ogni tipo di asse). Le misure che si ottengono, in generale, sono il numero di internodi e la lunghezza di ogni unità di crescita. Affinché questa rappresentazione numerica abbia una relazione univoca con l'entità della pianta che si è misurata, è necessario seguire un sistema di qualificazione secondo alcuni criteri (Godin et al., 1997a e b, 1998, 1999) : (1) sia le unità di crescita che gli assi si compongono di merameri successivi, (2) gli assi si compongono di unità di crescita successive, (3) ogni entità (internodi, unità di crescita, assi) può essere portatrice di un'entità equivalente, (4) possono esserci internodi successivi e unità di crescita successive formati a partire dallo stesso meristema ma (5) solo un asse può essere formato da uno stesso meristema, dal momento che, per definizione, un asse termina con la morte o trasformazione del meristema che gli ha dato origine (come dire che un asse può portare altri assi solo lateralmente, derivati da gemme ascellari).

Così, si indicano per ogni asse misurato la presenza o l'assenza di rami in ogni nodo. Successivamente, si procede alla creazione di uno schedario nel quale si compila l'informazione codificata per ogni asse misurato. I dati che si ottengono sono strutturati naturalmente secondo l'organizzazione gerarchica

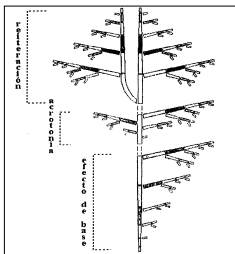


Figura 6. Lo schema teorico di un albero ci fa apprezzare la localizzazione delle unità di crescita di diverse età fisiologiche in funzione di tre gradienti morfogenetici: l'effetto di base (gradiente tipico della parte bassa, più giovane, della pianta), l'acrotomia (gradiente di vigore dei rami in funzione della loro posizione sull'asse portante) e la reiterazione (in questo caso, per duplicazione delle sequenze di differenziazione dell'asse principale). Colori e misure uguali delle unità elementari indicano età fisiologiche simili (riprodotto da Barthélémy et al., 1997)

delle piante.

“Grafiche informatiche multi scala” (Multiscale Tree Graphs: MTG) furono così proposti come una rappresentazione informatica naturale della struttura vegetale (Godin et al., 1998). Questi MTG rappresentano una forma ideale ed efficiente per codificare la topologia delle piante e gli attributi geometrici (posizione e orientazione nello spazio) così come qualitativi (tipi di produzione)... o quantitativi (lunghezza, numero di foglie...) riferiti all'entità botanica (unità di crescita, germoglio annuale, germoglio...) di una pianta.

Il metodo di codificazione utilizzato permette di identificare le unità di crescita prodotte in ogni periodo di tempo e in ogni posizione all'interno dell'architettura di una pianta o di un sistema ramificato. Si ottiene così un codice che riflette una gerarchia di assi portanti a partire da un

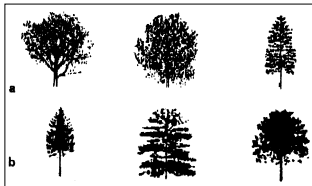


Figura 7. Simulazione dell'architettura delle diverse specie di alberi secondo la prima versione di programmi di simulazione dell'architettura delle piante.

singolo asse portante. In colonne parallele si aggiunge al codice l'informazione sulle caratteristiche delle entità vegetali misurate come numeri di internodi e/o la lunghezza delle unità di crescita.

III.3 - MODELIZZAZIONE MATEMATICA

La formalizzazione degli MTG è implementata nel software AMAPmod (Godin et al., 1997a e b, 1998, 1999) che è utilizzato come un sistema di interrogazione di database architettonici nel quale si possono estrarre diversi tipi di variabili correlate con entità botaniche determinate. Queste variabili possono essere raggruppate in distribuzioni o sequenze di eventi successivi lungo un asse o porzione di asse.

I metodi utilizzati per modellizzare l'architettura delle piante sono basati sui modelli stocastici applicati al funzionamento dei meristemi e si riferiscono a tre processi fondamentali: (i) la crescita degli assi fogliati, (ii) la ramificazione degli assi fogliati e (iii) la mortalità e i fenomeni di riposo dell'attività dei meristemi (Reffye et al., 1989, 1991b, 1993). La maggioranza di questi metodi matematici analizza le sequenze o distribuzioni di dati appartenenti alla classe dei processi di rinnovo o di Markov (Guédon, 1997; Guédon et al., 1997, 1999). Anche gli algoritmi per selezionare, correggere e valutare questi modelli sono implementati nel programma AMAPmod (Godin et al., 1997a, 1997b). Questi metodi permettono la quantificazione dei gradienti morfogenetici identificati per l'analisi qualitativa dell'architettura delle piante.

