ANÁLISIS Y MODELIZACIÓN DE LA ARQUITECTURA DE COPA DE *PINUS PINEA* L.

S. Mutke Regneri y L. Gil Sánchez

U.D. Anatomía, Fisiología y Genética, E.T.S.Ingenieros de Montes, U.P.M. Ciudad Universitaria s/n. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: sven.mutke@upm.es

Resumen

La forma de copa abierta y redonda del pino piñonero es el resultado de las interacciones entre tres procesos: el crecimiento primario, la diferenciación de ramas laterales y el reparto posterior de biomasa en el crecimiento secundario. En esta comunicación, se discuten estos fenómenos y se presenta un modelo de simulación para los primeros dos aspectos basado en una muestra de árboles injertados, en los que se estudiaron el crecimiento de los brotes anuales y la diferenciación de los órganos vegetativos y reproductivos sobre ellos, incluyendo la mortalidad de meristemas. Con los resultados se ha construido un sistema Lindenmayer estocástico no sensible, como base para el desarrollo de un modelo estructural del sistema aéreo de este árbol.

Palabras clave: *Pino piñonero, Sistema Lindenmayer, Simulación, Ramificación*

INTRODUCCIÓN

La forma aparasolada del pino piñonero, Pinus pinea L., llama la atención al observador (LANNER, 1989). Esta especie arbórea mediterránea es de porte abierto y poliárquico, a diferencia de sus congéneres euroasiáticos de porte jerárquico con dominancia apical típico de las coníferas. Como causa, CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE (1979) observan "la tendencia de las ramas de cada nudo de engrosar tanto como la guía, a veces más, tomando abundante savia que, con menor pérdida de carga, da lugar al alargamiento de aquellas". Un estudio en plantaciones injertadas mostró una correlación alta (78%) de la sección del fuste por encima del punto de injerto del árbol con su producción media expresada en peso de piña. La cosecha anual expresada en peso de piña o de piñón está correlacionada con el número de verticilos con piñas en un 95% y 84%, respectivamente. Esto indica la influencia del tamaño del árbol y de su estructura de copa sobre su comportamiento productivo, efecto a tener en cuenta en la evaluación de genotipos (MUTKE et *al.,* 2003). De la misma manera, parece interesante integrar aspectos estructurales en la modelización de producción individual de piña.

Entre los modelos de árbol individual, se diferencian los *modelos matemáticos* (basados en variables características del árbol, como su diámetro normal, altura total y de la copa verde, etc.) de los *modelos estructurales.* Estos simulan la estructura modular y el crecimiento ramificado, tarea difícil de abarcar antes del desarrollo de los ordenadores digitales. Varios trabajos de modelización forestal empírica han llegado a la escala subárbol para procesos de crecimiento (KURTH, 1999). También los botánicos han abarcado la modelización de especies forestales y frutales a través de la descripción morfológica y el análisis estadístico de plantas reales, p. ej. en

ISSN: 1575-2410

© 2004 Sociedad Española de Ciencias Forestales

el grupo de trabajo *Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes* (AMAP) del CIRAD Montpellier, que ha desarrollado una serie de métodos y herramientas informáticas para la descripción, medición, análisis, modelización y simulación de plantas (BOUCHON et *al.,* 1997). Por otro lado, la biología teórica analiza procesos vitales de organismos modulares y busca su expresión mediante algoritmos o sistemas formales, p. ej. sistemas Lindenmayer, bajo el paradigma de *vida artificial o AL* (PRUSINKIEWICZ et *al.,* 1995). También los ecofisiólogos, tras desarrollar modelos complejos de los procesos vitales de los vegetales, los están integrando en modelos funcional-estructurales (*functional-structural tree models,* FSTM) a diferentes escalas desde el órgano hasta el árbol entero, para simular subsistemas como la intercepción de radiación solar por las copas, el sistema de flujo hidráulico de la savia, el reparto del carbono entre los sumideros o la biomecánica de las estructuras leñosas (LE ROUX & SINOQUET, 2000).

