

NOTA TECNICA

Estado del arte en modelación funcional-estructural de plantas

State of the art in functional-structural plant modeling

M. PAULINA FERNANDEZ QUIROGA

Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile, Av. Vicuña Mackenna 4860, Santiago, Chile. E-mail: pfernan@puc.cl

SUMMARY

The advances in trees and plants architecture and their physiology analysis, and on the other hand the advances in computer sciences, have permitted the development of 3D structural plant models. The basic modeling units are usually leaves internodes, buds and fruits or flowers. The state of the art is presented in this kind of models, as are also the functional-structural models that are integration between structural models and physiological ones. Some tools and concepts used in this kind of modeling, as L-Systems, automata celular, stochastic modeling, are also presented. The future trend will be a stronger development of these models, including variations due to environment and management, in order to support the decision taking.

Key words: functional-structural models, crown, L-Systems, fractal theory.

RESUMEN

Los avances en el análisis de la arquitectura o estructura de los árboles y plantas y su fisiología y, por otra parte, los avances en el área de la computación, han permitido desarrollar modelos estructurales tridimensionales del desarrollo de vegetales, usando generalmente como unidad mínima a modelar las hojas, internudos, yemas y frutos. Se presenta el estado del arte en este tipo de modelos, así como los modelos funcionales-estructurales, que integran modelos estructurales con modelos de procesos fisiológicos en la planta. Algunas herramientas usadas para este tipo de modelación, tales como Sistemas L, concepto de autómatas celulares, modelación estocástica, son presentadas. Se observa que la tendencia a futuro será desarrollar más este tipo de modelos integrados, incluyendo variaciones debido al ambiente y manejo, de manera de que apoyen la toma de decisiones.

Palabras clave: modelos estructurales, fisiológicos, funcionales-estructurales, Sistemas L, teoría de fractales.

INTRODUCCION

La modelación, en general, en los últimos años ha sufrido un vuelco, debido a la existencia de herramientas de mayor capacidad para poder modelar sistemas complejos. Estas herramientas van desde un sustento teórico más amplio, mejores algoritmos matemáticos para modelación y mayor capacidad de procesamiento de información debido a los avances de la computación. La biología, botánica y otras ciencias afines no han estado ajenas a esto, uniéndose a la tendencia mundial de manejar modelos más complejos que permitan

experimentar en "laboratorios virtuales" el desarrollo de los fenómenos en estudio.

Específicamente, en la modelación del crecimiento y desarrollo de plantas existen hoy dos corrientes básicas: Por un lado, en la última década ha existido un fuerte avance en la modelación estructural de plantas, entendiéndose por modelación estructural la determinación y modelación de las leyes fundamentales que comandan la formación de la estructura de una planta, su filotaxis, organogénesis, reacciones estructurales ante el ambiente, entre otros. Por otra parte, ha habido grandes avances en los modelos fisiológicos de

plantas (modelos de fotosíntesis, respiración, movimiento del agua al interior de la planta, fijación de carbono, entre otros). Dado que estos dos aspectos por sí solos no explican totalmente el funcionamiento de una planta, recientemente la unión de ambos tipos de modelos ha dado origen a los modelos *funcionales-estructurales* de plantas (*functional-structural plant models*).

La importancia de estos modelos radica en que permitirían crear “laboratorios virtuales” del comportamiento de las plantas, con una importante aplicación en estudios de fisiología, productividad, efectos del manejo y sitio sobre las mismas, efectos de la nutrición, entre otros. En el caso forestal, concretamente, el desarrollo de estos modelos permitiría entender mejor las reacciones de los árboles bajo distintas condiciones de sitio y manejo, comprender mejor cómo se afectan la producción y calidad de la madera bajo distintas condiciones, estudios de productividad, además de otros más básicos de ecofisiología de árboles.

El objeto del presente trabajo es analizar el estado del arte en modelación estructural de plantas y en modelación funcional y estructural con especial énfasis en el área forestal. Se revisa literatura proveniente especialmente de los principales grupos dedicados a estos desarrollos; estos son el grupo de investigadores perteneciente al Laboratorio de Modelación de Plantas AMAP, unidad mixta de investigación entre el CIRAD (Centro Internacional de Investigación Agrícola para el Desarrollo) y el INRA (Instituto Nacional de Investigación Agrícola), en Francia. Este grupo ha desarrollado principalmente la teoría de análisis arquitectural de plantas y la modelación estocástica de su estructura en tres dimensiones. Por otra parte, está el grupo de trabajo del METLA (Instituto Forestal de Finlandia), quienes han trabajado en la elaboración de modelos funcionales-estructurales, liderados por el Dr. Risto Sievänen. Por último, existe un grupo en la Universidad de Calgary, liderado por el Dr. Przymeslaw Prusinkiewicz, quienes han completado los alcances del Lenguaje L (de Lindenmayer) de modelación de plantas en tres dimensiones, creando un laboratorio virtual de plantas. Esta lista es limitada. Sin embargo, se ha estimado que éstos son representativos e importantes en los adelantos en estas materias.

