

Principi di modellizzazione della crescita e dello sviluppo di specie arboree

Gianni Bellocchi, Claudia Maestrini

Riassunto

I modelli per la simulazione di piante e colture di interesse agrario hanno raggiunto un notevole grado di sviluppo nell'ambito delle specie erbacee a ciclo annuale o biennale. Per specie di questo tipo sono disponibili adeguati strumenti di previsione delle produzioni e di studio dell'impatto ambientale del *management* colturale, validamente impiegati in numerose applicazioni. Molti dei concetti su cui si basa la loro modellizzazione non sono però facilmente trasferibili alle specie legnose, le cui caratteristiche fisiologiche e morfologiche presentano una complessità assai superiore. Nel presente lavoro vengono illustrati i principali determinanti della crescita e dello sviluppo delle specie arboree e gli approcci alla modellizzazione, con particolare attenzione alla interazione tra i processi fisiologici e la morfologia vegetale. I concetti illustrati abbracciano diverse scale di modelli, dal tessuto all'intera pianta sino al frutteto. Sebbene molti dei contributi riportati provengano da studi condotti su specie legnose di interesse forestale, i concetti considerati possono essere adeguatamente trasferiti anche alle piante da frutto. Il presente lavoro, lungi dal considerarsi esaustivo, va inteso come un contributo per ulteriori approfondimenti volti a colmare il *gap* attualmente esistente con i risultati già ottenuti nell'ambito delle coltivazioni erbacee.

Parole chiave: albero, biomassa, crescita, modellizzazione, sviluppo.

Summary

PRINCIPLES FOR MODELLING GROWTH AND DEVELOPMENT OF WOODY SPECIES

Plant/crop simulation models have been extensively developed for a wide range of annual and biennial species. Adequate predictive and aid-decision tools in the perspective of production and environmental impact are already available and widely applied for a variety of herbaceous crops, whereas a scientific gap is presently standing for woody crops. The modelling of herbaceous species is well established, but basic principles are often unsuitable for woody species, because the physiology and morphology of woody plants is more complex than those of herbaceous species. The most important processes governing tree growth and development are hereby illustrated, as they can be integrated in simulation models. Close attention was paid to the attempts aimed to integrate physiological and morphological models. The concepts here dealt with encompass models at different scale, ranging from tissues to individual trees and orchards. Whether a large part of contributions come from studies carried out on forestry trees, the same issues can be viewed as being suitable for approaching fruit trees as well. This paper is not intended as being exhaustive of the topic, but as a supportive contribution for further attempts to woody crop modelling.

Key words: biomass, modelling, growth, tree.

Introduzione

Negli ultimi decenni si è assistito a una rapida ed estesa evoluzione dei concetti e dei metodi di modellizzazione della crescita e dello sviluppo delle specie vegetali di interesse agrario, in particolare di natura erbacea (Stöckle, 1989; Donatelli, 1995; Plentiger e Penning de Vries, 1997; Donatelli et al., 1999). Le dinamiche della crescita vegetale e della produttività

sono state descritte attraverso tecniche di simulazione mentre pochi sono stati i modelli sviluppati per le coltivazioni arboree.

Per le specie erbacee, per lo più annuali, viene convenientemente assunta come unità biologica la stagione di crescita, che inizia dalla messa a dimora del seme o ricorrendo a un'altra struttura riproduttiva e procede nel tempo con conseguenti cambiamenti nelle dimensioni e nella architettura della pianta. Nella stagione successiva

si ripete un ciclo pressoché simile e così via. Per le piante legnose, il cui sviluppo progredisce con continuità da una stagione alla successiva, è necessario invece il ricorso ad approcci differenti per la modellizzazione. La fase di crescita vegetativa di una pianta erbacea nata da seme inizia con la formazione delle prime foglie. Tale fase può essere modellizzata attraverso tre elementi chiave: i) il tasso di crescita fogliare (con cui si lega l'incremento di peso all'area fogliare, a sua volta considerata una misura del dispositivo fotosintetico); ii) indici che legano l'incremento in peso alla formazione delle strutture (come, per esempio, gli organi di riserva); iii) il peso secco della pianta. Il carattere perenne e la dimensione delle piante arboree rendono le tecniche classiche di analisi della crescita vegetale estremamente difficoltose. Concetti come "area fogliare unitaria", "area fogliare specifica", ecc. possono ancora essere applicati alla crescita arborea, ma indici aggiuntivi debbono necessariamente essere considerati. Ad esempio, il concetto di "area fogliare specifica", espresso come rapporto tra area fogliare e peso secco della biomassa aerea della pianta perde parzialmente di significato quando applicato agli alberi, per i quali gli incrementi annui non dipendono solo dall'attività fotosintetica corrente ma anche dalla ri-mobilizzazione delle riserve accumulate negli anni precedenti. In questi casi, generalmente, l'area fogliare corrente incide in misura ridotta rispetto agli eventi passati sull'incremento dimensionale della pianta e sulla formazione delle strutture. Alle piante arboree può essere applicato l'"indice di area legnosa" (WAI) come parametro integrativo dell'"indice di area fogliare" (LAI), comunemente applicato alle piante erbacee.

La modalità più semplice di modellizzazione del ciclo vegetativo di una pianta arborea è il bilancio di massa (basato su una appropriata relazione tra area fogliare e luce intercettata) con cui, essenzialmente, si seguono le trasformazioni del carbonio e di altri elementi durante un singolo ciclo. La teoria della crescita arborea a cui si fa generalmente riferimento è quella descritta da Thornley (1972), basata sulla suddivisione della pianta arborea in compartimenti di cui si seguono i flussi in ingresso e in uscita di carbonio, acqua e nutrienti. Ulteriori progressi a partire da questa teoria generale sono stati fatti nel senso di meglio definire la distribuzione del fogliame e delle ramificazioni, il trasloco dei fotosintetati e la conversione del carbonio in sostanza secca (Lakso et al., 1989; Ford et al., 1990; Ford e Kiestler, 1990; Lakso e Johnson, 1990; Buwalda, 1991; Lakso e Denning, 1996). Le piante arboree si prestano allo sviluppo di modelli di simulazione basati sulla crescita potenziale di specifici organi, molto utili per uno studio dettagliato della ripartizione delle risorse. I modelli basati sui bilanci di massa, tuttavia, incorporano solo parzialmente i processi fisiologici e anatomici che determinano la crescita di singole strutture e non tengono conto delle numerose interazioni che inevitabilmente si verificano.

Nelle zone temperate le piante arboree raggiungono la capacità di riprodursi sessualmente una volta trascorsa una fase giovanile. Pur potendo variare nelle modalità la crescita riproduttiva avviene comunemente secondo la sequenza: iniziazione dei primordi fiorali-fioritura-impollinazione-fecondazione-crescita dell'embrione-sviluppo dei frutti. Il processo riproduttivo costituisce un periodo critico per l'intero ciclo di crescita ma i tentativi di modellizzazione al riguardo sono scarsi.

Gli sforzi volti alla modellizzazione della crescita di

specie legnose si sono spesso arrestati di fronte alle notevoli difficoltà incontrate nel tentare di estendere a colture arboree gli approcci tradizionalmente usati per le colture erbacee seminate a fila. Anche se molte specie decidue come il pesco, il melo e il pero offrono il vantaggio di iniziare in maniera pressoché sincrona la stagione di crescita con la ripresa vegetativa primaverile una volta superate certe soglie ambientali, un numero più ampio di variabili, come la cultivar, il portainnesto, la spaziatura delle piante, il sistema di potatura, ecc. va preso in considerazione in aggiunta alle variabili comunemente incluse nei modelli delle colture erbacee. Va sottolineato inoltre come, nei frutteti, i rilievi vengano spesso eseguiti su un numero ridotto di piante che difficilmente assicurano uniformità di composizione genetica. La limitata disponibilità e la scarsa qualità dei dati sperimentali dipendono essenzialmente dalla difficoltà a realizzare esperimenti replicati e dalla necessità di disporre gli alberi a distanze adeguate. In studi di simulazione errori di questo tipo si propagano fino ad assumere una incidenza notevole, in considerazione anche dei cicli di simulazione necessariamente più lunghi che nelle specie erbacee (Gerritsma, 1995).

Di seguito vengono descritti i contributi prodotti da numerosi Autori nella modellizzazione delle principali componenti della crescita e dello sviluppo delle specie arboree. Nel lavoro sono stati integrati concetti eterogenei, relativi a specie perenni anche molto differenti (ad esempio conifere e piante da frutto) ma che offrono, nel loro insieme, materia di riflessione utile per ulteriori progressi nella modellizzazione o per eventuali applicazioni specifiche.

Intercettazione della radiazione solare

La produzione di sostanza secca da parte delle colture è direttamente proporzionale alla quantità di luce intercettata (Monteith, 1977), secondo relazioni lineari (Fig. 1). Idealmente, le piante di un frutteto dovrebbero intercettare il 60-70% della radiazione solare al fine di massimizzare le produzioni (Warner, 1997). Sebbene la produttività dei frutteti sia largamente riconducibile alla

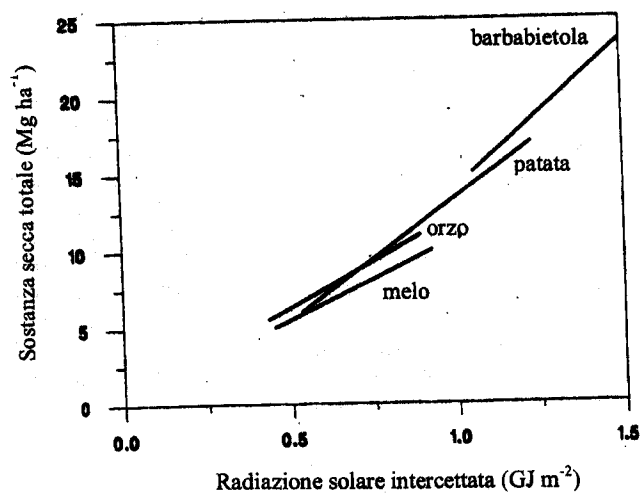


Figura 1 - Sostanza secca totale prodotta da una coltura come funzione della radiazione solare totale accumulata (Monteith, 1977).

Figure 1 - Total dry matter produced by a crop as a function of total cumulative intercepted radiation (Monteith, 1977).

luce captata (Middleton e Jackson, 1989), nelle piante arboree la ripartizione della sostanza secca viene a dipendere anche dalla distribuzione della luce all'interno della chioma vegetale. Vari modelli sono stati proposti per la stima della quantità di luce intercettata e, in funzione di questa, della produttività. I più recenti includono la trasmissione della luce attraverso la chioma e studiano gli effetti della forma degli alberi (rettangolare, ellittica, triangolare) e della spaziatura delle piante sulla intercettazione luminosa (Jackson e Palmer, 1979; Norman e Welles, 1983; McPearson e Rowntree, 1988; Gijzen e Goudriaan, 1989; Koop, 1989; van Kraalingen et al., 1989; Wagenmakers, 1991; Bartelink, 1993; Knevel, 1993). Modelli di questo tipo richiedono tuttavia informazioni molto dettagliate sulla forma della chioma e sulla disposizione delle foglie tanto che risulta difficile una loro applicazione a piante disposte in filari. Un modello appropriato per frutteti disposti a fila è stato proposto da Jackson (1980), basato sulla differenza tra la luce disponibile e una frazione che attraversa le piante dipendente dall'indice di area fogliare e da un coefficiente di estinzione. Su basi simili si ispira il modello recentemente proposto da Brisson et al. (1999b).

Per chiome uniformi si può adottare un approccio di carattere generale (Spitters, 1986), per cui la frazione intercettata della radiazione totale (f) viene stimata per mezzo di una legge di Lambert-Beer:

$$f = 1 - e^{-k \cdot LAI} \quad (1)$$

dove k è il coefficiente di estinzione della chioma. La frazione intercettata può essere ulteriormente suddivisa in una frazione riflessa (f_r) e una assorbita (f_a):

$$f_r = \alpha \cdot f \quad (2)$$

$$f_a = (1 - \alpha) \cdot f \quad (3)$$

essendo α il coefficiente di albedo della chioma. Da qui risulta che la quantità di luce intercettata (Q_i) dalla chioma è data da:

$$Q_i = Q_v - Q_r \quad (4)$$

dove Q_v è la radiazione incidente.