En general, el análisis arquitectural de un árbol refleja su estructura modular en tres aspectos: la topología (posición relativa de los módulos entre ellos), su geometría en el espacio y otros atributos adicionales como la presencia de acículas, piñas, daños bióticos, etc.. Además, el análisis abarca diferentes escalas: el árbol está formado por ejes, cada eje por crecimientos anuales y cada crecimiento anual por unidades de tallo. Cada especie muestra un modelo de arquitectura caracterizado por el comportamiento de las diferentes categorías de ejes *An* (en principio, igual a su orden de ramificación *On*), desde el tronco A1, las ramas primarias A2, etc. Este modelo se mantiene durante los primeros años de vida, modificándose luego por procesos secundarios (HALLÉ et *al.,* 1978). Los modelos de la mayor parte de especies no presentan más de 3-5 categorías de ejes (BARTHÉLÉMY et *al.,* 1997), mientras los órdenes mayores de ramificación que presentan árboles adultos se deben a los citados procesos secundarios de *reiteración*, es decir, la reproducción a escala menor del modelo arquitectural - p.ej., el meristema terminal de una rama de orden de ramificación *O2* que empieza a producir un eje de categoría *A1*. Este proceso puede ser traumático (p.ej. tras la pérdida de guía) o siléptico (p.ej. el desarrollo gradual de una copa abierta en árboles cercanos a la edad de culminación en altura, debido a ramas laterales que se convierten gradualmente en ejes *A1* de complejos reiterados (BARTHÉLÉMY et *al*., 1997).

El presente trabajo expone un análisis de la arquitectura de copa de *Pinus pinea,* definiendo el modelo arquitectural expresado por la especie. También se presenta un primer modelo de simulación estructural estocástico para la especie.

MATERIAL Y METODOS

La escala mínima o unidad de muestreo y modelización empleada en el presente trabajo fue el segmento entre verticilos de cada eje que, en caso monocíclico, corresponde al crecimiento de un año como paso temporal discreto. Como aproximación al análisis del sistema aérea del pino piñonero, se expone el modelo arquitectural básico de la especie. El análisis se centra en los productos de los meristemas apicales: el crecimiento primario (elongación del brote anual) y la diferenciación subterminal de nuevos ejes laterales vegetativos (ramas) o sexuales (estróbilos femeninos). Se analiza la influencia de su situación en las características del nuevo brote anual formado (longitud, diámetro, número de yemas laterales vegetativas y reproductivas). Por el contrario, no se analiza en detalle el crecimiento secundario (engrosamiento de los ejes a partir del cambium).

El protocolo de mediciones fue adaptado de KURTH (1999) y GODIN et *al.* (1997). La muestra analizada abarcó 5.789 segmentos (crecimientos anuales) medidos en 2002 sobre 27 pinos injertados hace 12 años en dos plantaciones en Madrid y Quintanilla (Valladolid). Los datos de cada árbol se codificaron en formatos *dtd* (*digitized tree data format* para el análisis con GROGRA v3.3 (KURTH, 1994) y *mtg* (*multiple scale tree graph* para el análisis con AMAPmod v1.8 (GODIN & GUÉDON, 2001). En la exploración gráfica y estadística se analizó las correlaciones existentes y se establecieron modelos de regresión. La metodología de medición en campo, la codificación de los datos y las ecuaciones de regresión obtenidas son objeto de un trabajo reciente (MUTKE et *al.,* 2005).

Los resultados de este análisis se han plasmado en un modelo de simulación usando la técnica de los *sistemas Lindenmayer.* Los *sistemas L* son sistemas formales definidos por un *conjunto de elementos* (símbolos) y por un *conjunto de reglas* que constituyen la gramática del sistema que se aplica creando *cadenas* de símbolos partiendo de un *axioma* (un símbolo contenido en el conjunto de elementos) al sustituir determinados símbolos en pasos discretos por otros (*string rewriting*) (ejemplo en figura 1). El estudio de estos sistemas formales de cadenas de símbolos permite estudiar por analogía los sistemas reales de organismos modulares. Ampliando el concepto de sistema Lindenmayer, se puede dotar cada una de estas unidades y reglas de unos parámetros asociados y se pueden integrar procesos estocásticos mediante reglas alternativas sobre un mismo símbolo según probabilidades asociadas, o mediante la introducción de variables aleatorias en las fórmulas, etc. (PRUSINKIEWICZ et *al.,* 1995). Todas estas técnicas fueron utilizadas en el presente modelo de simulación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El modelo arquitectural de *Pinus pinea*

Como en las demás especies del género *Pinus*, el desarrollo del piñonero sigue el modelo de Rauh (HALLÉ et *al.,* 1978) con cuatro categorías de ejes diferentes. El tronco vertical (eje de categoría *A1* ortotrópico) es de crecimiento indeterminado y rítmico (brotes preformados en yemas terminales), de filotaxis en espiral y ramificación monopódica y rítmica (en pseudoverticilos subterminales). Este tronco porta ramas de primer orden (ejes de categoría *A2*) de igual patrón de crecimiento (indeterminado, rítmico, de filotaxis en espiral y ramificación subterminal monopódica y rítmica). Aunque su crecimiento apical es ortotrópico, su peso las va inclinando y su dirección resulta oblicua. La inserción de las ramas de categoría *A3* sobre los anteriores guarda cierta amfitonía (simetría lateral del vigor). Los ejes de categoría *A3* y, sobre todo, *A4* suelen ser de un crecimiento limitado a medio o corto plazo, frecuentemente ya sin ramificación lateral. No guardan una dirección de eje definida e incluso tienden a mostrar un hábito colgante, debido a su reducido crecimiento secundario. Los estróbilos femeninos se sitúan exclusivamente en el verticilo terminal de los brotes más vigorosos del año (del eje *A1* y en las primeras unidades de crecimiento de los *A2*).