Modelación estructural de plantas: La modelación estructural de plantas, y especialmente de árboles, ha sido desarrollada a través de tres corrientes diferentes: por una parte, existen variados modelos alométricos, que buscan explicar la forma general del tronco y de la copa de los árboles, asemejándolos a formas geométricas generales, tales como conos truncados, esferoides, entre otros. La simplicidad de este tipo de modelos, sin embargo, no permite explicar muchos fenómenos en el desarrollo de plantas como, por ejemplo, irregularidad de la copa de un árbol. Estas limitantes generaron la necesidad de crear modelos en que la unidad fundamental a modelar ya no fuese la planta completa, o la aproximación geométrica a la forma de la copa, sino que estructuras más pequeñas dentro de la planta. Dentro de este tipo de modelación, ha destacado la modelación de arquitectura de plantas y los lenguajes orientados a la modelación tridimensional de plantas, como los Sistemas L (o lenguaje de Lindenmayer). Pero antes de entrar en ese tipo de modelación, es interesante destacar otra forma de enfrentar la modelación de estructuras complejas como son las plantas: es el uso de teoría fractal.

Teoría fractal en la modelación estructural de plantas: Corresponde a una teoría matemática nacida en los años 70, presentada formalmente por el investigador Benoit Mandelbrot (1) y Peitgen *et al.* (2), que en forma sencilla define que existen estructuras (matemáticas y no matemáticas) que cumplen con la característica de estar compuestas, a su vez, de estructuras de menor tamaño, que mantienen una cierta similaridad con la estructura completa, recibiendo, por lo tanto, el nombre de estructuras *autosimilares*. Esta teoría indica que aquellas estructuras que pueden considerarse fractales son invariantes a distintas escalas. Mandelbrot plantea que muchas formas en la naturaleza cumplen con estas características, entre las cuales están las estructuras vegetales. La teoría fractal indica que en la construcción de muchas formas de este tipo se opera a través de *re-escritura* de leyes fundamentales de formación. Una estructura (por ejemplo biológica) podría tener una cierta ley de división celular y, a su vez, sus subpartes cumplir con la misma ley de división. Dada una cierta secuencia de iteraciones o *re-escrituras*, se obtiene una forma compleja, cuyas partes son similares entre ellas y similares

con el todo. Este principio es el fundamento básico de desarrollo de las plantas. El concepto de *re-escritura* se transformó en una herramienta de gran apoyo para modelación de entes ramificados.

Esta teoría no tardó en llamar la atención de biólogos e investigadores afines, que vieron en la teoría fractal un medio de modelar y cuantificar estructuras complejas, tan clásicas en la naturaleza. En el ámbito de la modelación de plantas surgieron varias propuestas para utilizar la geometría fractal en su modelación. Las plantas son estructuras que cumplen medianamente con el principio de autosimilaridad. En otras palabras, por ejemplo, si se observa una rama de pino y se observa un pino completo, por ejemplo, se verá que son similares entre sí.

Peitgen *et al.* (2) presentan una buena revisión de los intentos por modelar plantas a través de la geometría fractal. Sin embargo, las estructuras logradas adolecen del problema de ser originadas sin seguir ninguna ley de formación biológicamente lógica. Debido a esto la modelación fractal ha sido dejada de lado como una herramienta de modelación de estructura y crecimiento de plantas. Sin embargo, Sievänen *et al.* (3) establecen que la geometría fractal podría ser una importante ayuda para establecer modelos de crecimiento en raíces, dado que las raíces no establecen estructuras de ramificación tan evidentes, dada la resistencia impuesta por el suelo. Por otra parte, la teoría fractal define la *dimensión fractal*, que permite medir la dimensión de las irregularidades de un objeto en dos o tres dimensiones. Esta herramienta ha sido utilizada para medir y cuantificar estructuras complejas, como la copa de un árbol o sus raíces. Zeide (4), Zeide y Gresham (5), López *et al.* (6), Chen *et al.* (7), son ejemplos del uso de la *dimensión fractal* y la teoría de la geometría fractal en la medición de la rugosidad de la copa de los árboles, y relacionar este parámetro con condiciones de sanidad del árbol, posición sociológica dentro del rodal, estado de desarrollo, en la modelación de fenómenos de la copa, donde se hace necesario medir su rugosidad, tales como la intercepción de la luz, entre otros. La teoría fractal deja como herencia dos conceptos de primordial valor en la modelación moderna de plantas: los conceptos de *autosimilaridad* y de *re-escritura*. Estos conceptos y el de autómatas celulares que será presentado a continuación son la base de muchos modelos actuales.

Autómata celular, re-escritura y Sistemas de Lindenmayer. En la década de los 70 se generó para sistemas expertos el concepto de *Autómatas Celulares*. El autómatas celulares deriva del hecho de que las células tienen un conjunto de leyes de comportamiento, y su funcionamiento, reproducción, crecimiento, etc., dependen de estas leyes fundamentales y de las condiciones que la rodean. Este concepto en modelación se acerca mucho a las bases biológicas de comportamiento de las plantas y asociado al concepto de *re-escritura* da origen a procesos o estructuras más complejas.