Attualmente la ricerca è orientata nel senso di meglio dettagliare l'assorbimento luminoso nell'ambito di chiome eterogenee. Questa problematica comprende, oltre ai frutteti disposti in filare, anche le colture erbacee seminate a fila (Rähring et al., 1999). È da tenere conto tuttavia della specificità dei frutteti, in cui la produttività viene governata da due principi diversi. Nei primi anni di vita del frutteto intercettazione luminosa e produttività sono influenzate principalmente dalla densità di impianto e solo in misura minore dalle modalità di allevamento. Nei frutteti maturi, invece, sistemi di allevamento analoghi in termini di intercettazione luminosa tendono a dare produzioni simili e viceversa (ad esempio, i sistemi a V sono in linea di massima più produttivi dei sistemi in verticale).

Sviluppo dell'area fogliare

Lo sviluppo dell'area fogliare è più importante dell'efficienza di uso della luce nella modellizzazione della crescita e della produzione delle colture (van Delden e

Kropff, 1999). In assenza di stress ambientali (es., carenza idrica), nelle specie arboree tale sviluppo dipende in misura notevole dalle unità termiche accumulate o gradi-giorno (dd). Johnson e Lakso (1985) hanno proposto per il melo un modello semplificato della produzione di sostanza secca in cui l'incremento giornaliero di area fogliare per germoglio ($m^2 d^{-1}$) è calcolato come:

$$LA_{incr} = 0.00008 \cdot dd \quad (5)$$

usando una temperatura di base di 4 °C. Tale approccio non rende tuttavia conto in maniera adeguata dei fattori che presiedono alla cessazione della crescita dei germogli. Informazioni al riguardo sono state derivate dalla distribuzione delle lunghezze dei germogli e delle aree fogliari al termine della stagione e assumendo un tasso di crescita costante dei germogli. Gli stessi Autori (Lakso e Johnson, 1990) hanno individuato una "frazione della stagione di crescita" (FSC) come funzione dei gradi-giorno. Usando come *input* il numero totale di germogli in crescita (n), l'incremento giornaliero dell'area fogliare per pianta ($LA_{incr} p^{-1}$) risulta pertanto:

$$LA_{incr} p^{-1} = LA_{incr} \cdot n \cdot FSC \quad (6)$$

L'incremento giornaliero, rapportato all'area assegnata a ciascuna pianta, fornisce l'indice di area fogliare unitario, a sua volta utile per il calcolo della fotosintesi. Il modello proposto si presta ad applicazioni su chiome continue, a cui possono essere ricondotti i frutteti ad alta densità di impianto. Per frutteti a file distanziate possono essere introdotti errori significativi poiché consistenti frazioni della luce disponibile ricadono negli inter-filari. Il modello, basando il calcolo del LAI sull'area mediamente assegnata a ciascuna pianta, porta a una sotto-stima dell'area fogliare utile alla captazione della luce se applicato a chiome discontinue perché non tiene conto dell'intercettazione in parallelo tipica delle piante disposte in filare. Per chiome discontinue Jackson e Palmer (1979) hanno proposto la separazione della luce giornaliera in due componenti: la frazione che raggiunge direttamente il terreno senza passare attraverso la chioma e quella potenzialmente intercettabile dalle piante (in parte assorbita dalla chioma e in parte trasmessa al suolo). Solo la seconda frazione (F_{max}) costituisce l'*input* per il calcolo della fotosintesi e può essere impiegata (Lakso, 1992) per aggiustare il LAI del frutteto (LAI_{orch}) in un LAI effettivo (LAI'):

$$LAI' = \frac{LAI_{orch}}{F_{max}} \quad (7)$$

F_{max} varia tra 0.2 (frutteto giovane) e 1 (chioma continua). L'aggiustamento per chiome discontinue porta quindi a un incremento dell'indice di area fogliare.

Nel modello OPSIM (Oil Palm Simulator) di van Kraalingen et al. (1989) il LAI è derivato dal peso delle foglie (W_f) e dall'area fogliare specifica (SLA):

$$LAI = SLA(t) \cdot W_f \quad (8)$$

SLA(t) suggerisce l'adozione di valori diversi di questo parametro per tempi (t) diversi nel corso della stagione di crescita. In effetti più fattori fanno variare tale parametro. Su piante sempreverdi si registrano valori diversi tra foglie di nuova formazione e foglie prece-

dentemente formate. Baldwin et al. (1997) hanno identificato su pino la seguente relazione:

$$SLA = a \cdot RelDep^b \cdot Age^c \quad (10)$$

dove a , b e c sono coefficienti empirici che variano a seconda dell'età delle foglie, $RelDep$ è la profondità interna alla chioma in rapporto alla lunghezza della chioma stessa, Age è l'età in anni della pianta.

Il modello proposto da Ben Mimoun (1997) per il pesco non è stato sviluppato a livello di pianta o di frutteto ma a livello di germogli. In questo caso lo sviluppo dell'area fogliare totale LA (m^2) viene computato giornalmente come:

$$LA = WS_s \cdot r_1 \cdot SLA \quad (11)$$

dove WS_s denota il peso secco (g) della parte strutturale dei germogli, r_1 è la proporzione di foglie nel peso secco strutturale dei germogli ($r_1 = 0.7$ per la cultivar "Suncrest") e SLA ($m^2 g^{-1}$) è l'area fogliare specifica relativa alla parte strutturale delle foglie. La parte strutturale comprende gli assimilati accumulati per la crescita, distinta dalle riserve. Queste ultime corrispondono al livello analitico degli zuccheri solubili e dell'amido.

Crescita dell'apparato radicale

Per descrivere la crescita e la produzione delle radici sono stati sviluppati modelli molto diversi, con approcci sia empirici sia meccanicistici (Santantonio, 1990). Tra questi due estremi si collocano i modelli di tipo fenomenologico, correntemente impiegati. Modelli molto complessi sono quelli rappresentativi dell'architettura radicale, utili a studiare le interazioni suolo-radici e l'assorbimento radicale (Pagès, 1999). Generalmente si impiegano equazioni di tipo allometrico (che stimano cioè la massa di un organo vegetale in funzione della massa di un altro organo) per correlare la massa radicale (W_r) a quella dei germogli (W_s):

$$W_r = a \cdot W_s^b \quad (12)$$

o, in forma logaritmica:

$$\log W_r = \log a + b \cdot \log W_s \quad (13)$$

dove a e b sono costanti empiriche.

Relazioni allometriche possono essere usate anche per correlare pesi e dimensioni. Su piante arboree sono state individuate relazioni del tipo:

$$\log W_r = \log a + b \cdot \log(d \cdot h) \quad (14)$$

essendo d il diametro medio della pianta e h l'altezza. Queste equazioni sono state usate per stimare la biomassa radicale di molte specie arboree (Whittaker e Marks, 1975; Santantonio et al., 1977) nonché l'incremento di biomassa radicale dalla massa radicale stessa o dall'incremento del fusto (Yamakura et al., 1972). Le assunzioni associate all'uso di tali equazioni riguardano l'appropriatezza e la stabilità dei valori delle costanti empiriche per specie e siti diversi. Se b nelle equazioni è costante si mantiene un rapporto fisso nella crescita relativa di radici e germogli in assenza di mortalità. Questo

è un indice migliore del rapporto radici/germogli, che cambia continuamente con la dimensione della pianta (eccetto per $b=1$). Wallach et al. (1990) hanno invece suggerito una equazione logistica del peso radicale in funzione del tempo.

Modelli più dettagliati della crescita radicale sono stati sviluppati da fisiologi vegetali per piante e colture erbacee. Per queste risulta agevole considerare le radici come un unico compartimento senza distinzione tra radici fini (i.e., $\phi < 2$ mm) e radici grezze. Le radici fini sono invece un *sink* di carbonio molto importante nelle piante arboree delle zone temperate in termini sia di biomassa sia di produzione netta primaria (TNPP), come schematizzato in figura 2. Questi dati mostrano come la ripartizione del carbonio nelle radici fini possa eccedere di un fattore 10 la loro incidenza sulla biomassa totale mentre, al contrario, la ripartizione nelle radici grezze è generalmente inferiore alla loro incidenza sulla biomassa totale. L'ampio intervallo di variabilità è dovuta per lo più a differenze geografiche, di età e di struttura. La distribuzione della TNPP non è costante fra le componenti della pianta e la diversa produzione di radici fini rende difficile la sua previsione. Sono disponibili evidenze sperimentali secondo le quali le radici fini raggiungerebbero il peso massimo per unità di superficie in corrispondenza della chiusura della chioma (Karizumi, 1974; Vogt et al., 1987). Tuttavia, ampie differenze varietali si possono registrare nell'ambito della stessa specie (Stevens e Nicholas, 1994).

Effetto degli stress ambientali

Nel modellizzare la crescita vegetale in relazione all'ambiente vanno considerati due tipi di risposta della pianta alle condizioni ambientali (Kaufmann, 1990). I modelli devono riflettere sia le risposte delle piante alle condizioni prevalenti durante la stagione attiva sia le risposte a eventi episodici. In ciò è da tenere presente che in molti alberi da frutto le risposte fisiologiche (fotosintesi, traspirazione, efficienza di uso dell'acqua) possono essere strettamente dipendenti dal portainnesto usato (Rea et al., 1999a, b). La stagione fisiologicamente attiva delle piante arboree si estende oltre la stagione di crescita, classicamente ristretta al periodo di sviluppo dei germogli. In molte piante l'attività dei meristemi laterali, del cambio vascolare e del cambio subero-fellodermico determinano infatti accrescimenti secondari che comportano incrementi di circonferenza in germogli e radici.

Lo stress idrico riduce la crescita di tutti i tessuti vegetali, anche se gli effetti sulla crescita dei germogli sono i più visibili. La fotosintesi può essere ridotta dallo stress idrico anche oltre il termine di estensione dei ger-

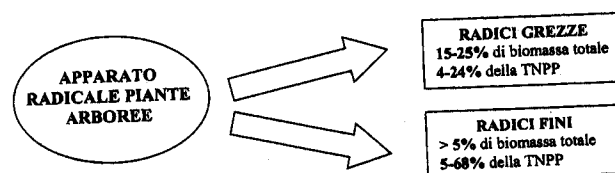


Figura 2 - Importanza relativa delle radici grezze e delle radici fini nell'apparato radicale delle specie arboree in zone temperate.

Figure 2 - Relative proportion of coarse and fine roots in the root system of woody species growing in temperate sites.

mogli, così da influenzare le riserve di carboidrati utili alla prima crescita nella stagione successiva. Anche la produzione di radici può essere limitata dalle carenze idriche di fine stagione così da influenzare la crescita della pianta alla ripresa vegetativa. Ripetuti periodi di siccità durante l'anno possono incrementare la domanda di carbonio al fine di sostituire le radici fini disseccate (Santantonio e Hermann, 1985). Durante periodi di intensa siccità la massa traspirante degli alberi risulta eccessiva in relazione al sistema radicale di assorbimento, con conseguente chiusura degli stomi, perdita di turgore, cessazione della crescita, morte di germogli e radici. Su vite la fotosintesi si riduce quando il potenziale fogliare raggiunge -5 bar e si annulla tra -12 e -15 bar. Su olivo si avvertono i primi effetti negativi a -16 bar e si ha il blocco a -50 bar.

La crescita delle piante viene influenzata dall'interazione tra la disponibilità di acqua e quella degli elementi nutritivi. L'applicazione di fertilizzanti può accrescere lo stress idrico per l'alterazione repentina che determina sull'equilibrio ionico del terreno, con conseguente maggiore suscettibilità degli alberi alla siccità dovuta alla riduzione del rapporto radici/germogli.

L'approccio fenomenologico è apparso il più idoneo a incorporare gli stress nei modelli della crescita annuale delle piante arboree. Benché di natura empirica, questi modelli (Tab. 1) includono funzioni semplificate delle più note risposte fisiologiche.

Anche su piante da frutto (es., pesco) le relazioni fra stress idrico e sviluppo di germogli e radici sono state studiate, usando approcci morfologici semplificati (Steimberg et al., 1990) o formalizzazioni più analitiche (Hipps et al., 1995).