Falta de dominancia apical inicial

Este modelo no se aleja cualitativamente del patrón descrito para sus congéneres como el pino negral (COUDURIER et *al.,* 1995); las diferencias están en la expresión cuantitativa de este modelo y en la mayor tendencia a la reiteración siléptica. Así, en la mayoría de las otras especies de pinos, el brote terminal del eje de categoría *A1* (tronco) está diferenciado por un mayor vigor que los brotes terminales de sus ejes laterales *A2*. Estos presentan menores crecimientos secundarios y doblan gradualmente hacia una posición horizontal, dando a la copa una forma cónica. Por el contrario, el pino piñonero muestra escasa dominancia apical desde el primer año: así, la relación media entre la longitud del brote terminal de un eje y la longitud de los brotes laterales presenta en los árboles muestreados

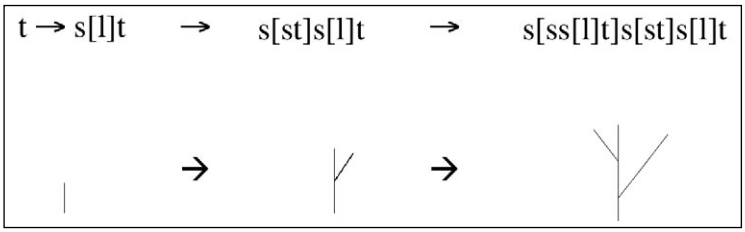

Figura 1. *Ejemplo de los dos primeros pasos de un sistema Lindenmayer: Conjunto de símbolos: {t, s, l}; Axioma: {t}; Reglas:{< t→s[l]t > , < l→st >}. La isomorfía con el crecimiento modular de plantas ramificadas es inmediata, si interpretamos los corchetes "[ ]" como "ramificación", "t" como "yema terminal", "s" como "segmento" y "l" como "yema lateral a 45º"*

una pendiente igual a 1,0. En el caso de los fustes y sus ramas primarias *O2*, esta relación se mantiene durante los siguientes años en valores medios de 0,7 a 1,0 (Figura 2).

Reiteración siléptica generalizada

En otras especies del género, el modelo arquitectural se mantiene durante toda la fase de crecimiento sostenido en altura. En caso de la pérdida ocasional del meristema terminal, se constituye otra cima mediante reiteración traumática: el brote lateral mejor situado toma el relevo en la dominancia apical, recuperando el modelo de fuste A1 único – en ocasiones son dos brotes competidores los que salen delante, resultando una bifurcación. En estas especies, se inician procesos de reiteración siléptica solamente en la apertura de la copa adulta, ya cerca de la edad de culminación en altura (HALLÉ et *al.,* 1978). Por el contrario, el pino piñonero presenta desde las primeras edades ramas laterales con tendencia a constituir complejos de reiteración siléptica. En los 27 pinos muestreados, la reiteración era frecuente en los ejes de segundo y tercer orden, como muestra la revigorización de la longitud media de sus brotes terminales, invirtiendo así la tendencia general de acortarse por envejecimiento del meristema (Figura 3). Estos brotes vigorosos de orden de ramificación *O2* y *O3* recuperan otras características de eje *A1*, como son floración femenina en sus brotes terminales y laterales, o la simetría radial, no bilateral, de la ramificación que portan. Además, las ramas 'reiteradas' ganan rigidez debido al crecimiento secundario sostenido, por lo que a partir del tercer año apenas aumentan su ángulo de inserción, sino se estabilizan en un ángulo medio de 65º.

Esta falta de dominancia apical inicial y la formación de numerosos complejos de reiteración siléptica superpuestos llevan a la copa esférica, poca jerarquizada, que se aleja considerable del patrón de especie de ramificación monopódica (aun siendo una), aparentando un (falso) simpodio o polipodio.