Bajo este concepto, el biólogo Aristid Lindenmayer (8), en el año 1968, creó un lenguaje matemático para la modelación de entes biológicos llamado Sistema L (de Lindenmayer). Este lenguaje se basa en los conceptos de autómatas celulares y de *re-escritura*, considerando unidades básicas con leyes establecidas de comportamiento, que se van re-escribiendo de acuerdo a las condiciones ambientales y a su programación interna. En un Sistema L, las producciones o reglas de re-escritura son aplicadas simultáneamente en todos los puntos del objeto donde sea necesario, manteniendo así una característica propia de los seres vivos que es la ocurrencia paralela de procesos en el organismo. El organismo se podría ver entonces como un sistema compuesto por subsistemas trabajando en paralelo.

De acuerdo a Prusinkiewicz y Lindenmayer (8), el lenguaje L consta de un “alfabeto” con “letras” en una cadena, cada una de las cuales tiene su propio programa de transformación, dependiente del ambiente. Por ejemplo, sean Y el símbolo yema y F el símbolo rama. En dos dimensiones podría tenerse la siguiente producción:

axioma: Y
 $p1(\pi1): Y \rightarrow F[+Y]F[-Y]FY$
 $p2(\pi2): F \rightarrow F$

Esto significa que con probabilidad $\pi1$ una yema se elongará, ramificará dos yemas laterales, se elongará otra vez y quedará como yema. Con probabilidad $\pi2$ la rama se mantendrá (y aumentará, por ejemplo, en diámetro). Tras una iteración, el sistema podría quedar como $F[F[+Y]F[-Y]FY]F[-F[+Y]F[-Y]FY]FY$, donde los paréntesis indican ramificación (*subsistemas*) y los signos + y - están asociados a ángulos de inserción. Extensiones de este concepto de modelación se han

hecho en tres dimensiones. Los sistemas L se han convertido en un importante lenguaje utilizado en la modelación principalmente estructural de plantas. Tienen una configuración en cadena que mantiene las relaciones jerárquicas entre los distintos elementos y la información del contexto de cada elemento. Esto permite condicionar el funcionamiento de un determinado elemento de acuerdo a las restricciones que le impone su contexto. A esto se le puede agregar información del ambiente (luz, déficit de vapor de agua, etc.) que permiten condicionar, además, el elemento con su ambiente. Diferentes grupos dedicados a modelación usan de una manera u otra Sistemas L, o bien, los conceptos básicos que han dado origen a este lenguaje. Prusinkiewicz *et al.* (9), Hammel y Prusinkiewicz (10), Prusinkiewicz y Kari (11), Kurth y Sloboda (12), por citar algunas publicaciones, presentan extensiones y avances en los Sistemas L.

Teoría de arquitectura de copas y modelación estructural de plantas. Otra herramienta que se ha convertido en base para la modelación especialmente estructural y funcional de plantas es el análisis de arquitectura de copa. La copa de un árbol y el árbol en sí son el resultado de un programa genético que determina no sólo aspectos morfológicos de hojas, ramas y otros órganos, sino que aspectos tales como distribución de dichos órganos, secuencia en que se van produciendo (secuencias morfogénicas) y variaciones en el vigor de desarrollo de dichos órganos, relacionado a procesos de variación en la edad fisiológica de los meristemas. Por otra parte, el tamaño de los órganos también está determinado genéticamente y modulado por las variables ambientales.

Se ha estudiado la conformación de la estructura de plantas y en especial de la copa de los árboles, determinándose que responde a un plan fundamental que en su conjunto ha sido llamado “Modelo arquitectónico de la copa de los árboles”, modelo que es característico de cada especie (13). El “Análisis arquitectural de la copa de los árboles” ha sido desarrollado principalmente por un grupo de investigadores perteneciente al CIRAD/INRA, con sede en Montpellier, Francia. En conjunto con este tipo de análisis, ellos han desarrollado fuertemente la modelación estocástica del desarrollo de la arquitectura de los árboles,

en tres dimensiones, trabajando actualmente para completar el análisis con información de la calidad de la madera formada.

El concepto fundamental que sustenta este tipo de análisis, y modelación de árboles individuales, es que cada árbol responde, al momento de construir su copa, a un “modelo arquitectónico” particular que lo identifica (13, 14). Luego, un análisis morfogénico del árbol (es decir, de la secuencia de desarrollo de los órganos) y de sus características morfológicas (tamaño, vigor) se traducirá en un entendimiento más acabado de la forma en que el árbol estructura su copa y, por lo tanto, facilitará el posterior trabajo de modelación de ésta. La arquitectura de la planta puede ser considerada como un sistema ramificado jerárquico en el cual los diferentes ejes derivados unos de otros (tronco, ramas, tallos, etc.) son agrupados en categorías, cada una de las cuales corresponde a una diferenciación potencial particular. Godin *et al.* (15) Godin (16) presentan metodologías para tomar mediciones de parámetro arquitecturales, organizarlos y analizarlos, a través de estructuras de datos ramificadas, de manera de mantener registro del parentesco entre un órgano y otro. Los antecedentes topológicos, tales como ángulo de inserción de ramas, además de las dimensiones de los distintos órganos medidos, son fundamentales para su representación tridimensional.