Di interesse primario su piante da frutto è lo studio delle implicazioni che situazioni di stress hanno sul livello delle produzioni. Per quanto riguarda gli stress di natura termica, abbassamenti repentini di temperatura alla ripresa vegetativa possono distruggere le gemme e le strutture fiorali e possono causare la rapida abscissione dei frutticini. Indici termici sono stati ideati per scopi applicativi, nel senso di stabilire l'opportunità di ricorrere a interventi protettivi (Powell e Himelrick, 2000). Relativamente agli effetti sulla produzione legati alla carenza idrica si segnala qui la relazione lineare individuata su vite da Stevens et al. (1995) tra la crescita dei frutti e alcuni indici dello stress idrico.

Sviluppo e crescita delle piante

Nelle specie vegetali a ciclo annuale la temporalità degli eventi fenologici che caratterizzano la stagione dello sviluppo e della crescita viene scandita assumendo come origine la semina o la germinazione. Una variabilità superiore circa la data di inizio si ha invece per le piante perenni (Heide, 1993; Wielgolaski, 1999), in cui si registrano differenze anche notevoli tra cultivar, ecotipi e singoli individui, età degli alberi, latitudini. Le "migliori" date di inizio sono pertanto difficili da determinare sul piano fisiologico tanto che può accadere che si faccia riferimento convenzionalmente al 1° gennaio (Menzel, 1997). Spesso la determinazione della data di inizio viene fatta su base statistica, ad esempio in Wielgolaski (1999), i cui risultati (Tab. 2) sottolineano come, nella generalità dei casi, alle fasi più precoci corrisponda la più precoce "migliore" data di inizio. Alla stima della data di inizio è collegata la determinazione della temperatura minima affinché si abbiano una nuova crescita e un nuovo sviluppo (temperatura di base). Per le piante legnose si considerano appropriati valori di temperatura di base pari a $5-6$ °C (Murray et al., 1989; Hunter e Lechowicz, 1992; Kellomäki et al., 1995), seppure una letteratura più recente (Chen, 1997; Menzel, 1997) rimandi a valori più alti, soprattutto per specie originarie delle zone più calde. Sebbene siano stati proposti modelli per la previsione del momento di rottura delle gemme (Erez et al., 1990), per molte colture questo aspetto rappresenta tuttora un fattore critico.

Crescita vegetativa e riproduttiva possono avvenire simultaneamente nelle piante perenni (Grossman e DeJong, 1995b). La competizione tra i due tipi di crescita si basa sulla ripartizione delle risorse tra organi vegetativi e organi riproduttivi (Wardlaw, 1990; Farrar, 1993). Lo sviluppo dei frutti sopprime la crescita vegetativa in melo (Quinlan e Preston, 1971), pesco (Miller e Walsh, 1988), ciliegio (Kappel, 1991) e betulla (Tuomi et al., 1982) mentre è la crescita vegetativa a sopprimere quella dei frutti in lampone (Waister e Wright, 1989). La domanda di risorse da parte degli organi vegetativi e riproduttivi dipende dal numero e dal tipo di organi, dal potenziale di crescita, dalle richieste di mantenimento e da fattori ambientali (DeJong e Grossman, 1992; Farrar, 1993; Grossman e DeJong, 1995a).

La crescita vegetativa della parte aerea di piante legnose consiste nella estensione dei germogli e nell'in-

Tabella 1 - Modelli per la stima di stress ambientali su piante arboree.

Table 1 - Models for estimating environmental stresses on woody plants.

Modello	Fonte	Descrizione
<i>Drought Index for Southern Pines</i>	Zahner e Grier (1990)	Considera le condizioni ambientali medie su scala mensile. Fa uso della lunghezza e dell'intensità dei periodi aridi e umidi durante la stagione di crescita per calcolare lo scarto mensile o annuale della crescita radiale da condizioni medie di lungo periodo.
<i>Simple Whole Tree</i>	Ford e Kiester (1990)	Include componenti fenologiche e morfologiche che descrivono una condizione media di riferimento per valutare effetti episodici sulla crescita.
<i>Ecophys</i>	Isebrands et al. (1990)	Valuta l'impatto di stress multipli sulla crescita del pioppo, a partire da condizioni ottimali di irrigazione e fertilizzazione e per confronto con condizioni di sub-ottimalità.
<i>Canopy layer</i>	Caldwell et al. (1986)	Diretto ai processi di scambio gassoso nell'ambito di un ampio intervallo di condizioni climatiche.

Tabella 2 - Date medie che hanno fornito la più alta correlazione (r), per diverse date di inizio, fra temperature giornaliere e, rispettivamente, rottura della prima gemma fogliare e prima fioritura (Wielgolaski, 1999).

Table 2 - Mean dates giving the highest correlation coefficients (r), for different starting dates, between 24-hourly temperatures and, respectively, first leaf bud break and first flowering (Wielgolaski, 1999).

Piante	Alla rottura della gemma fogliare			Alla fioritura		
	"migliore" data di inizio	data della rottura della prima gemma fogliare	r	"migliore" data di inizio	data della prima fioritura	r
<i>Corylus avellana</i>				12.02	05.04	0.79
<i>Salix caprea</i>				01.02	22.04	0.66
<i>Betula pubescens</i>	01.04	03.05	0.77			
<i>Fraxinus excelsior</i>	21.04	23.05	0.78			
<i>Prunus padus</i>	01.03	03.05	0.56	12.04	22.05	0.83
<i>Sorbus aucuparia</i>	03.04	29.04	0.54	03.04	06.06	0.69
<i>Syringa vulgaris</i>	01.04	10.05	0.64	01.04	06.06	0.64
Susino 'Victoria'	01.04	13.05	0.61	01.04	24.05	0.60
Pero 'Moltke'	03.04	09.05	0.59	03.04	25.05	0.76
Melo 'Gravenstein'	01.04	08.05	0.61	01.04	30.05	0.76
Lampone 'Preussen'	27.05	25.07	0.56	01.04	13.06	0.54
Ribes 'Red Dutch'	06.05	23.07	0.67	03.04	18.05	0.60

cremento in peso di germogli, foglie e strutture legnose (tronco, branche e rami). Molti studi si sono limitati a considerare solo l'estensione dei germogli (Westwood, 1978) anche se rami, branche e tronco possono incrementare il proprio peso e la propria circonferenza oltre il termine della crescita vegetativa (Miller e Walsh, 1988; Kappel, 1991). Lakso e Johnson (1990) hanno individuato proprio nella stima della superficie legnosa della pianta un momento critico per la determinazione della respirazione che si svolge a livello delle strutture legnose. Nelle esperienze condotte da Grossman e DeJong (1995b) su pesco le principali fasi della crescita posteriori alla fioritura e relative all'estensione dei germogli e all'incremento in peso di germogli, foglie e tronco sono state interpretate in termini di accumulazione delle unità termiche (Tab. 3). In Grossman e DeJong (1994) sono riportate equazioni esponenziali per la stima della crescita potenziale dei frutti e delle componenti vegetative (foglie, germogli, branche e tronco) in base alle unità termiche accumulate. Per il pesco sono note (Zalom et al., 1983; DeJong e Goudriaan, 1989a) temperature critiche di 7 e 35 °C.

Anche lo sviluppo dei frutti può essere espresso in termini di unità termiche, sebbene i modelli proposti siano estremamente sensibili alla temperatura di base adottata. Come segnalato da Marra et al. (1998), diversi Autori hanno applicato con successo modelli non lineari per la previsione delle unità termiche necessarie all'apertura delle gemme fiorali su specie arboree decidue.

Ripartizione degli assimilati

Non esiste una teoria univoca per spiegare il meccanismo di redistribuzione della sostanza secca fra i diversi organi della pianta (Marcelis, 1996). Un importante contributo allo studio delle relazioni *source-sink* e dei meccanismi di regolazione della ripartizione del carbonio in piante di pesco è stato dato da Pavel e DeJong (1993a). Le foglie sono ovviamente il *source* di riferimento perché presiedono alla produzione degli assimilati. Una foglia in crescita tuttavia può rappresentare anche un *sink* perché importa assimilati da altri organi. All'interno di una pianta gli organi riproduttivi (ad esempio i frutti) competono per gli assimi-

Tabella 3 - Valori di accumulazione termica (dd) per l'estensione dei germogli e l'incremento in peso di germogli, foglie e tronco determinati su pesco: temperatura di base=7 °C, temperatura di soglia=35 °C (Grossman e DeJong, 1995b).

Table 3 - Heat unit requirements (dd) for shoot extension and weight increase of shoots, leaves and trunk detected on peach: base temperature=7 °C, cutoff temperature=35 °C (Grossman and DeJong, 1995b).

Fasi della crescita vegetativa	dd
Estensione germogli	
Apertura gemme vegetative	50
Inizio fase esponenziale estensione germogli	200
Inizio estensione lineare germogli	500
Inizio estensione asintotica germogli	1500
Fine estensione germogli	3000
Peso secco germogli	
Inizio fase esponenziale	200
Inizio estensione lineare	500
Inizio estensione asintotica	2000
Fine estensione	3000
Peso secco foglie	
Inizio fase esponenziale	200
Inizio estensione lineare	500
Inizio estensione asintotica	1000
Fine estensione	3000
Peso secco tronco	
Inizio fase esponenziale	200
Inizio estensione lineare	600-700
Inizio estensione asintotica	2500
Fine estensione	3000

lati l'uno con l'altro e con gli organi vegetativi (DeJong et al., 1987). I frutti rappresentano forti *sink* e la loro capacità di competizione può essere modificata con la pratica del diradamento, che porta a un incremento del rapporto foglie/frutti e del diametro dei frutti. La competitività dei frutti per l'acquisizione degli assimilati dipende dalla dimensione, dal momento di inizio del processo di accumulo rispetto ad altri *sink*, dalla posizione e dalla distanza dal *source* (Engels e Marschner, 1986).

In molte piante da frutto formazione e differenziazione a fiore delle gemme avvengono nel corso dell'an-

no precedente alla fruttificazione. La differenziazione avviene durante la stagione di crescita dei frutti nelle pomacee e alla fine o dopo questo periodo nelle drupacee (Feucht, 1982). Il diradamento all'antesi o anche successivamente porta a frutti di maggiori dimensioni sia in pesco sia in melo (Quinlan e Preston, 1968) e questo dimostra come in tale periodo la crescita dei frutti sia in effetti limitata dal *source*.

L'influenza del clima sulla produzione è spesso ignorata nei modelli, benché la sua importanza sia ben nota (Lakso, 1994). In effetti è dimostrata la positiva relazione fra luce intercettata e produzione di biomassa (Monteith, 1994). Un modello per la produzione potenziale di melo basato su variabili meteorologiche è stato sviluppato da Wagenmakers (1996) assumendo un effetto positivo della temperatura sulla fotosintesi fino a 28 °C.

I modelli per la previsione della produzione utilizzano normalmente numero e diametro dei frutti. Mitchell (1986) ha proposto per il melo una funzione allometrica che correla il peso (W) al diametro (D) dei frutti:

$$W = a \cdot D^b \quad (15)$$

La funzione è stata validata da Welte (1990) che ha proposto la derivazione del diametro dal tempo. Lo stesso Autore ha anche individuato una relazione stretta tra la crescita dei frutti e la temperatura, specialmente nei primi 50 giorni dopo la comparsa dei boccioli fiorali, mentre è emersa una influenza significativa della durata del giorno nel periodo finale della crescita. Una funzione di Mitscherlich è stata derivata da Winter (1969) per stimare il diametro dei frutti dalla temperatura (x):

$$D = a + b \cdot (1 - e^{-c \cdot x})^n \quad (16)$$

con a: diametro del bocciolo; a+b: massimo diametro possibile; c, n: parametri associati alla cultivar e alla località. La funzione è stata riarrangiata da Welte (1990) sulla base della durata del giorno.

In Testolin e Costa (1992) la massa dei frutti (M) di actinidia è stimata a partire dalla densità di gemme nella chioma (BD) tramite una equazione esponenziale del tipo:

$$M = a + b \cdot e^{(c \cdot BD)} \quad (17)$$

essendo a, b e c coefficienti empirici.

Gucci et al. (1995) hanno ottenuto su melo risposte soddisfacenti correlando diametro e peso dei frutti (y) al numero di giorni dopo la fioritura (x) mediante una funzione sigmoideale del tipo:

$$y = a \cdot e^{(b \cdot e^{-cx})} \quad (18)$$

dove a, b e c sono coefficienti empirici.