El modelo de simulación

El modelo de simulación presentado simula el acortamiento de los brotes a lo largo de los ejes dependiendo de su edad, su orden de ramificación y el hábito de ramificación propia (Figura 3). El ángulo de ramificación se estimó en dependencia de la edad del eje. Se ha introducido una variación estocástica correspondiente a la observada en los ángulos y, dependiendo de la componente aleatoria de la inclinación, en una resta o suma de edad fisiológica (*sensu* BARTHÉLÉMY et *al*. (1997) del meristema terminal. La presencia de ramificación en los ejes de orden O3 y la mortalidad de los ápices se estimó en funciones estocásticas siguiendo las probabilidades observadas, en dependencia del orden de ramificación y la edad del eje. Por otra parte, se ha programado un incremento diametral constante correspondiente al promedio observado, en dependencia del orden de ramificación. En consecuencia, también el vencimiento gradual hacia abajo de las ramas por su peso se ha considerado de manera muy somera, asignando el ángulo medio observado en dependencia de la edad de la rama. Un modelo más realista requeriría el momento flector producido por el peso de la

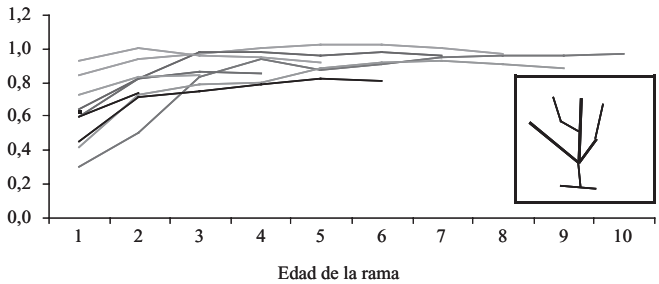

Figura 2. *Longitud relativa media de la ramas de orden O2 referida a la longitud del fuste O1 del árbol por encima de su punto de inserción (para las cohortes de ramas de 1992 a 2001)*

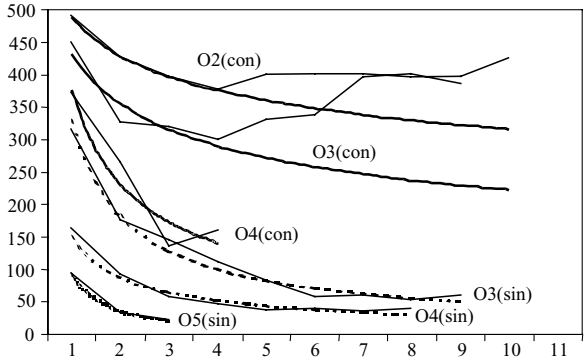

Figura 3. *Longitud media de los crecimientos terminales (eje Y en mm) a lo largo de la rama (eje X, edad en años) por orden creciente de ramificación On. Promedios (línea quebradas) y modelos para los brotes de ramas a su vez ramificadas (On(con)) y para los brotes terminales de ramillas ya sin ramificar (On(sin))*

rama, a la vez que la rigidez basal producida por el crecimiento secundario.

El modelo es simple. Así, su código consta en total de sólo 40 líneas. 15 de ellas son meras declaraciones de constantes y variables, 16 contienen reglas de sustitución propiamente dicho (de ellas, 1 para iniciar el crecimiento desde el axioma, 7 reglas alternativas (según orden de ramificación y vigor del eje) para la 'elongación' y 'diferenciación' a partir de una yema y 8 reglas para aumentar en un año la edad de los diferentes tipos de estructuras creadas) y 9 líneas son reglas de interpretación geométrica. Aunque el modelo se basa en mediciones en árboles de 12 años, la extrapolación del modelo es cualitativamente razonable hasta edades muy superiores (figura 4).

Para integrar relaciones más complejas observadas en los árboles medidos (MUTKE et *al.*, 2005), sería necesario pasar a un sistema Lindenmayer sensible a parámetros tanto del propio segmento, como de los segmentos contiguos y a sus alrededores físicos (factores ambientales como la meteorología del año, efecto negativa de la fructificación sobre el vigor posterior del eje (Figura 5), modelo de intercepción de luz, crecimiento secundario, etc.). Aunque el enfoque del modelo de simulación aquí presentado es estocástico y no sensible, fue suficiente para el planteamiento de este trabajo: estudiar la forma de copa como fenómeno emergente a partir de procesos y correlaciones a nivel del brote o segmento anual de los ejes individuales.