Diversas publicaciones (17, 18) indican que la sucesión de eventos o aparición de una nueva unidad de crecimiento, o entrenudos dentro de una unidad de crecimiento, se comporta como un proceso estocástico de renovación. Han definido que para diversas especies las apariciones sucesivas de nuevos entrenudos cumplen con la condición de independencia y que la ley de aparición de entrenudos entre dos observaciones sucesivas (entre dos tiempos determinados) corresponde a una distribución de Poisson. Por lo tanto, la ley de distribución de tiempo entre eventos corresponde a una distribución exponencial. A su vez, cada uno de los entrenudos puede presentar diferentes estados. Estos pueden ser, por ejemplo, “estado 0: no ramificado”, “estado 1: ramificado”, “estado 2: con flor”. En su estructura la copa va pasando de un estado a otro cumpliendo con la propiedad markoviana, lo que ha permitido modelar estos procesos a través de cadenas de Markov. Esta metodología es una de las que estaría predominando en la modelación estocástica de arquitectura de

plantas. Como se puede notar, esta metodología se basa en la observación de lo que ya ha ocurrido en la planta. No se basa en los procesos fisiológicos subyacentes. Una vez obtenido el modelo de distribución de entrenudos, ramificaciones y floración, se puede simular el crecimiento en tres dimensiones, siguiendo la metodología de modelación estocástica descrita previamente (19).

A través de la metodología antes descrita el equipo de franceses ha generado abundante investigación, concentrada principalmente en la caracterización estructural de diferentes especies agronómicas y forestales. En el área forestal se han hecho estudios en Pino marítimo (*Pinus pinaster* Ait.) (20); Pino laricio (*Pinus nigra* Arnold *spp. laricio* (Poiret) Maire) (21); *Pinus brutia* Ten., Pino piñonero (*Pinus pinea* L.) (22); *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (23); *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (24), por citar algunos. El análisis arquitectural ha alcanzado también los bosques nativos de Chile, a través de investigación realizada en conjunto por investigadores argentinos y franceses. Es así como Barthélémy *et al.* (25), Grosfeld y Barthélémy (26) y Puntieri *et al.* (27) presentan los avances alcanzados en la determinación del modelo de crecimiento de *Araucaria araucana* (*Araucaria*) y de especies de *Nothofagus spp.*

El análisis arquitectural ha sido usado principalmente como herramienta descriptiva. Es notable, sin embargo, que este tipo de análisis permite hacer una reconstrucción retrospectiva de la evolución del sistema árbol a lo largo del tiempo, lo que permite hacer un análisis de la dinámica del sistema, cuando los procesos a observar son la aparición y desarrollo de órganos, y no procesos fisiológicos internos. Sin embargo, es información valiosa que puede ser relacionada con las condiciones ambientales bajo las cuales se estructuró la copa, de manera de lograr una aproximación estructural-funcional al crecimiento de la especie en estudio.

Modelación funcional: Entre los modelos funcionales o de base fisiológica, se destacarán en esta revisión solamente los modelos 3-PG, por tratarse de modelos de última generación de uso forestal, desarrollados por Landsberg y Waring (28), Landsberg *et al.* (29), Waring y McDowell (30). Estos modelos, a partir de condiciones ambientales determinan la producción potencial de biomasa anual

de un sitio. Esta deberá ser distribuida entre todos los individuos. Dentro de cada individuo, se determina la distribución de dicha biomasa en los distintos órganos generales (ramas y tronco, follaje, raíces) recurriendo a relaciones alométricas estudiadas para los vegetales. Estas relaciones alométricas (31) indican que existen relaciones de tamaño en los cuerpos en la naturaleza biológica que obedecen a la ecuación alométrica $Y_1 = \beta(Y_2)^\alpha$, donde α es un exponente de escalamiento y β una constante alométrica. Se han descubierto leyes de proporcionalidad bastante estables entre y dentro de una especie, lo que ha permitido usar estas relaciones. Sin embargo, estas relaciones sólo permiten saber la distribución global dentro del sistema árbol de los recursos (carbono fijado), y no la distribución estructural detallada.

Modelación funcional y estructural de plantas: Mucho antes del desarrollo del análisis arquitectural de plantas se venían desarrollando modelos de fisiología que abarcaban problemas tales como producción y alocación de carbono, transporte de agua, entre otros. A raíz de los avances en la modelación tridimensional de plantas y del entendimiento de la construcción de su arquitectura, apareció una nueva línea de desarrollo en la modelación de plantas, donde se trata de integrar modelos de funcionamiento o fisiológicos a la formación estructural de éstas. Debido a lo nuevo de estos modelos, la literatura se concentra principalmente en la última década.

Sievänen *et al.* (3), en un exhaustivo análisis de modelos funcionales-estructurales, plantea que se observan dos aproximaciones para la construcción de estos modelos. Por una parte, algunos modelos comienzan a partir de modelos geométricos de la dinámica estructural de la planta, y luego se le agregan detalles fisiológicos. La otra forma es comenzando con modelos con base fisiológica sobre los cuales se va construyendo el desarrollo estructural.