Una curva logistica di altro tipo è stata individuata su pesco da Génard e Souty (1996) per correlare il peso dei frutti al numero di giorni posteriori alla fioritura e introdotta con successo in un modello per la stima della produzione zuccherina dei frutti. Come è noto infatti molte componenti della qualità (colore, consistenza, composizione) sono correlate con la crescita dei frutti (Génard et al., 1991; Pavel e DeJong, 1993b; Pavel e DeJong, 1995).

Di recente, la modellizzazione è stata orientata verso obiettivi di previsione della variabilità interna agli alberi. Alcuni Autori hanno tentato di interpretare la variabilità osservata usando approcci stocastici (Hall e Gandar, 1996) o considerando i fattori che maggiormente determinano l'intensità del *sink* dei frutti, come il numero dei semi (o una misura del successo dell'impollinazione) su kiwi (Doyle et al., 1989; Lescourret et al., 1998b). Tuttavia, in questi approcci non vengono considerati la parte vegetativa della pianta e l'effetto della intercettazione luminosa sullo sviluppo dei frutti e, di conseguenza, mancano le basi per testare l'impatto delle tecniche di gestione (impalcatura, ombreggiamento, ecc.). D'altro lato, i modelli che hanno espressamente incluso l'effetto della intercettazione luminosa sulla allocazione del carbonio in piante decidue (Buwalda, 1991; Grossman e DeJong, 1994) fanno riferimento a gruppi di organi (frutti, foglie, germogli, radici, ecc.) e non tengono conto della variabilità all'interno degli alberi. Per superare tali limitazioni è richiesto di operare su un livello di organizzazione più basso del singolo albero. I germogli fruttiferi sono sub-unità di riferimento per comprendere la variabilità interna, come nel modello di Lescourret et al. (1998a) per il pesco, utile ad analizzare la crescita dei frutti tra diversi germogli sotto diverse condizioni (esempio in Fig. 3, da Génard et al., 1998). Il modello tiene conto delle evidenze di Pavel e DeJong (1993b), per cui gli organi riproduttivi sono fotosinteticamente attivi e possono contribuire al proprio bilancio carbonioso. In particolare, il tasso fotosintetico dei frutti, P_f ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), aumenta proporzionalmente alla densità di flusso luminoso, PPFD ($\mu\text{mol fotoni m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), durante l'intero periodo di crescita dei frutti. L'andamento del processo è adeguatamente interpretato da una equazione monomolecolare:

$$P_f = \alpha \cdot (1 - e^{-\beta \cdot \text{PPFD}}) \quad (19)$$

I tassi fotosintetici dei frutti decrescono progressivamente con la riduzione della concentrazione di clorofilla, per cui α può essere espresso come una funzione decrescente al crescere del peso dei frutti (Lescourret et al., 1998a), mentre β è un parametro empirico. L'equazione completa della crescita potenziale dei frutti (ΔP_f^{pot}), formulata in funzione dei gradi-giorno (dd) è, nella sua forma differenziale:

$$\Delta P_f^{\text{pot}} = \text{RGR}_f^{\text{ini}} \cdot W_f \cdot \left(1 - \frac{W_f}{W_f^{\text{max}}}\right) \cdot f(\text{dd}) \quad (20)$$

dove $\text{RGR}_f^{\text{ini}}$ (dd^{-1}) è il tasso di crescita relativo iniziale, W_f^{max} (g) è il limite massimo della componente logistica, $f(\text{dd})$ è un fattore (0-1) dipendente dai gradi-giorno che tiene conto dell'effetto del processo di maturazione sul declino del tasso di fotosintesi dei frutti. Il comportamento simulato di alcune variabili del modello al variare dei gradi-giorno è riportato in figura 4. Risalta in particolare il ruolo sull'entità dei raccolti delle componenti di riserva, che agiscono come *sink* per la fotosintesi.

Management culturale: effetti della potatura

La potatura degli alberi da frutto è una operazione critica nel *management* dei frutteti in vista di produzioni elevate e di qualità. Differenze nell'abilità e nella cura dei singoli potatori possono essere tali da ripercuotersi

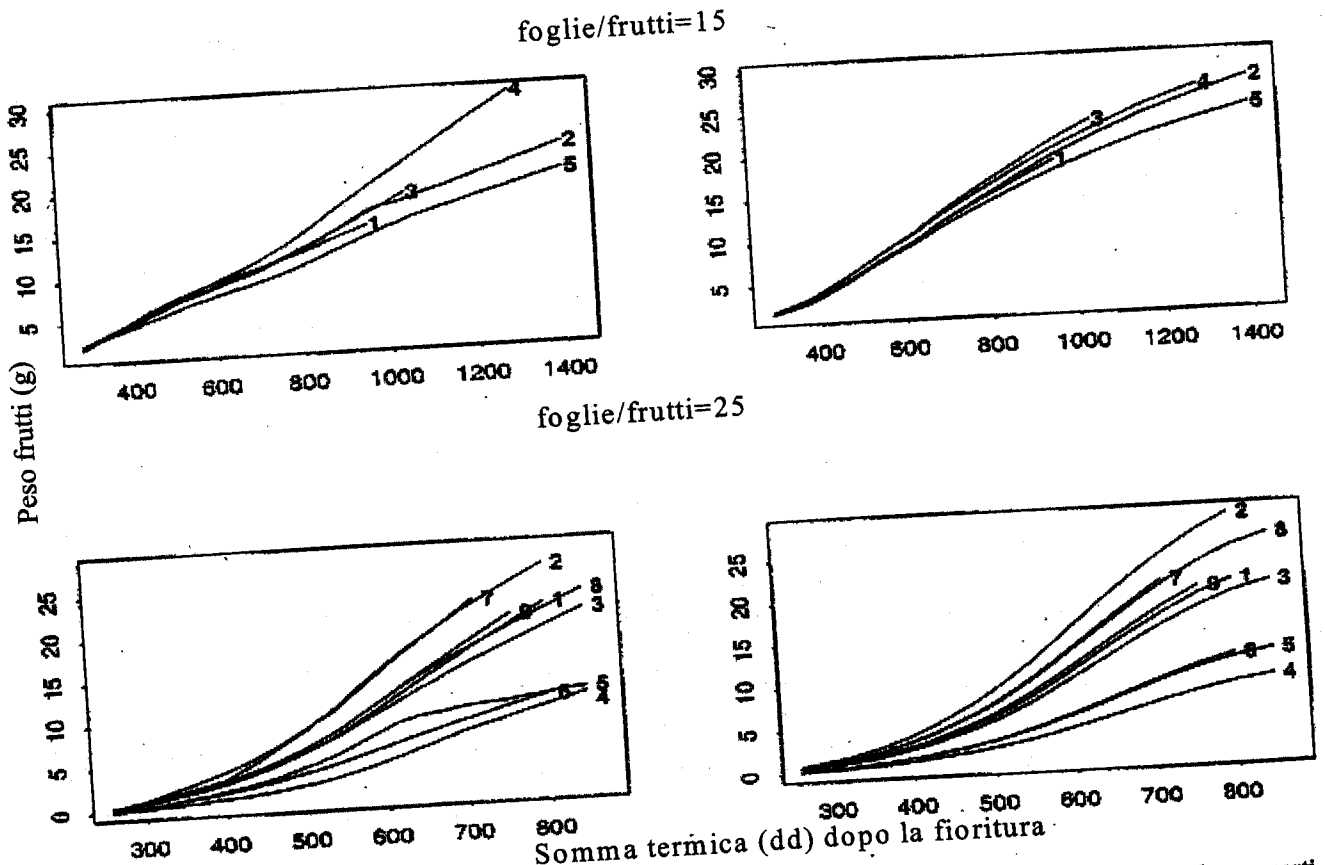


Figura 3 - Curve di crescita dei frutti (osservate a sinistra, simulate a destra) su diversi germogli fruttiferi di pesco per due rapporti foglie/frutti (cultivar Suncrest in alto, cultivar Alexandra in basso).

Figure 3 - Observed (left side) and simulated (right side) fruit growth curves from various fruit-bearing shoots of peach under two leaf/fruit ratios (cultivar Suncrest on top, cultivar Alexandra on bottom).

notevolmente sui raccolti. La potatura rappresenta pertanto anche un momento cruciale nel processo di modellizzazione delle piante da frutto. Le pratiche di potatura del fogliame possono essere introdotte in un modello definendo un decremento temporale del LAI a partire da un valore massimo (van Kraalingen et al., 1989). In assenza di potatura la relazione tra area fogliare e tempo è di tipo saturante, essendo il livello di saturazione una funzione della durata e del tasso di crescita delle foglie.

Le pratiche di potatura includono anche l'operazione di orientamento delle branche. Il complesso degli effetti della potatura può essere adeguatamente compreso semplificando la modellizzazione della crescita vegetale ad alcune regole fondamentali. Nei modelli semplificati di Atkins et al. (1996) viene seguita l'estensione dei germogli a partire dalle gemme vegetative. La rottura della dormienza e la differenziazione delle gemme sono una funzione della distanza dalla cima della branca e dalla sua angolazione rispetto alla verticale. La massima crescita potenziale di una gemma è definita in funzione della sua altezza nella pianta e del diametro della branca e aggiustata per l'angolo dalla verticale, la distanza della branca dalla cima, l'età della branca e l'angolo radiale. Il ripiegamento delle branche è interpretato in base a principi fisici e a regole statistiche di distribuzione dei frutti. Carico e distribuzione dei frutti possono essere modificati dalla pratica di diradamento. Nei modelli sviluppati da Testolin e Costa (1990, 1992)

su actinidia l'intensità della potatura invernale rientra tra le variabili che influenzano la produzione e la distribuzione dimensionale dei frutti.

Relazioni tra sviluppo morfologico della pianta e processi fisiologici

La morfologia, insieme alla fenologia, definisce il comportamento delle piante perché ne influenza le modalità di relazione con l'ambiente. Pertanto, i modelli della fisiologia debbono necessariamente essere anche modelli morfologici e fenologici (Kiestler, 1990), seppure in molti modelli espressamente eco-fisiologici (Thorpe et al., 1978 per la fotosintesi; Tyree, 1989 per il flusso idrico nelle piante; Mooney et al., 1991 per processi multipli) siano stati ignorati gli aspetti più prettamente strutturali. La morfologia aerea e radicale riflette il bisogno funzionale della pianta di ottenere luce, acqua e nutrienti in quantità bilanciata. I processi fisiologici fondamentali (intercettazione della radiazione solare, fotosintesi, respirazione, allocazione del carbonio fissato e conseguenti cambiamenti di massa fogliare e dimensioni dell'albero) andrebbero quindi affrontati entro il contesto della struttura dell'albero. Proprio la mancanza di relazioni tra il funzionamento della pianta e la sua struttura è stata individuata come una forte limitazione per molti modelli eco-fisiologici in recenti convegni internazionali organizzati a Helsinki nel 1996, a Parigi