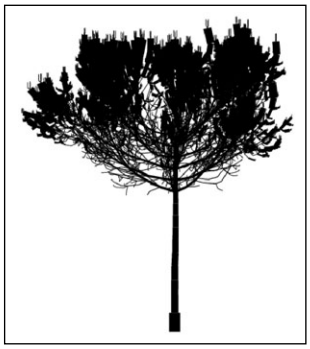

Figura 4. *Visualización de un árbol simulado a los 25 años*

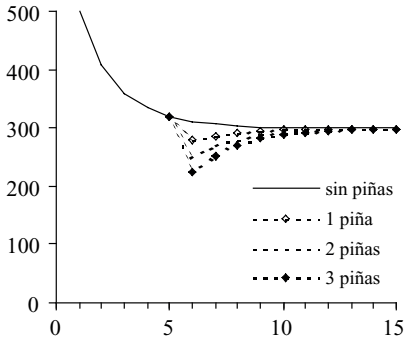

Figura 5. *Efecto negativo transitorio de la carga de piñas sobre el crecimiento longitudinal simulado (eje Y, mm). La supuesta floración en el año 3 corresponde a una maduración en el año 5, acortando en un 10% por cada piña la longitud del brote terminal del año siguiente (año 6). La longitud de los brotes, modelizada por autocorrelación, tarda varios años en recuperarse de este impacto*

Agradecimientos

El primer autor está disfrutando de una beca predoctoral FPU del Ministerio de Educación y Ciencia. Los árboles medidos pertenecen a bancos clonales de los Programas de Mejora Genética de *Pinus pinea* de la Junta de Castilla y León y del CNMGF Puerta de Hierro. Agradecemos al revisor sus sugerencias oportunas para mejorar la legibiblidad del texto y de las figuras.

BIBLIOGRAFIA

BOUCHON, J. ; REFFYE, PH. DE & BARTHELEMY, D. (eds.), 1997. *Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux.* INRA Editions. Paris.

BARTHÉLÉMY D.; CARAGLIO, Y. & COSTES, E.; 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *In*: J. Bouchon, Ph. de Reffye & D. Barthélémy (eds.), *Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux*: 89-136. INRA Editions. Science Update. Paris.

COUDURIER, T. ; BARTHELEMY, D. ; CHANSON, B.; COURDIER, F. & LOUP, C.; 1995. Premiers résultats sur la modélisation du Pin maritime Pinus pinaster Ait. (Pinaceae): premiers résultats. *In*: J. Bouchon (Ed.), *Architecture des Arbres Fruitiers et Forestiers.* Les Colloques 74: 306-321. INRA Editions. Montpellier.

GODIN, C.; COSTES, E. & CARAGLIO, Y.; 1997. Exploring plant topology structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica* 31(3): 355-366.

GODIN, C. & GUÉDON, Y.; 2001. *AMAPmod. Introduction and Reference manual.* Version 1.8. CIRAD-INRA. Paris.

HALLE, F.; OLDEMAN, R.A.A. & THOMLINSON, P.B.; 1978. *Tropical Trees and Forests-An Architectural Analysis.* Springer-Verlag. Berlin.

KURTH, W.; 1994. *Growth Grammar Interpreter GROGRA 2.4. Introduction and reference manual.* Berichte des FZW Göttingen B-38

KURTH, W.; 1999. *Die Simulation der Baumarchitektur mit Wachstumsgrammatiken. Stochastische, sensitive L-Systeme als formale Basis für dynamische, morphologische Modelle der Verzweigungsstruktur von Gehölzen.* Wissenschaftlicher Verlag, Berlin.

LANNER, R.M.; 1989. An observation on apical dominance and the umbrella-crown of Italian stone pine (Pinus pinea, Pinaceae). *Econ. Bot.* 43: 128-130

LE ROUX, X. & SINOQUET, H.; 2000. Foreword. 2nd International Workshop of Functional-Structural Tree Models. *Ann. For. Sci.* 57: 393-394

MUTKE, S.; SADA, B.; IGLESIAS, S. Y GIL, L.; 2003. Evaluación de la producción individual de piña en un banco clonal de pino piñonero (Pinus pinea L.) en Madrid. *Invest. Agr., Sist. Recur. For.* 12(1): 149-157

MUTKE, S.; SIEVÄNEN, R.; NIKINMAA, E.; PERTTUNEN, J. & GIL, L.; 2005. Crown architecture of grafted Stone pine (Pinus pinea L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees–Struct. Funct.* 19(1): 15-25

PRUSINKIEWICZ P., HAMMEL M. & MECH R.; 1995. The Artificial Life of Plants. *In*: *Artificial life for graphics, animation, and virtual reality.* SIGGRAPH '95 Course Notes 7: 1-38. ACM Press.

RUIZ DE LA TORRE, J.; 1979. *Árboles y arbustos de la España Peninsular.* IFIE. Madrid.