De Reffye y Houllier (32) plantean que el análisis estructural de las plantas y su modelación tridimensional se convierten en una herramienta de importante apoyo a estudios de la ecofisiología de las plantas. La modelación tridimensional de las estructuras de la planta permite proyectar sobre ella luz solar y definir cuánto de la biomasa foliar está expuesta al sol, información relevante al momento de calcular fotosíntesis. De esta ma-

nera, los estudios aislados relativos a fotosíntesis de tal o cual especie, a nivel foliar, en relación a la cantidad de luz recibida, pueden ser integrados a nivel de la planta completa. Lo mismo ocurre con modelos de transporte de agua y transpiración, competencia de ramas, competencia entre individuos, entre otros.

Uno de los equipos de trabajo que está trabajando fuertemente el tema de modelación funcional y estructural de plantas es el equipo de investigadores del METLA (Instituto Forestal de Finlandia, Helsinki). Perttunen *et al.* (33) presentan el modelo LIGNUM, extraordinario esfuerzo por realizar una modelación estructural de plantas a partir de procesos fisiológicos. Perttunen *et al.* (33) toman como concepto básico de trabajo la idea de que el árbol es una colección de un gran número de unidades pequeñas, en cada una de las cuales está ocurriendo simultáneamente una serie de procesos fisiológicos que determinan su crecimiento. Se basan en modelos de fotosíntesis y pérdidas por respiración. Esta fotosíntesis, a su vez, es modelada de acuerdo a la cantidad de luz que llega a cada unidad básica de la planta. Luego, para modelar la llegada de luz a cada órgano es fundamental un buen manejo tridimensional de su estructura, sobre la cual proyectan luz, determinando así la exposición de cada zona. Para determinar la distribución de biomasa, ocupan la teoría del *pipe model* (34), cuyo concepto básico indica que cada porción de follaje vivo necesita una porción proporcional de la sección del tronco que sea capaz de tributar a ese follaje con agua y nutrientes. Para la modelación tridimensional usan, entre otras herramientas, Sistemas L.

A su vez, Sievänen *et al.* (35) complementan el modelo LIGNUM con la modelación de la senescencia de la albura, elemento fundamental en la conducción de agua, bajo las siguientes premisas: Por una parte, asumen un comportamiento independiente, fijado por una determinada edad del tejido. Por otra determinan la senescencia de la albura de acuerdo a una relación con el envejecimiento del follaje relacionado a ese tejido. Hari *et al.* (36), del mismo equipo de investigadores, presentan, a su vez, modelos en que se relacionan los procesos de fotosíntesis, transpiración y toma de nutrientes con la estructura de los árboles.

Desde esta nueva visión de modelación inte-

grada, Dauzat y Rapidel (37) presentan el modelo HYDRO, el cual, sobre una “maqueta computacional” en tres dimensiones de una determinada especie, simula el funcionamiento hídrico de una planta. Para esto se sirve de la estructura tridimensional de la planta, calculando la intercepción de luz de cada hoja, la resistencia estomática a la pérdida de agua en cada hoja y los balances de energía de las hojas, y finalmente el flujo de savia en la planta y los potenciales hídricos resultantes. Este modelo es un interesante trabajo de integración, por una parte, de los modelos estructurales de plantas presentados previamente, y los modelos fisiológicos de transporte de agua existentes. La incorporación del factor tridimensional a los flujos de agua permite una simulación considerablemente más cercana a la realidad, pues considera las condiciones hoja a hoja, dada su posición en la copa, iluminación, exposición a mayor o menor evapotranspiración.

Sinoquet *et al.* (38) presentan también, basados en una “maqueta computacional” tridimensional de una planta, un modelo de simulación que permite evaluar la distribución espacial de la iluminación del follaje, y la consecuente fotosíntesis y transpiración a la escala de ramas. El modelo se basa en ecuaciones de transferencia de radiación en medio difuso y balances de energía y modelos de fotosíntesis. Al igual que Dauzat y Rapidel (37), integran los estudios ya existentes de arquitectura de plantas por el equipo del laboratorio AMAP (CIRAD/INRA) con modelos fisiológicos. A partir de la estructura tridimensional, calculan parámetros micrometeorológicos (tales como intensidad de luz sobre la hoja, temperatura de la hoja y flujos de aire alrededor de ella), con los cuales alimentan los modelos fisiológicos. Plantean que el conocimiento punto a punto del comportamiento de la planta permite predecir mejor, por ejemplo, la calidad de frutos en distintas posiciones de la planta, pues estos frutos dependen principalmente de las condiciones productivas de las hojas circundantes.