III.4 - SIMULAZIONE INFORMATICA TRIDIMENSIONALE

Utilizzando i concetti derivati dall'analisi architettonica così come l'approccio matematico ed informatico di AMAPmod, furono sviluppati diversi programmi di simulazione dell'architettura delle piante.

Il primo programma di simulazione è basato sul concetto di modello architettonico e utilizza sequenze automatiche in grado di simulare processi di crescita, ramificazione e mortalità. Utilizzando tecniche computerizzate questo software permette la simulazione in tre dimensioni di piante in diversi stati di sviluppo; questo programma viene utilizzato anche per la simulazione di paesaggi (Reffye et al., 1989).

Il secondo programma di simula-

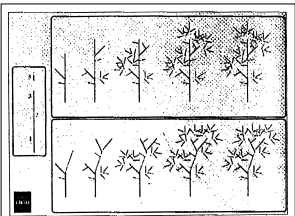


Figura 8. Sinistra: asse di riferimento teorico di una specie, che ci mostra i tipi di differenziazione possibili delle unità di crescita (età fisiologica crescente da 1 a 5). Destra: si mostra la sequenza di differenziazione in cinque tappe di crescita (riprodotto da Reffye et al., 1995a).



Figura 9. Individui di pioppo (*Populus nigra* clone I 45/51) simulati impiegando AMAPsim.

zione, chiamato AMAPsim (Barci et al., 1997) è essenzialmente basato sui concetti dei "gradienti morfogenetici" e dell'"età fisiologica" dei meristemi (Reffye et al., 1991a; Barthélémy et al., 1997). In questo programma, lo sviluppo delle piante è anche simulato da una sequenza automatizzata che permette di simulare i cambiamenti di funzionamento dei meristemi in funzione dei gradienti morfogenetici osservati in campo. Le tappe di differenziazione dei meristemi sono raggruppate in un asse teorico o "asse di riferimento" che riproduce tutti gli stati possibili di differenziazione morfologica di un'unità di crescita in accordo con la sua età fisiologica (Reffye et al., 1991a; Jaeger et al., 1992; fig. 7). I passi seguiti durante la simulazione sono: (1) la definizione di uno schedario di parametri descrittivi ottenuti a partire dall'analisi dei dati misurati in campo, (2) la simulazione della crescita e (3) la rappresentazione grafica dei risultati. Ci sono tre caratteristiche che "spingono" lo sviluppo di una pianta simulata: (1) la topologia che determina la disposizione nello spazio delle strutture elemen-

tari che compongono una pianta, indicando la struttura gerarchica che compone le unità elementari (internodi, unità di crescita e assi) e definendo la relazione di dipendenza delle unità elementari più semplici sulle più complesse; (2) la geometria, che permette di localizzare e dimensionare nello spazio le unità elementari che prendono in considerazione sia la filotassi degli assi, sia gli angoli d'inserzione delle foglie così come l'inclinazione dei rami e (3) la dinamica di crescita, che permette di seguire nel tempo la formazione e la morte delle unità elementari.

In questo modo, si raggruppano i livelli strutturali di una pianta (internodi, unità di crescita e assi...) in una struttura gerarchica. Per ogni organo sviluppato da una pianta simulata, si definiscono i parametri geometrici che dipendono dall'ubicazione dell'organo sull'asse di riferimento. Il risultato finale è un archivio che contiene le coordinate in tre dimensioni di ogni entità della pianta in forma matriciale (Blaise, 1992a). Il programma di simulazione AMAPsim produce, in questo modo, una rappresentazione grafica della pianta in tre dimensioni ad alta fedeltà, simulando lo sviluppo ontogenetico e la variabilità individuale (Blaise, 1992a, b; Blaise et al., 1995; Reffye et al., 1993; Lecoustre et al., 1993M; fig. 8). Queste "piante virtuali" possono, in seguito, essere utilizzate per applicazioni in ambito agronomico, silviculturale o ecologico (Reffye et al., 1997a).

La terza generazione di simulatori appartiene a quella che si può chiamare la classe dei modelli "struttura-funzione" (Reffye et al., 1997b). E' basata sull'idea che la crescita di una pianta segue un programma di sviluppo geneticamente determinato e regolato dall'ambiente attraverso



Figura 10. Simulazione della qualità della luce ricevuta sotto la copertura vegetale di una piantagione di palma (immagine realizzata da J. Dauzat).

l'acquisizione, da parte della pianta, di diverse risorse come lo spazio, la luce, i nutrienti e l'acqua, i quali sono ripartiti e attribuiti nei diversi componenti della pianta. All'inizio, la competizione per lo spazio e la luce furono introdotti nel programma AMAPsim il quale fu utilizzato per simulare gli effetti della densità di piantagione sull'architettura e la crescita diametrica degli alberi (Reffye et al., 1997a). Questo programma e i modelli matematici associati furono successivamente sviluppati in due linee. Da una parte, fu considerato il comportamento biomeccanico dell'albero (Reffye et al., 1997a), mentre dall'altra furono inclusi modelli basati sui processi fisiologici considerati l'utilizzazione dell'acqua, l'assimilazione ed allocazione del carbonio (Reffye et al., 1997b) e la morfogenesi delle foglie (Reffye et al., 1999).