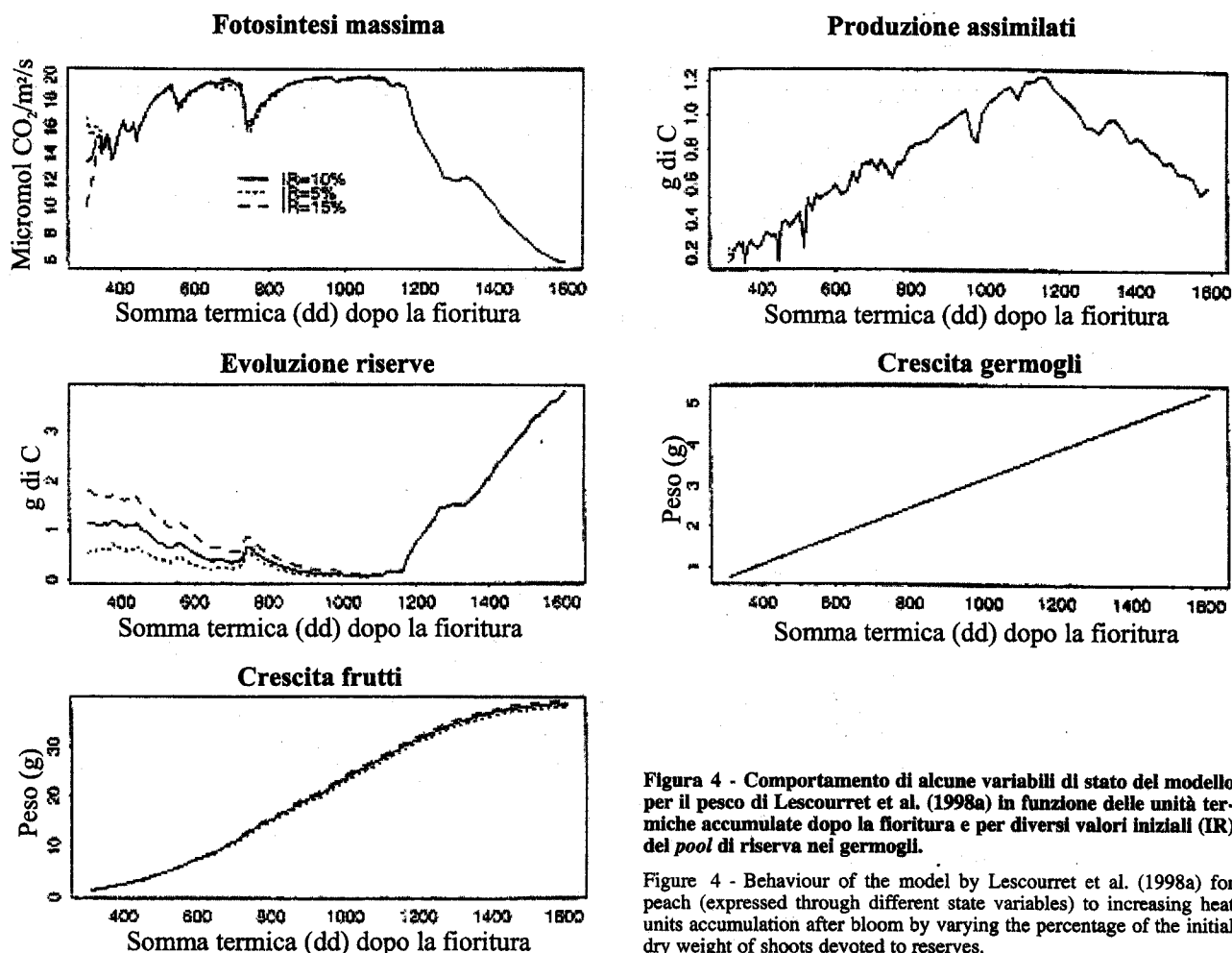


Figura 4 - Comportamento di alcune variabili di stato del modello per il pesco di Lescourret et al. (1998a) in funzione delle unità termiche accumulate dopo la fioritura e per diversi valori iniziali (IR) del pool di riserva nei germogli.

Figure 4 - Behaviour of the model by Lescourret et al. (1998a) for peach (expressed through different state variables) to increasing heat units accumulation after bloom by varying the percentage of the initial dry weight of shoots devoted to reserves.

nel 1997 e a Clermont-Ferrand nel 1998 (Andrieu, 1999; de Reffye et al., 1999).

Normalmente nelle relazioni matematiche si mantiene costante la proporzione tra parti di piante (per esempio tra foglie e radici) mentre l'albero cresce e mentre cambia l'allocazione del carbonio tra i diversi stadi di sviluppo della pianta e in risposta a modificazioni ambientali. I progressi che si sono avuti nella tecnologia grafica hanno offerto nuovi metodi per descrivere realisticamente la topologia e la geometria delle piante sulla base di regole di morfogenesi. Tuttavia, le teorie dei frattali e dei sistemi L (Lindenmayer, 1968; Oppenheimer, 1986; de Reffye et al., 1989; Le Dizès et al., 1996; Lewis, 1999; Prusinkiewicz, 1999) che sostengono questa "botanica virtuale" hanno portato in passato alla creazione di modelli privi di consistenti basi fisiologiche. Modelli stocastici per lo sviluppo dell'architettura aerea sono stati inizialmente sviluppati su caffè (de Reffye, 1981) e successivamente applicati a piante legnose di zone temperate (de Reffye et al., 1990, 1991, 1995; Costes et al., 1992; de Reffye e Houllier, 1997). Con questa metodologia la modellizzazione dell'edificazione della pianta è ricondotta a tre eventi basilari: impostazione dei metameri (nodo, internodo, foglia e gemme ascellari), entrata in attività delle gemme ascellari, morte dei meristemi. Il processo che porta alla crescita e alla morte dei meristemi definisce la "unità di crescita", all'interno della quale si forma un certo numero di metameri secondo una distribuzione di Poisson.

Una sintesi adeguata tra struttura e fisiologia è stata ottenuta con i cosiddetti "modelli misti" (Ford et al., 1990; Isebrands et al., 1990; Fournier e Andrieu, 1998; Werneck et al., 1999a; b), che contemplano espressamente aspetti sia fisiologici sia strutturali. L'integrazione dei due approcci, unitamente all'impiego di tecniche di visualizzazione tridimensionale, permette una interpretazione adeguata di come la pianta cresce e si posiziona entro uno spazio fisico determinato. Interessante al riguardo è il contributo di Godin et al. (1999).

Sviluppo della chioma. Il completamento della chioma vegetale è la risultante di specifici processi morfo-fisiologici che dipendono dalla crescita di rami e foglie entro uno spazio tri-dimensionale limitato. La chioma tende a espandersi in zone illuminate non adeguatamente sfruttate mentre la sua crescita è inibita nelle zone dove la luce è già sfruttata. Il bilanciamento tra i due opposti *feed-back* determina la massa totale di foglie. Il principio dei *feed-back* in serie si ritrova nei modelli proposti da Bassow et al. (1990) e McMurtrie e Wolf (1990).

La forma della chioma determina l'intercettazione della radiazione solare. Una spiegazione complessiva di come l'architettura delle piante influenzi il regime radiativo entro le chiome vegetali è stata offerta da Ross (1981). La penetrazione della luce attraverso le chiome dipende sia dalla distribuzione delle foglie, che può essere regolare (distribuzione uniforme), casuale (distri-

buzione di Poisson) o per gruppi (distribuzione binomiale negativa), sia dal loro angolo di inclinazione rispetto alla verticale e all'azimuth. La distribuzione spaziale di foglie e frutti determina un variabilità interna alle singole piante che si traduce in effetti quanti-qualitativi sulla produzione (Marini e Trout, 1984; Smith e Curtis, 1992). Età e stadio di sviluppo delle foglie sono importanti determinanti di molti processi morfo-fisiologici e possono essere messi in relazione con lo sviluppo e con la fotosintesi dell'intera pianta mediante, ad esempio, "l'indice di plastocrone" (Horsley e Gottschalk, 1993), cioè il tasso di comparsa di nuove foglie. Per l'integrazione tra modelli radiativi e modelli strutturali si può fare riferimento a Chelle e Andrieu (1999).

Movimento dell'acqua nella pianta. Anche la modellizzazione dell'acqua nelle piante implica considerazioni strutturali oltreché funzionali. A livello macroscopico interessano altezza e diametro del tronco, forma della chioma, profondità radicale. A livello microscopico acquistano importanza diametro e lunghezza delle tracheidi e tipo, numero, dimensione e disposizione delle connessioni inter-tracheali. L'integrazione tra scale macro- e microscopiche richiede lo sviluppo di modelli a livello di tessuto, utili da un lato a determinare il contesto delle dinamiche cellulari e dall'altro a fornire i dettagli per la modellizzazione dell'intero albero. Haskins e Ford (1990) hanno discusso i risultati del confronto tra l'equazione di Hagen-Poiseuille e un'equazione logistica per la modellizzazione del flusso xilematico nelle conifere. Tuttavia, morfologia e anatomia dello xilema differiscono sensibilmente tra conifere e latifoglie, per cui è richiesto anche lo sviluppo di modelli diversi.

Il flusso idrico lungo il sistema suolo-pianta-atmosfera è legato al gradiente del potenziale idrico e alla disponibilità di acqua nel suolo e nelle parti di riserva della pianta. La resistenza al flusso nel tronco può essere modellizzata in base alla legge di Ohm, correlando le variazioni in diametro del tronco al potenziale idrico (Landsberg et al., 1976 per il melo; Cohen et al., 1983 per il limone; Moreshet et al., 1996 per il cotone; Cohen et al., 1999 per il mandarlo, il limone e il pesco; Doltra et al., 1999 per il melo; Oncins et al., 1999 per il pesco). Le leggi del flusso idrico accoppiate a modelli di sviluppo strutturale del sistema radicale danno i cosiddetti "modelli idraulici" (de Reffye et al., 1999; Doussan et al., 1999).

La modellizzazione della conduttanza idrica della chioma può essere fatta in funzione di variabili ambientali (Stewart, 1988), con importanti ricadute applicative nella gestione irrigua. La stima dell'evapotraspirazione effettiva (ET) si ottiene comunemente moltiplicando l'evapotraspirazione di una coltura di riferimento (ET_0) per un coefficiente colturale (k_c). Quest'ultimo è un parametro estremamente variabile, dipendente dal grado di copertura del suolo e dalle caratteristiche colturali, elementi entrambi difficilmente quantificabili. Su colture arboree può risultare inadeguata l'applicazione degli standard FAO laddove non esistano evidenze sperimentali. Orgaz e Fereres (1997), per esempio, riportano per l'olivo valori di k_c di 0.45-0.75 in diverse località, ben al di sotto dei comuni valori di riferimento, dell'ordine di 1-1.2 (Doorembos e Pruitt, 1977). Xiloyannis et al. (1997) indicano per l'albicocco valori da 0.3 (inizio germogliamento) a 1 (completamento chioma).

Allocazione delle risorse nella pianta. Anche l'allocazione delle risorse all'interno della pianta implica aspetti associati alle caratteristiche strutturali degli albe-

ri. I "coefficienti di ripartizione" sono comunemente impiegati per distribuire a ciascun organo una quota della crescita totale. Il principio della allocazione bilanciata a diversi organi è stato impiegato per massimizzare il tasso di crescita relativo (Mäkelä e Sievänen, 1987) e per seguire le dinamiche della crescita riproduttiva (Vincent e Pulliam, 1980), i rapporti germogli/radici (Iwasa e Roughgarden, 1984), la forma della chioma (Iwasa et al., 1984) e la crescita in altezza (Mäkelä, 1985). Mäkelä (1990) ha ideato un modello per la previsione del tasso di crescita degli alberi (dW/dt) sulla base dei principi di allocazione del carbonio, di cui l'equazione fondamentale è la seguente:

$$dW = \lambda_i \cdot G - S_i \quad i=1, \dots, n \quad (21)$$

essendo λ_i i coefficienti di ripartizione ai vari organi, G il tasso di crescita totale, S_i il tasso di senescenza per i vari organi.

Assorbimento minerale. La morfologia della pianta va anche presa in considerazione nella previsione dell'acquisizione dei nutrienti. Sebbene tale processo sia principalmente assicurato dalle radici, gli alberi soddisfano alle loro esigenze nutritive anche attraverso altri meccanismi. Le foglie, oltre a costituire la via per l'ingresso della CO_2 , possono infatti assorbire anche altri gas o ioni nutritivi riducendo così la domanda da parte delle radici. Inoltre, gli alberi hanno sviluppato meccanismi per la conservazione degli elementi nutritivi come la restituzione ai tessuti legnosi, prima dello spoglio autunnale, di parte degli elementi già trasferiti alle foglie.

Il flusso di massa e la diffusione attraverso cui gli ioni passano alle radici sono processi spiegabili sostanzialmente con gli stessi modelli utilizzati per le piante erbacee (Grigal, 1990). Molti modelli per l'assorbimento dell'azoto fanno riferimento all'equazione di Epstein-Hagen (Wallach, 1990; Fishman, 1992; Loisel et al., 1992), in cui il tasso di assorbimento è espresso come prodotto tra la massa radicale totale e l'efficienza di assorbimento da parte delle radici. Peraltro, le piante non assorbono azoto oltre una data concentrazione anche se l'elemento è disponibile; è pertanto necessario prevedere un meccanismo di *feed-back* sul tasso di assorbimento. Questo meccanismo può essere modellizzato riducendo gradualmente fino a zero il tasso massimo di assorbimento dell'azoto. Un approccio di questo tipo interpreta la crescita vegetale in funzione della concentrazione di un dato nutriente nella pianta.