Mech y Prusinkiewicz (39) presentan un complemento a la gramática de los sistemas L, desarrollando nuevos símbolos dentro de dicha gramática que permiten modelar la interrelación entre la planta en crecimiento y su ambiente. Para esto definen que existe un intercambio bidireccional de información: de la planta al ambiente y del ambiente a la planta. Como factores del ambiente

que pueden ser modelados con este sistema están la temperatura y luz a la cual está una determinada estructura, la búsqueda y competencia por luz por parte de las ramas, el roce con estructuras que impiden el crecimiento (típicamente la modelación de raíces requiere de esta retroalimentación por parte del ambiente, o el crecimiento y choque de ramas en la copa). La competencia por agua y nutrientes en el suelo por las raíces. Con este tipo de avances se abren mayores posibilidades de uso de los sistemas L en modelación de plantas, pues una crítica importante a estos sistemas, en sus comienzos, fue la rigidez y determinismo de su funcionamiento. De igual manera Kurth y Sloboda (12) perfeccionan también la gramática de los sistemas L de manera de hacerlos sensibles al ambiente y agregan funciones a optimizar, tales como la economía en la distribución de carbono en el tronco. La tendencia, en este caso, es a crear sistemas que operen por el principio de autómatas celulares, explicado anteriormente.

Früh (40) presenta el modelo HYDRA, que simula el flujo de agua en arquitecturas ramificadas de árbol. Se basa en los principios de conservación de masa, y el flujo es comandado por la transpiración ocurrida en las hojas, con el potencial hídrico del suelo como una restricción. Destaca la importancia de incluir estos modelos en estructuras tridimensionales, debido a las crecientes evidencias de que la disposición de ramas y hojas muchas veces obedece a un proceso de optimización por parte de la planta para disminuir, por un lado, las pérdidas de agua y, por otro, aumentar la productividad fotosintética.

De Reffye *et al.* (41) presentan una modificación al modelo AMAP de simulación de arquitectura, para incluir el efecto del transporte del agua. Asumen a la planta como un conjunto de cañerías interconectadas, que transportan agua desde las raíces a las hojas, en un flujo que obedece a las leyes físicas de fluido por diferencia de potenciales hídricos. La integración de esta sola regla sobre los modelos estocásticos desarrollados previamente en el Laboratorio AMIS (Montpellier) obtiene en algunas especies un desarrollo del árbol virtual más cercano a la realidad.

Le Dizès *et al.* (42) presentan un modelo que relaciona estructura con funcionamiento en árboles jóvenes de nogal, que reúne los procesos de intercepción de la radiación, fotosíntesis, respiración, crecimiento y partición de los asimilatos en

las hojas, tronco, ramas y raíces. La modelación se hace bajo el concepto de que la planta está construida por una colección de órganos semiautónomos que interactúan entre ellos y con el medio ambiente, de manera que fundamentalmente se basa en el concepto de autómatas celulares. Kershaw y Maguire (43) presentan, para una modelación comprensiva del incremento diamétrico en el árbol, un modelo que relaciona el área de follaje existente sobre cierta altura con el incremento en la sección transversal del tronco a esa altura. Este modelo se sustenta en la teoría del *pipe model*. A su vez, Mäkelä (44) genera el crecimiento de árboles utilizando el balance de carbono, organizando su distribución a partir también del principio fundamental del *pipe model* entregado por Shinozaki *et al.* (34) y actualmente está trabajando en distribuir el carbono producido en las ramas para poder relacionar la producción de carbono con la estructura del árbol y más tarde con su calidad.

CONCLUSIONES

Se puede concluir que la modelación de plantas está sufriendo un vuelco sustancial en la última década. Debido a las nuevas capacidades tecnológicas, se hace posible modelar situaciones más complejas, considerando al sistema planta como un sistema integrado de múltiples procesos simultáneos, flujos de energía y materia distribuidos espacialmente. Esto lleva a un análisis más detallado de la planta, que incluye mediciones topológicas de órganos. Se observa una evolución que ha ido desde un análisis descriptivo a través de modelación estocástica de la construcción de la copa de los árboles y estructura de las plantas, a una integración cada vez más compleja de los procesos fisiológicos que comandan la estructuración de la copa del árbol.

La integración de los procesos fisiológicos involucrados en la construcción de una planta con los resultados topológicos o morfológicos nunca abarca todos los procesos. Esto debido a la complejidad que conlleva. En los resultados obtenidos por las modelaciones que incluyen algunos procesos, el error no explicado por los modelos puede estar, en parte, explicado por aquellos procesos no incluidos (ejemplo, modelar de acuerdo al flujo de agua, sin considerar el proceso de fotosínte-

sis). Los grupos de científicos están buscando la unión en grandes grupos de investigaciones mancomunados, dada la imposibilidad para un solo grupo de abarcar un trabajo tan complejo.

La tendencia en modelación va hacia una imitación cada vez más realista de los principios fundamentales de desarrollo en la naturaleza. Por otra parte, los avances computacionales han permitido obtener un increíble realismo en la modelación en tres dimensiones. Por lo tanto, se puede decir que ese es un tema prácticamente resuelto. El desafío para los próximos años es la integración de procesos fisiológicos y principios de optimización a los modelos estructurales, ampliar la base de especies estudiadas, y relacionar estos modelos con cambios en el manejo y ambiente, que permitan utilizarlos para la toma de decisiones.