IV - APPLICAZIONI AGRONOMICHE, FORESTALI E PAESAGGISTICHE

IV.1 - CONSIDERAZIONI GENERALI

Data l'evidente base biologica e botanica dei programmi AMAP ed il fatto che si fondano sull'analisi delle unità morfologiche elementari delle piante, la portata di questi modelli è elevata. I primi studi architettonici e modellizzazioni effettuati nel Cirad, iniziarono su specie d'interesse agronomico e forestale delle zone tropicali: caffè (*Coffea arabica* "Robusta", Reffye, 1981, 1982), lichii (*Litchi chinensis*, Costes, 1988), cotone (*Gossypium hirsutum*, Reffye et al., 1987a). Più recentemente, si sono estesi alle specie forestali delle zone temperate: cedro (*Cedrus atlantica*, Sabatier et al., 1994 Masotti et al., 1995), faggio (*Fagus sylvestris*, Micolini et al., 1994), albicocco (*Prunus armeniaca*, Costes, 1993 Costes et al., 1993, 1995), noce (*Juglans spp.*, Barthélémy et al., 1995b, 1997; Sabatier et al., 1998, 1999, 2000), pino d'Aleppo (*Pinus halepensis*, Martinez, 1993) e platano (*Platanus sp.*, Caraglio et al., 1990) tra gli altri.

IV.2 - MODELLIZZAZIONE DELL'AMBIENTE LUMINOSO

Un modello aggiuntivo di AMAP permette di valutare l'effetto delle radiazioni luminose sulla crescita delle piante. Con la finalità di ottenere una semplificazione del complesso problema della misurazione della luce incidente a livello delle unità di ricezione delle piante ed il suo assorbimento (influenzati dall'inclinazione delle

foglie, dall'età fisiologica e cronologica dell'asse portante di dette foglie e la posizione dell'asse portante nella copertura vegetale), si è elaborato un modello che riduce i tempi di misura e di computazione necessari, senza perdere di vista i fattori di maggior influenza nella quantità e qualità di luce intercettati da una pianta (Dauzat et al., 1984; Blaise, 1992b).

Questo modello prende in considerazione l'incidenza di un fotone corrispondente al livello di luce fotointeticamente attiva proveniente da un certo numero di direzioni su un emisfero immaginario intorno ad una foglia o ad un meristema. Questo permette di realizzare simulazioni dell'effetto degli assi vicini sullo sviluppo di un asse dato e, in scala più ampia, di analizzare le interazioni tra piante vicine, così come l'effetto dell'ombra su di una pianta proiettata da un corpo inanimato. Allo stesso modo, l'analisi del trasferimento radioattivo attraverso una copertura vegetale permette di valutare la qualità e quantità di luce ricevuta dalla porzione apicale delle chiome. (fig. 9).

IV.3 - ARCHITETTURA DELLE RADICI.

Solo recentemente sono stati realizzati studi sull'architettura delle radici con criteri simili a quelli utilizzati da Hallé et al., (1978) per descrivere sistemi di ramificazione aerei (Atger et al., 1994). Questi studi mostrano che il sistema radicale presenta delle categorie di radici che seguono una sequenza di differenziazione, simile a quella del sistema aereo. Come nel caso del fusto, il sistema radicale di una specie può essere classificato all'interno di un modello architettonico definito e sviluppare reiterazioni. I programmi del Cirad sopradescritti sono utilizzati nella modellazione e simulazione di sistemi radicali (Jourdan et al., 1995). Tuttavia, dato che le radici non hanno la stessa struttura di nodi e internodi del tronco, i metameri delle radici sono definiti come unità di lunghezza elementari, cioè la minima lunghezza di radice osservata tra due ramificazioni successive. Come nel caso dei sistemi di ramificazione caulinari, le ramificazioni delle radici possono essere modellizzate tramite catene di Markov (Jourdan et al., 1995).

IV.4 - APPLICAZIONI IN SILVICOLTURA E AGRICOLTURA.