Su un criterio alternativo si basano le funzioni di assorbimento del fosforo introdotte da Matthews (1998) nel modello agro-forestale HyCAS (Matthews e Lawson, 1997) e derivate dall'approccio incluso nel modello per colture erbacee EPIC (Sharpley e Williams, 1990). La quantità totale di fosforo nella pianta è suddivisa in cinque comparti: foglie, fusti, radici grezze, radici fini e parte mobile. L'assunzione fondamentale del modello è quella per cui il tasso di assorbimento del fosforo è controllato sia dalla domanda della coltura che dalla capacità del sistema suolo/radici di fornire l'elemento. Approcci di tipo compartimentale interpretano l'assorbimento minerale come un risultato della crescita e non viceversa.

Una unificazione dei due approcci è stata proposta da Mankin e Fynn (1996), così formalizzata:

$$U_n = D_n \pm X_n \quad (22)$$

dove U_n e D_n sono, rispettivamente, l'assorbimento effettivo e la richiesta da parte della pianta, mentre X_n corrisponde a un consumo di lusso se positivo, a una mobilitazione delle riserve se negativo. L'introduzione di concetti come sostanza secca strutturale e non strutturale può guidare verso un ulteriore perfezionamento della teoria (Le Bot et al., 1998). La possibilità di utilizzare i modelli per guidare la fertilizzazione con l'obiettivo di mantenere una data concentrazione di elemento nutritivo nelle piante resta ancora un aspetto problematico poiché l'andamento climatico, la produttività nella stagione precedente e le pratiche colturali concorrono a influenzare questo parametro. Pertanto, gli approcci seguiti per tale finalità sono ancora di tipo eminentemente empirico, basati sulle asportazioni stagionali della coltura e sulle quantità disponibili del nutriente nel suolo (es., Tagliavini et al., 1995; Scudellari et al., 2000).

Dormienza. Aspetti morfologici sono associati anche all'uscita delle piante dalla dormienza. La rottura del riposo delle gemme dipende essenzialmente dall'esposizione prolungata a basse temperature (CU: *chilling unit*) sino a una soglia critica (CU_{crit}), dopodiché è richiesto l'accumulo di alte temperature (FU: *forcing unit*) sino a un valore critico (FU_{crit}) (Hänninen, 1987). I due valori di soglia sono geneticamente determinati e consentono, con l'aiuto di modelli, di valutare il rischio di danni da gelate in post-dormienza. In alcuni casi è nota anche l'influenza del foto-periodo nello stimolare l'uscita dalla dormienza (Worrall e Mergen, 1967). Al superamento di una soglia termica di 4.8-7.1 °C (Wilson et al., 1999) di temperatura del suolo per sette giorni consecutivi è legata l'uscita dalla dormienza di una particolare specie perennante come l'asparago (Cloughley et al., 1999). Molti modelli sono stati proposti per prevedere la data di completamento del riposo invernale e, di conseguenza, del momento di fioritura in piante decidue (Shaltout e Unrath, 1983; Fishman et al., 1987a, b). La loro valutazione è stata affrontata recentemente da Barba e de Melo e Abreu (1999).

I processi che sono stati descritti secondo l'approccio misto vengono di norma studiati singolarmente. Interessante appare l'approccio utilizzato nel modello COTONS (Jallas, 1998; Jallas et al., 1999), che integra molte caratteristiche morfo-fisiologiche per la simulazione di colture di cotone su base meccanicistica e che potrebbe essere esteso alle specie arboree. I sotto-modelli per l'intercettazione della luce e per la fotosintesi considerano la struttura della pianta singola o a livello colturale offrendo la base per un effettivo modello di popolazione, in alternativa al più comune approccio per "pianta media". Con l'introduzione di elementi stocastici COTONS può simulare la variabilità di campo di diversi *output* (pesi, numero di branche vegetative e fruttifere, numero e distribuzione dei boccioli, ecc.).

Considerazioni conclusive

La simulazione informatica offre strumenti complementari agli esperimenti di campo e di laboratorio nell'ambito della ricerca agronomica e si è sostanzialmente affermata dopo la fase di scetticismo che aveva fatto seguito ai primi sviluppi della modellistica nel settore

agrario. Molti aspetti legati a scelte tecniche e politiche in agricoltura richiedono l'uso di modelli per la simulazione di sistema. Il cambiamento climatico, l'agricoltura di precisione, l'inquinamento da fonti diffuse sono solo alcuni ambiti di ricerca che difficilmente possono essere affrontati senza il ricorso a sofisticati strumenti di simulazione.

Benché l'attuale livello di conoscenze in ambito modellistico offra significativi contributi alla comprensione di molti fenomeni, importanti *gap* scientifici attendono ancora di essere colmati (Stöckle, 1999) sia per quanto riguarda il livello conoscitivo di alcuni processi rilevanti (dinamiche dell'acqua e dei nutrienti nel terreno, interazioni tra colture e avversità, ecc.) sia per rispondere alle sfide dettate da applicazioni emergenti (effetti dell'incremento della concentrazione atmosferica di CO_2 , estrapolazioni territoriali di risultati puntuali, introduzione delle biotecnologie, ecc.).

Tra gli sforzi ancora da compiere resta quello di creare e testare modelli di sistema di tipo arboreo e agroforestale. Sebbene alcuni tentativi di modellizzazione appaiano interessanti, i lavori di convalida restano per lo più limitati a pochi casi in cui si è registrata una soddisfacente conformità tra valori stimati e valori misurati, mentre l'integrazione all'interno di strumenti per la simulazione di sistema resta da sviluppare. Questo passaggio è fondamentale per applicazioni su scala aziendale e territoriale (bacino, regione, ecc.). L'integrazione richiede uno sforzo comune in termini di professionalità nella costruzione e nell'aggiornamento dei modelli e nella diffusione dei risultati.

Si segnalano qui i tentativi di generalizzazione operati con il modello STICS (Brisson et al., 1999a), che appaiano tuttavia basati su regole eccessivamente semplificate per poter rispondere adeguatamente alle richieste scientifiche e applicative emergenti. Inoltre è da evidenziare come le ultime versioni del modello CropSyst (Stöckle e Nelson, 2001), originariamente sviluppato per colture erbacee di pieno campo e colture pratensi e tra i più diffusi per studi di sistema, prevedano anche la possibilità di simulare la vite, sebbene le convalide sperimentali restino ancora da fare. Importanti contributi sono infine pervenuti dalle ricerche condotte sulla modellizzazione di specie arboree impiegate nelle *short rotation forestry*, che hanno prodotto una serie di modelli a carattere meccanicistico (BIOMASS, McMurtie et al., 1994; PROMOD, Battaglia e Sands, 1997; 3-PG, Landsberg e Waring, 1997; WIGO, Tharakan et al., 2000).

L'eterogeneità di approcci alla modellizzazione che ha contraddistinto lo sviluppo dei modelli negli anni scorsi va superata con l'adozione di standard comuni (definizione delle variabili e delle unità di misura, formato degli *input* e degli *output*, ecc.). Tra i più recenti sviluppi della modellistica è da segnalare l'ampia diffusione che hanno avuto i modelli definiti come *generic crop simulator* (come, ad esempio, CropSyst), ideati per simulare colture diverse a partire da un *set* comune di parametri. Questa potrebbe essere la linea guida per la formulazione e l'implementazione di modelli meccanicistici delle colture arboree, da accompagnare con una documentazione adeguata (descrizione delle funzioni, calibrations e convalide sperimentali, limitazioni nell'uso) e assicurando la qualità, la trasparenza e la distribuzione del *software*.

Bibliografia

- Andrieu B. 1999. Editorial. *Agronomie*, 19, 161.
- Atkins T.A., O'Hagan R.O., Rogers W.J., Pearson M.W., Cameron E.A. 1996. Virtual reality in horticultural education: pruning simulated fruit trees in a virtual environment. *Acta Hort.*, 416:243-245.
- Baldwin V.C. Jr., Peterson K.D., Burkhat H.E., Amateis R.L., Dougherty P.M. 1997. Equations for estimating loblolly pine branch and foliage weight and surface area distributions. *Can. J. For. Res.*, 27:918-927.
- Barba N.W.G., Melo e Abreu J.P. de 1999. Modelling dormancy release and bud burst of peach trees under mild winter temperatures. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 43-44.
- Bartelink H.H. 1993. FORFLUX: a spatial model of light interception by forest canopies. Department of Forestry, Wageningen Agricultural University. 36 p.
- Bassow S.L., Ford E.D., Kiester A.R. 1990. A critique of carbon-based tree growth models. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. Process modeling of forest growth responses to environmental stress. Timber Press, Portland, 50-57.
- Battaglia M., Sands P. 1997. Modelling site productivity of *Eucalyptus globulus* in response to climatic and site factors. *Austr. J. Plant Physiol.*, 24:831-850.
- Ben Mimoun M. 1997. Vers la maîtrise de la variabilité des fruits au sein de l'arbre: étude et modélisation de la croissance des pêches (*Prunus persica*) à l'échelle du rameau. Thèse de Doctorat, INA PG. 98 p.
- Brisson N., Ruget F., Jeuffroy M.H., Dorel M., Gay J.P. 1999a. Evaluation of the genericity of the STICS model. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 53-54.
- Brisson N., Tournebize R., Sinoquet H. 1999b. A simple daily model of radiative transfers for row crops. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 55-56.
- Buwalda J.G. 1991. A mathematical model of carbon acquisition and utilization by kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines. *Ecol. Model.*, 57:43-64.
- Caldwell M.M., Meister, H.P., Tenhunen, J.D., Lange O.L. 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, 1:25-41.
- Chelle M., Andrieu B. 1999. Radiative models and architectural modelling. *Agronomie*, 19:225-240.
- Chen X. 1997. Relationships between plant phenology, temperature growing season and frost-free period in Taunus mountain area of Central Germany. Proc. 14th Int. Soc. Biometeorol. Congr., Lubljana, Slovenia, 161-168.
- Cloughley C.G., Wilson D.R., Jamienson P.D., Sinton S.M. 1999. Model of the growth physiology of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 159-160.
- Cohen M., Antón A., Archer P., Ameglio T., Cohen S., Moresehet S., Goldhamer D., Oncins A. 1999. Application of water potential model from trunk diameter fluctuations measurements in different fruit trees species. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 161-162.
- Cohen M., Fuchs M., Cohen S. 1983. Resistance to water uptake in a mature citrus tree. *J. Exp. Bot.*, 34, 451-460.
- Costes E., Reffye P. de, Lichou J., Guédon Y., Audubert A., Jay M. 1992. Stochastic modelling of apricot growth units and branching. *Acta Hort.*, 313:89-98.
- DeJong T.M., Doyle J.F., Day K.R. 1987. Seasonal patterns of reproductive and vegetative sink activity in early and late maturing peach (*Prunus persica*) cultivars. *Physiol. Plant.*, 71:83-88.
- DeJong T.M., Goudriaan J. 1989a. Modeling peach fruit growth and carbohydrate requirements: reevaluation of the double-sigmoid growth pattern. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 114:800-804.
- DeJong T.M., Grossman Y.L. 1992. Modelling the seasonal carbon economy of deciduous tree crops. *Acta Hort.*, 313:21-28.
- Delden A. van, Kropff M.J. 1999. Leaf area development is more important than light-use efficiency in modelling crop growth and production. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 117-118.
- Doltra J., Cohen M., Oncins J.A., Bonany J., Camps F. 1999. Modelling resistance to water flow in apple trees. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 June, Lleida, Spagna, 77-78.
- Donatelli M. 1995. Sistemi nella gestione integrata delle colture. Appunti dal corso "Systems in integrated crop management" (Campbell G.S., Stöckle C.O., Long G., Washington State University, 1992). Istituto Sperimentale Agronomico - MIRAAF, Modena.
- Donatelli M., Stöckle C.O., Villalobos F., Villar Mir J.M., editori. 1999. International Symposium Modelling Cropping Systems (Book of proceedings). European Society of Agronomy-Division Agroclimatologic and Agronomic Modelling, University of Lleida, 21-23 June, Lleida, Spagna. 303 p.
- Doorembos J., Pruitt W.O. 1977. Guidelines for predicting crop water requirements. FAO-ONU, Roma, Irr. and drain. Paper no. 24 (rev.), 144 p.
- Doussan C., Vercambre G., Pagès L. 1999. Water uptake by two contrasting root systems (maize, peach tree): results from a model of hydraulic architecture. *Agronomie*. 19:255-263.
- Doyle C.J., Moore W.B., Henzell R.F. 1989. Modelling the economic consequences of potential management changes in a mature kiwifruit orchard in New Zealand. *Agri Syst*, 31:321-347.
- Engels C., Marschner H. 1986. Allocation of photosynthate to individual tubers of *Solanum tuberosum* L. *J. Expt Bot.*, 37:1813-1822.
- Erez A., Fishman S., Linsley-Noakes G.C., Allan R. Th dynamic model for rest completion in peach buds. *Acta Hort.*, 276:165-174.
- Farrar J.F. 1993. Forum: Sink strength: what is it and how do we measure it? *Plant, Cell and Environment*, 16:101:1046.
- Feucht W. 1982. Das obstgehölz E. Ulmer, Stuttgart Germany, 114-168.
- Fishman S. 1992. A phenomenological model of nitrogen uptake and partitioning in plants for use in plant growth simulation. *Acta Hort.*, 313:65-71.
- Fishman S., Erez A., Couvillon G.A. 1987a. The temperature dependence of dormancy breaking in plants: mathematical analysis of a two-step model involving a cooperative transition. *J. Theor. Biol.*, 124:473-483.
- Fishman S., Erez A., Couvillon G.A. 1987b. The temperature dependence of dormancy breaking in plants: computer simulation of processes studied under controlled temperatures. *J. Theor Biol.*, 126:309-321.
- Ford E.D., Avery A., Ford R. 1990. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity, and the requirement structural support, on the export of carbon. *J. Theor Biol.*, 146:15-36.
- Ford D.E., Kiester A.R. 1990. Modeling the effects of plants on the processes of tree growth. In: Dixon R. Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. Proc