BIBLIOGRAFIA

- (1) MANDELBROT, B. *Die fraktale Geometrie der Natur*. Basel: Birkhäuser Verlag. 1991. 491 p.
- (2) PEITGEN, H., H. JÜRGENS, D. SAUPE. *Fractals for the classroom. Part One*. New York: Springer Verlag. 1992. 450 p.
- (3) SIEVÄNEN, R., E. NIKINMAA, P. NYGREN, H. OZIER-LAFONTAINE, J. PERTTUNEN, H. HAKULA. Components of functional-structural tree models. *Ann. For. Sci.*, 2000, vol. 57, p. 399-412.
- (4) ZEIDE, B. Primary unit of the tree crown. *Ecology*, 1993, vol. 74, N° 5, p. 1598-1602.
- (5) ZEIDE, B., C.A. GRESHAM. Fractal dimensions of tree crowns in three loblolly pine plantations of coastal South Carolina. *Can. J. For. Res.*, 1991, vol. 21, p. 1208-1212.
- (6) LOPEZ, M., J.M. GARCIA, A. REY. Dimensión fractal de las copas en un modelo de estructura espacial del vuelo. Congreso Forestal Español. Ponencias y comunicaciones. Tomo I. 1993, p. 391-396.
- (7) CHEN, S. G., R. CEULEMANS, I. IMPENS. A fractal-based Populus canopy structure model for the calculation of light interception. *Forest Ecology and Management*, 1994, vol. 69, p. 97-110
- (8) PRUSINKIEWICZ, P., A. LINDENMAYER. *The algorithmic beauty of plants*. New York: Springer Verlag. 1990. 228 p.
- (9) PRUSINKIEWICZ, P., M. HAMMERL, E. MJOLNESS. Animation of plant development. Proceedings of SIGGRAPH 93, Anaheim, California (1-6 Agosto, 1993). En: Computer Graphics Proceedings, Annual Conference Series, 1993, p. 351-360.
- (10) HAMMEL, M., P. PRUSINKIEWICZ. Simulating the development of *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-Systems. En: Proceedings of the Sixth Western Computer Graphics Symposium. Banff, Alberta, 20-22 marzo 1995, 1995, p. 49-58.
- (11) PRUSINKIEWICZ, P., L. KARI. Subapical bracketed L-System. En: Grammars and their applications to Computer Science. Cuny, J., Ehrig, H., Engels, G., Rozenberg, G. (Editors). *Lectures Notes in Computer Sciences*, Berlin: Springer- Verlag, 1996, vol 1073, p. 550-564.
- (12) KURTH, W., B. SLOBODA. Growth grammars simulating trees – an extension of L-Systems incorporating local variables and sensitivity. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 285-295.
- (13) HALLÉ, F.; R.A.A. OLDEMAN, P.B. TOMLINSON. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlín: Springer-Verlag. 1978. 441 p.
- (14) BARTHELEMY, D. C. EDELIN, F. HALLÉ. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: HOLM-NIELSEN, L. B., I. NIELSEN, H. BALSLEV. *Tropical Forests: Botanical dynamics speciatum and diversity*. Londres: Academic Press, 1989.
- (15) GODIN, C., E. COSTES, Y. CARAGLIO. Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 357-368.
- (16) GODIN, C. Representing and encoding plant architecture: A review. *Ann. For. Sci.*, 2000, vol. 57, p. 413-438.
- (17) GUEDON, E. COSTES. Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. In: BOUCHON, J., DE REFFYE, P., BARTHELEMY. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA Editions. 1997, p. 173-185.
- (18) GUEDON, Y. Modélisation de séquences d'événements décrivant la mise en place d'éléments botaniques. In: BOUCHON, J., DE REFFYE, P., BARTHELEMY. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA Editions. 1997, p. 187-203.
- (19) BARCZI, J. F., P. DE REFFYE, Y. CARAGLIO. Essai sur l'identification et la mise en place en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale: le logiciel AMAPSim. In: BOUCHON, J., DE REFFYE, P., BARTHELEMY. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA Editions. 1997, p. 205-254.
- (20) COUDURIER, T.; D. BARTHELEMY, B. CHANSON, F. COURDIER, C. LOUP. Modélisation de l'architeure du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae): Premiers résultats. In : BOUCHON, J. *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris: INRA Editions, Colloques N° 74. 1995, p. 305-321.
- (21) MEREDIEU, C. Croissance et branchaison du Pin Laricio (*Pinus nigra* Arnold ssp. *Laricio* (Poirot) Maire): élaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois. Tesis Doctoral, Université Claude Bernard-Lyon 1, Francia. 1998. 250 p.
- (22) LEROY, C. Comparaison de la croissance chez de jeunes individus de pin de Brutie (*Pinus brutia* Te.) et de pin pignon (*Pinus pinea* L.): aspects morphologiques et quantitatifs. Memoria de iniciación a la investigación, Universidad Montpellier II, Maestría de Biología de Poblaciones y de Ecosistemas. Montpellier, Francia. 1999. 20 p.
- (23) SABATIER, S.; D. BARTHELEMY. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany*, 1999, vol. 84, p. 387-392.
- (24) HEURET, P.; D. BARTHELEMY, E. NICOLINI, C. ATGER. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Can. J. Bot.*, 2000, vol. 78, p. 361-373.
- (25) BARTHELEMY, D., J. PUNTIERI, C. BRION, E. RAFFAELE, J. MARINO, P. MARTINEZ. Morfología de las unidades estructurales y modo de desarrollo básico de especies patagónicas de *Nothofagus* (Fagaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 1999, vol. 34, N° 1-2, p. 29-38.