Dato che i modelli sviluppati dal Cirad hanno come principio lo sviluppo architettonico delle piante prese individualmente, la sua applicazione può permettere la valutazione della densità della popolazione ideale per ottenere misure determinate di

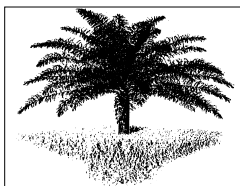


Figura 11. Simulazione dell'architettura aerea e sotterranea di una palma: *Elaeis guineensis* (immagine realizzata da C. Jourdan e H. Rey)

piante e gradi di variazione tra piante, o studiare la produzione di legno degli individui dopo trattamenti come il diradamento o la potatura (Reffye et al., 1997). Così, la conoscenza architettonica e la sequenza di differenziazione degli assi di ogni specie permette di simulare lo sviluppo delle piante influenzate da condizioni sotterrane di crescita (ad esempio, scarsa fertilità), o prevedere le risposte della popolazione a diversi fattori biotici ed abiotici in grado di modificare lo sviluppo degli individui.

Ulteriori sviluppi attualmente associati ad AMAP includono la modellazione e simulazione della crescita radiale degli individui, in modo da permettere di realizzare approssimazioni sull'allocatione dei carboidrati durante la crescita secondaria delle piante (Reffye et al., 1995, 1997; fig. 10). Ciò consente, ad esempio, di stimare la produzione di legno delle specie arboree. Questo modulo rende inoltre possibile l'analisi della stabilità strutturale degli alberi di diverse età e la resistenza del fusto alla flessione (Reffye et al., 1997).

Il carattere stocastico e dinamico del programma AMAP, ed il livello di dettaglio della simulazione che da questo deriva, permettono di prendere in considerazione il fatto che ogni individuo, all'interno di una popolazione, ha una sua storia di vita particolare e irripetibile e, pertanto, uno sviluppo diverso, in maggiore o minore misura dei suoi vicini. I vantaggi, rispetto ad altri modelli proposti in silvicoltura (vedere Houllier et al., 1991) sono maggiori nel caso dei sistemi forestali o agrofrestali seminaturali, nei quali le variazioni dello sviluppo tra individui di una stessa specie possono aumentare grazie alla presenza di fattori che, in generale, hanno poca importanza nella variabilità dei sistemi forestali tradizionali. Tra questi fattori, s'incontrano le variazioni genetiche e di età, così come la distribuzione irregolare degli individui nello spazio.

IV.5 - APPLICAZIONI PAESAGGISTICHE

Da quasi 20 anni, è stato sviluppato un pacchetto di software di raccolta d'immagini e di visualizzazione dei paesaggi. Questi programmi possono realizzare simulazioni di piante individuali o di gruppi di piante associate a edificazioni o topografie determinate. In questo senso, l'interfaccia di AMAP utilizzando programmi di disegno o di rilevazione, permette d'integrare le piante in un intorno e osservare l'insieme da diverse posizioni, essendo in pratica possibile "entrare" nel paesaggio come osservatore (Lecoustre et al., 1993). Questo insieme di programmi si appoggia su un simulatore di crescita che non considera l'ambiente e su di un vivaio virtuale di più di 400 specie di piante simulate. Dall'anno 2000, lo sviluppo, l'industrializzazione e la commercializzazione di questi programmi sono stati trasferiti alla società privata JMG- Graphics.

V - CONCLUSIONI

Lo studio dei modelli di crescita delle piante ha subito un progresso significativo negli ultimi anni. AMAP è un buon esempio delle potenzialità di questi modelli. Allo stato attuale, l'utilizzo di questi modelli è limitato solamente dalla capacità umana di ottenere l'informazione che li alimenta. Attualmente, la maggior parte di questa informazione si trova nelle piante stesse. Questo ci dimostra l'importanza degli studi pluri-disciplinari e l'interesse di conservare una relazione forte tra i risultati delle investigazioni accademiche e le applicazioni concrete.

Traduzione: Narya Rodriguez
Adattamento: Alessandro Pestalozza

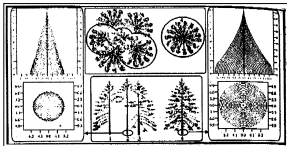


Figura 12. Simulazione col programma AMAP della crescita simultanea di diversi *Picea abies* in una piantagione del nord della Francia. Vista dal di sopra (centro fila superiore) e vista di profilo (centro fila inferiore) degli alberi. Gli alberi 1 e 3 crescono al bordo della piantagione e presentano una caduta naturale dei rami nei lati verso la popolazione. L'albero 2 cresce nel centro della popolazione ed è circondato da altri alberi. L'albero 4 cresce senza competizione. L'effetto della competizione sulla crescita radicale degli alberi è rappresentato sotto, in un taglio trasversale del fusto mentre i profili degli anelli sono rappresentati sopra, a sinistra e a destra (da Reffye et al., 1997a).