- modeling of forest growth responses to environmental stress. Timber Press, Portland, 124-141.
- Fournier C., Andrieu B. 1996. A 3D architectural and process-based model maize development. *Ann. Bot.*, 81:233-250.
- Génard M., Bruchou C., Souty M. 1991. Variabilité de la croissance et de la qualité chez la pêche (*Prunus persica* L. Batsch) et liaison entre croissance et qualité. *Agronomie*, 11:829-845.
- Génard M., Souty M. 1996. Modeling peach fruit sugar contents in relation to fruit growth. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 12:1122-1131.
- Gerritsma W. 1995. Physiological aspects of cocoa agronomy and its modelling. Final report. Wageningen Agricultural University. 129 p.
- Gijzen H., Goudriaan J. 1989. A flexible and explanatory model of light distribution and photosynthesis in row crops. *Agric. For. Meteorol.*, 48:1-20.
- Godin C., Guédon Y., Costes E. 1999. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid method. *Agronomie*, 19:163-184.
- Grigal D.F. 1990. Mechanistic modeling of nutrient acquisition by trees. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 113-123.
- Grossman Y.L., DeJong T.M. 1994. PEACH: A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiol.*, 14:329-345.
- Grossman Y.L., DeJong T.M. 1995a. Maximum fruit growth potential following resource limitation during peach growth. *Ann. Bot.*, 75:561-567.
- Grossman Y.L., DeJong T.M. 1995b. Maximum vegetative growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. *Ann. Bot.*, 76:473-482.
- Gucci R., Corelli Grappadelli L., Tustin S., Ravaglia G. 1995. The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of "Golden Delicious" apple. *Tree Physiol.*, 15:35-40.
- Hall A.J., Gandar P.W. 1996. Stochastic models for fruit growth. *Acta Hort.*, 416:113-119.
- Hänninen H. 1987. Effects of temperature on dormancy release in woody plants: implication of prevailing models. *Silva Fennica*, 21:279-299.
- Haskins J.L., Ford E.D. 1990. Flow through conifer xylem: modeling in the gap between spatial scales. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 58-63.
- Heide O.M. 1993. Daylength and thermal responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol. Plant.*, 88:531-540.
- Hipps N.A., Pagès L., Huguet J.G., Serra V. 1995. Influence of controlled water supply on shoot and root development of young peach trees. *Tree Physiol.*, 15:95-103.
- Horsley S.B., Gottschalk K.W. 1993. Leaf area net photosynthesis during development of *Prunus serotina* seedlings. *Tree Physiol.*, 12:55-69.
- Hunter A.F., Lechowicz M.J. 1992. Predicting the timing of budburst in temperate trees. *J. Appl. Ecol.*, 29:597-604.
- Isebrands J.G., Rauscher H.M., Crow T.R., Dickmann D.I. 1990. Whole-tree growth process model based on structural-functional relationship. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 96-112.
- Iwasa Y., Cohen D., Leon J.A. 1984. Tree height and crown shape, as results of competitive games. *J. Theor. Biol.*, 112:279-297.
- Iwasa Y., Roughgarden J. 1984. Shoot/root balance of plants: optimal growth of a system with many vegetative organs. *Theor. Pop. Biol.*, 25:78-105.
- Jackson J.E. 1980. Theory of light interception by orchards and a modelling approach to optimising orchard design. *Acta Hort.*, 114:69-79.
- Jackson J.E., Palmer J.W. 1979. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Ann. Bot.*, 44:381-383.
- Jallas E. 1998. Improved model-based decision support by modeling cotton variability and using evolutionary algorithms. PhD dissertation, M.S.U., Massachusetts.
- Jallas E., Cretenet M., Martin P., Turner S., Sequeira R. 1999. COTONS, a new approach in crop simulation models. *Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst.*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 55-56.
- Johnson R.S., Lakso A.N. 1985. Relationships between shoot length, leaf area, shoot weight and accumulated growing degree-days in apple shoots. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 110:586-590.
- Kappel F. 1991. Partitioning of above-ground dry matter in 'Lambert' sweet cherry trees with or without fruit. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 116:201-205.
- Karizumi N. 1974. Mechanisms and functions of tree root in process of forest production. II. Root biomass and distribution in stands. *Bulletin of Government Forest Research*, 11:599-605.
- Kaufmann M.R. 1990. Ecophysiological processes affecting tree growth: water relationships. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 64-78.
- Kellomäki S., Hänninen H., Kolström M. 1995. Computations of frost damage to Scots pine under climatic warming in boreal conditions. *Ecol. Appl.*, 5:42-52.
- Kiester A.R. 1990. Process modeling of tree and forest growth: current perspectives and future needs. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 416-422.
- Knevel M. 1993. Solitary trees: light interception and shade patterns. Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen Agricultural University.
- Koop H. 1989. Forest dynamics. *Silvistar: a comprehensive monitoring system*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kraalingen D.W.G. van, Breure C.J., Spitters C.J.T. 1989. Simulation of oil palm growth and yield. *Agric. For. Meteorol.*, 46:227-244.
- Lakso A.N. 1992. The simplified dry matter production model for apple estimation of canopy photosynthesis in discontinuous canopies. *Acta Hort.*, 313:45-51.
- Lakso A.N. 1994. Apple. In: Schaffer B., Andersen P.C. ed. *Handbook of environmental physiology of fruit crops*, Vol. I, CRC Press, Inc., 4-42.
- Lakso A.N., Denning S.S. 1996. Seasonal bioenergetic construction costs of apple fruits, leaves and shoots. *Acta Hort.*, 416:163-168.
- Lakso A.N., Johnson R.S. 1990. A simplified dry matter production model for apple using automatic programming simulation software. *Acta Hort.*, 276:141-147.
- Lakso A.N., Robinson T.L., Pool R.M. 1989. Canopy microclimate effects on pattern of fruiting and fruit development in apples and grapes. In: Wright C.J. ed. *Manipulation of fruiting*. Butterworths, London, 263-274.
- Landsberg J.J., Blanchard T.W., Warrit B. 1976. Studies on the movement of water through apple trees. *J. Exp. Bot.*, 27:579-596.
- Landsberg J.J., Waring R.H. 1997. A generalized model of

- forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. For. Ecol. Manage., 95:209-228.
- Le Bot J., Adamowicz S., Robin P. 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. Scientia Horticulturae, 74:47-82.
- Le Dizès S., Jacquet P., Cruiziat P. 1996. A knowledge-based system for representing structural function relationships of walnut. Acta Hort., 416:207-214.
- Lescourret F., Ben Mimoun M., Génard M. 1998a. A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level. I. Description and parameterization for peach. J. Agr., 9:173-188.
- Lescourret F., Habib R., Génard M., Agostini D., Chadoeuf J. 1998b. Pollination of fruit growth models for studying the management of kiwifruit orchards. 1. Models description. Agr. Syst., 56:67-79.
- Lewis P. 1999. Three-dimensional plant modelling for remote sensing simulation studies using the Botanical Plant Modelling System. Agronomie, 19: 185-210.
- Lindenmayer A. 1968. Mathematical models for cellular interaction in development, Parts I and II. J. Theor. Biol., 18:280-315.
- Loisel P., Habib R., Wallach D. 1992. Simulation study of the timing of nitrogen fertilisation for young fruit trees. Acta Hort., 313:81-88.
- Mäkela A. 1985. Differential games in evolutionary theory: height growth strategies of trees. J. Theor. Biol. 27:239-267.
- Mäkela A. 1990. Modeling structural-functional relationships in whole-tree growth: resource allocation. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. Process modeling of forest growth responses to environmental stress. Timber Press, Portland, 81-95.
- Mäkela A., Sievänen R. 1987. Comparison of two shoot-root partitioning models with respect to substrate utilization and functional balance. Ann. Bot., 59:129-140.
- Mankin K.R., Fynn R.P. 1996. Modeling individual nutrient uptake by plants: relating demand to microclimate. Agric. Syst., 56:67-79.
- Marcelis L.F.M. 1996. Simulation of biomass allocation in greenhouse crops - a review. Acta Hort., 328:49-67.
- Marini R.P., Trout J.R. 1984. Sampling procedures for minimizing the variation in peach fruit quality. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 109:361-364.
- Marra F.P., DeJong T.M., Johnson R.S., Inglese P. 1998. Relationship between thermal time and fruit development period for early, mid-season and late ripening peach (*Prunus persica* L. Batsch) fruit. Proc. of 5th International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management (disponibile al sito: http://ishs.ethz.ch/5th_symposium/posters.html#Marra).
- Matthews R.B. 1998. Modelling phosphorus dynamics of cassava-based agroforestry systems. Department of Natural Resources Management, Silsoe Cranfield University.
- Matthews R.B., Lawson G.J. 1997. Structure and applications of the HyCAS model. 3rd DFID (ODA) Agroforestry Modelling Workshop, 28-29 May, Edinburgh, 51-61.
- McMurtie R.E., Gholz H.L., Linder S., Gover S.T. 1994. Climatic factors controlling the productivity of pine stands: a model based analysis. Ecol. Bull., 43:173-188.
- McMurtrie R.M., Wolf L. 1990. Above- and below-ground growth of forest stands: a carbon budget model. Ann. Bot., 52:437-448.
- McPearson E.G., Rowntree R.A. 1988. Geometric solids for simulation of tree crowns. Landscape and urban planning, 15:79-83.
- Menzel A. 1997. Results of the observations in the international phenological gardens in Europe and possibilities of modelling phenological data. Proc. 14th Int. Soc. Biometeorol. Congr., Lubljana, Slovenia, 214-219.
- Middleton S.G., Jackson J.E. 1989. 'Solid Model' estimation of light interception by apple orchard systems. Acta Hort., 240:83-86.
- Miller A.N., Walsh C.S. 1988. Growth and seasonal partitioning of dry matter in eight-year-old 'Loring' peach trees. J. Am. Soc. Hort. Sci., 113:309-314.
- Mitchell P.D. 1986. Pear fruit growth and the use of diameter to estimate fruit volume and weight. Hortscience 21:1003-1005.
- Monteith J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Phil Trans. R. Soc. London Ser. B 281:277-294.
- Monteith J.L. 1994. Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. Agric. For. Meteorol 68:213-220.
- Mooney H.A. et al. 1991. Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego. 422 p.
- Moreshet S., Fuchs M., Cohen Y., Cohen S., Langensiepe M. 1996. Water transport characteristics of cotton affected by drip irrigation layout. Agron. J., 88:717-722.
- Murray M.B., Cannell M.G.R., Smith R.I. 1989. Date of budburst of fifteen species in Britain following climate warming. J. Appl. Ecol., 26:693-700.
- Norman J.M., Welles J.M. 1983. Radiative transfer in an array of canopies. Agron. J., 75:481-488.
- Oncins J.A., Cohen M., Doltra J., Anton A., Villar J.M. 1999. Modelling plant water uptake in mature peach tree. Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst., 21-23 Jun Lleida, Spagna, 107-108.
- Oppenheimer P. 1986. Real time design and animation of fractal plants and trees. Computer Graphics, 20:55-64.
- Orgaz F., Fereres E. 1997. riego. In: Barranco D., Fernandez Escobar R., Rallo L. ed. El cultivo del olivo. Mun. Prensa, Madrid, 251-272.
- Pagès L. 1999. Root system architecture: from its representation to the study of its elaboration. Agronomie, 19:253-304.
- Pavel E.W., DeJong T.M. 1993a. Source- and sink-limit growth periods of developing peach fruits indicated by relative growth rate analysis. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118:820-824.
- Pavel E.W., DeJong T.M. 1993b. Seasonal CO₂ exchange patterns of developing peach (*Prunus persica*) fruits: response to temperature, light and CO₂ concentration. Physiol. Plant., 88:322-330.
- Pavel E.W., DeJong T.M. 1995. Seasonal patterns of non-structural carbohydrates of apple (*Malus pumila* Mill.) fruits: relationships with relative growth rates and contributions to solute potential. J. Hort. Sci., 70:127-133.
- Plentiger M., Penning de Vries F.W.T. 1997. Rotational models for ecological farming. CAMASE/PE works report. Research Institute for Agrobiological and Soil Fertility (AB-DLO), The C.T. de Wit Graduate School Production Ecology, Wageningen, NL. 138 p.
- Powell A.A., Himelrick D.G. 2000. Critical temperatures for fruit plants. In: Powell A.A., Himelrick D.G. Principles of freeze protection for fruit crops. Alabama Cooperative Extension System - Alabama Fruit C (disponibile al sito: <http://www.aces.edu/departments/peaches/frzcritical.html>).
- Prusinkiewicz P. 1999. A look at the visual modelling of plants using L-systems. Agronomie, 19:211-224.
- Quinlan J.D., Preston A.P. 1968. Effects of thinning experiment with Cox's Orange Pippin apple. E. Malling Sta. Annu. Rpt., 1967:75-78.
- Quinlan J.D., Preston A.P. 1971. The influence of shoot