- (26) GROSFELD, J., D. BARTHELEMY. Arquitectura y secuencia de desarrollo de *Araucaria araucana* en los bosques nativos de Argentina. En: Actas de las IV Jornadas Forestales Patagonias, San Martín de Los Andes, Argentina. Oct. 1995. 1995, Tomo I, p. 12-31.
- (27) PUNTIERI, J., D. BARTHELEMY, P. DE REFFYE, F. BLAISE, C. BRION. Análisis, modelización y simulación de la arquitectura de las plantas, avances y aplicaciones en la región andino-patagónica. En: Actas de las IV Jornadas Forestales Patagonias, San Martín de Los Andes, Argentina. Oct. 1995. 1995, Tomo II, p. 547-573.
- (28) LANDSBERG, J.J., R.H. WARING. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use-efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.*, 1997, vol. 95, p. 209-228.
- (29) LANDSBERG, J.J., K.H. JOHNSEN, T.J. ALBAUGH, H.L. ALLEN, S.E. McKEAND. Applying 3-PG, a simple process-based model designed to produce practical results, to data from Loblolly Pine experiments. *Forest Science*, 2001, vol. 47, N° 1, p. 43-51.
- (30) WARING, R. H., N. McDOWELL. Use of physiological process model with forestry yield tables to set limits on annual carbon balances. *Tree Physiology*, 2002, vol. 22, p. 179-188.
- (31) NIKLAS, K. J., B.J. ENQUIST. On the vegetative biomass partitioning of seed, plant leaves, stems and roots. *Am. Nat.*, 2002, vol. 159, p. 482-497.
- (32) DE REFFYE, P., F. HOULLIER. 1998. L'architecture des plantes et son utilisation en agronomie: bilan et perspective. En: *Architecture et modélisation en arboriculture fruitière*. 11ème Colloque sur les Recherches Fruitières. Montpellier, 5 y 6 marzo 1998, Francia: INRA Editions. 1998, p. 9-21.
- (33) PERTTUNEN, J., R. SIEVÄNEN, E. NIKINMAA. Lignum: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling*, 1998, vol. 108, p. 189-198.
- (34) SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI, T. KIRA. A quantitative analysis of plant form: The pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 1964, vol. 14, p. 97-105.
- (35) SIEVÄNEN, R., E. NIKINMAA, J. PERTTUNEN. Evaluation of importance of sapwood senescence of tree growth using the model LIGNUM. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 329-340.
- (36) HARI, P., E. NIKINMAA, M. HOLMBERG. Photosynthesis, transpiration, and nutrient uptake in relation to tree structure. En: DIXON, R.K., R.S. MELDHAL, G.A. RUARK, W.G. WARREN. *Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress*. Portland, Oregon: Timber Press. 1998, p. 41-49.
- (37) DAUZAT, J., B. RAPIDEL. Modélisation du fonctionnement hydrique des plantes. Application au calcul de la transpiration du cafetier. En: *Architecture et modélisation en arboriculture fruitière*. 11ème Colloque sur les Recherches Fruitières. Montpellier, 5 y 6 marzo 1998, Francia: INRA Editions. 1998, p. 253-262.
- (38) SINOQUET, H., X. LE ROUX, T. AMEGLIO, F. DAUDET. A. Modélisation 3D du microclimat, de la transpiration et de la photosynthèse au sein de la couronne d'un arbre isolé. En: *Architecture et modélisation en arboriculture fruitière*. 11ème Colloque sur les Recherches Fruitières. Montpellier, 5 y 6 marzo 1998, Francia: INRA Editions. 1998, p. 263-270.
- (39) MECH, R., P. PRUSINKIEWICZ. Visual Models of Plants Interacting with Their Environment. En: RUSHMEIER, H. SIGGRAPH 96 Conference Proceedings. Addison Wesley: Annual Conference Series. ACM SIGGRAPH, 1996.
- (40) FRÜH, T. Simulation of water flow in the branched tree architecture. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 275-284.
- (41) DE REFFYE, P., T. FOURCAUD, F. BLAISE, D. BARTHELEMY, F. HOULLIER. A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 297-311.
- (42) LE DIZES, S., A.L. CRUIZIAT, H. SINOQUET, X. LE ROUX, P. BALANDIER, P. JACQUET. A model for simulating structure-function relationship in Walnut Tree growth processes. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, N° 3, p. 313-328.
- (43) KERSHAW, J. A., D.A. MAGUIRE. Influence of vertical foliage structure on the distribution of stem cross-sectional area increment in Western Hemlock and Balsam Fir. *Forest Science*, 2000, vol. 46, N° 1, p. 86-94.
- (44) MÄKELÄ, A. Derivation of stem taper from the pipe theory in carbon balance framework. *Tree Physiology*, 2002, vol. 22, p. 891-905.

Recibido: 27.03.03

Aceptado: 18.11.04