- petition in fruit retention and cropping of apple trees. *J. Hort. Sci.*, 46:525-534.
- Rahring M., Stutzel H., Alt C. 1999. A three-dimensional approach to modelling light interception in heterogeneous canopies. *Agron. J.*, 91:1024-1039.
- Rea E., Avanzato D., Preka P., Di Monte G. 1999a. Preliminary evaluation of *Prunus mume* as peach rootstock with respect to gas exchanges induced by grafting. *Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst.*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 233-234.
- Rea E., Avanzato D., Preka P., Pierandrei F. 1999b. Comparative observation of physiological and biometrics parameters on peach rootstocks. *Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst.*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 231-232.
- Reffye P. de 1981. Modè le mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta. *Café Cacao Thé*, XXV, 2:83-104, 4:219-230; XXVI, 2:77-96.
- Reffye P. de et al. 1989. Modelling plant growth and architecture. In: *Cell to cell signalling: experiments to theoretical models*. Academic Press, New York, 237-246.
- Reffye P. de, Blaise F., Chemouny S., Jaffuel S., Fourcaud T., Houllier F. 1999. Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of a cotton plants. *Agronomie*, 19, 265-280.
- Reffye P. de, Dinouard P., Barthélémy D. 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (*Ulmaceae*): la notion d'axe de référence. In: Edelin C. ed. *L'arbre. Biologie et développ.* Nat. Monsp. n° hs 1991, 251-266.
- Reffye P. de, Dinouard P., Jaeger M. 1990. Basic concepts of computer plant growth simulation. In: *Nicograph' 90*, Computer Graphics, Tokyo (Japan), Nov. 1990, 219-234.
- Reffye P. de, Houllier F. 1997. Modelling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Curr. Sci.*, 73:984-992.
- Reffye P. de, Houllier F., Blaise F., Barthélémy D., Dauzat J., Auclair D. 1995. A model simulating above- and below-ground tree architecture with agro-forestry applications. *Agrofor. Syst.*, 30:175-197.
- Ross J. 1981. The radiant regime and architecture of plant stands. Dr. W. Junk Publishers Dordrecht. 391 p.
- Santantonio D., Hermann R.H., Overton W.S. 1977. Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia*, 17:1-31.
- Santantonio D., Hermann R.H. 1985. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western oregon. *Annales de Sciences Forestières*, 42:113-142.
- Santantonio D. 1990. Modeling growth and production of tree roots. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 124-141.
- Scudellari D., Tagliavini M., Marangoni B., Rubbi L., Capucci V., Pelliconi F., Marani G. 2000. Frutteto, si può migliorare la concimazione azotata. *Agricoltura*, 2000:58-61.
- Shaltout A.D., Unrath C.R. 1983. Rest completion prediction model for «Starkrim son Delicious» apples. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108:957-961.
- Sharpley A.N., Williams J.R. 1990. EPIC - Erosion/productivity impact calculator: 1. Model documentation. U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin, 1768.
- Smith G.S., Curtis J.P. 1992. 3-dimensional computer graphics for spatial analysis of plant architecture and fruit quality. *Acta Hort.*, 313:61-64.
- Spitters C.J.T. 1986. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part II. Calculations of canopy photosynthesis. *Agric. For. Meteorol.*, 38:231-242.
- Steimberg S.L., Miller J.C., McFarland M.J. 1990. Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Austr. J. Plant Physiol.*, 17:23-36.
- Stevens R.M., Harvey G., Aspinall D. 1995. Grapevine growth of shoots and fruit linearly correlate with water stress indices based on root-weighted soil matric potential. *Aust. J. of Grape and Wine Res.*, 1:58-66.
- Stevens R.M., Nicholas P.R. 1994. Root length an mass densities of *Vitis vinifera* cv. Muscat gordo blanco and shiraz. *N.Z.J. of Crop and Hort. Sci.*, 22:381-385.
- Stewart J.B. 1988. Modelling surface conductance of pine forest. *Agric. For. Meteorol.*, 43:19-35.
- Stöckle C.O. 1989. Simulation models in agriculture: from cellular level to field scale. *Proc. Sum. Comp. Sim. Conf.*, 24-27 July, Austin, Texas.
- Stöckle C.O. 1999. Simulation of agricultural systems: the challenges ahead. *Proc. of International Symposium Modelling Cropping Systems*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 19-20.
- Stöckle C.O., Nelson R.L. 2001. Cropping systems simulation model - User's online manual. Biological Systems Engineering Dept., Washington State University, Pullman, WA (disponibile al sito: <http://www.bsyste.wsu.edu/cropsyst>).
- Tagliavini M., Scudellari D., Marangoni B., Toselli M. 2000. Nuovi aspetti della fertilizzazione azotata nel frutteto. *Riv. di Frutt.*, 3:37-44.
- Testolin R., Costa G. 1990. A kiwifruit crop simulation model based on the bud as reproductive unit. *Acta Hort.*, 276:239-246.
- Testolin R., Costa G. 1992. Modelling a kiwifruit orchard. *Acta Hort.*, 313:99-105.
- Tharakan P.J., Nowak C.A., Abrahamson L.P. 2000. Modeling growth and biomass production in willow plantations in the Northeastern and Mid-Atlantic United States. *Proc. Bioenergy 2000*, 15-19 October, New York, USA (disponibile al sito: <http://bioenergy.ornl.gov/papers/bioen00/tharakan.html>).
- Thornley J.H.M. 1972. A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. *Ann. Bot.*, 36:431-441.
- Thorpe M.R., Saugier B., Auger S., Berger A., Methy M. 1978. Photosynthesis and transpiration of an isolated tree: model and validation. *Plant, Cell and Environment*, 1:269-277.
- Tuomi J., Niemelä P., Mannila R. 1982. Resource allocation dwarf shoots of birch (*Betula pendula*): reproduction and leaf growth. *New Phytologist* 91:483-487.
- Tyree M.T. 1989. A dynamic model for water flow in a single tree. *Tree Physiol.*, 4:195-217.
- Vincent T.L., Pulliam H.R. 1980. Evolution of life history strategies for an asexual annual plant model. *Theor. Pop. Biol.*, 1:215-231.
- Vogt K.A., Vogt, D.J., Moore, E.E., Fatuga, B.A., Redlin, M.R., Edmonds R.L. 1987. Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests. *J. of Ecol.*, 75:857-870.
- Wagenmakers P.S. 1991. Simulation of light distribution in dense orchard systems. *Agric. For. Meteorol.*, 57:13-25.
- Wagenmakers P.S. 1996. Effects of light and temperature on potential apple production. *Acta Hort.*, 416:191-197.
- Waister P.D., Wright C.J. 1989. Dry matter partitioning in cane fruits. In: Wright C.J. ed. *Manipulation of fruiting*. London: Butterworths, 51-61.
- Wallach D., Loisel P., Goffinet B., Habib R. 1990. Modeling the time dependence of nitrogen uptake in young trees. *Agron. J.*, 82:1135-1140.

- Wardlaw I.F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *Tansley Review No. 27. New Physiologist*, 116:341-381.
- Warner G. 1997. How to balance light interception and distribution. *Good Fruit Grower*, 1 Feb (disponibile al sito: <http://www.goodfruit.com/archive/Feb1-97/special4.html>).
- Welte H.F. 1990. Forecasting harvest fruit size during the growing season. *Acta Hort.*, 276:275-282.
- Wernecke P., Buck-Sorlin G., Diepenbrock W. 1999a. Virtual canopies: combining ontogenesis with architectural models. *Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst.*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 123-124.
- Wernecke P., Muller J., Diepenbrock W. 1999b. Virtual canopies: approaches describing the radiation exchange. *Proc. 1st Int. Symp. Modell. Cropping Syst.*, 21-23 June, Lleida, Spagna, 125-126.
- Westwood M.N. 1978. *Temperate zone pomology*. New York: W.H. Freeman and Company.
- Whittaker R.H., Marks P.L. 1975. Methods of assessing terrestrial productivity. In: Lieth H., Whittaker R.H. ed. *Primary productivity of the biosphere*. Springer-Verlag, New York, 55-118.
- Wielgolaski F.-E. 1999. Starting dates and basic temperatures in phenological observations of plants. *J. Biometeorol.*, 42:158-168.
- Wilson D.R., Cloughley C.G., Sinton S.M. 1999. Model of the influence of temperature on the elongation rate of asparagus spear. *Acta Hort.*, 479:297-304.
- Winter F. 1969. Die "Behangdichtenmethode" ein Modell zur Analyse und Prognose von Kernobsterträgen. *Reihe Agrarstatistische Studien, Statistisches Amt der Europäischen Gemeinschaften*.
- Worrall J., Mergen F. 1967. Environmental and genetic control of dormancy in *Picea abies*. *Phys. Plant.*, 20:733-745.
- Xiloyannis C., Celano G., Dichio B., Nuzzo V., Montanaro G. 1997. Gestione delle risorse idriche e minerali nella fase della piena produzione dell'albicocco. *Riv. di Frutt.*, 7/8:41-46.
- Yamakura T., Saito H., Shidei T. 1972. Production and structure of under-ground part of Hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) stand. I. Estimation of root production by means of root analysis. *J. Japanese Forestry Society*, 54:118-125.
- Zahner R., Grier C.E. 1990. Concept for a model to assess the impact of climate on the growth of the southern pines. In: Dixon R.K., Meldahl R.S., Ruark G.A., Warren W.G. ed. *Process modeling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 383-392.
- Zalom F.G., Goodell P.B., Wilson L.T., Barnett W.W., Bentley W.J. 1983. Degree-days: the calculation and use of heat units in pest management. *Division of Agriculture and Natural Resources, University of California, Leaflet 21373, Berkeley*. 9 p.