

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



Crescimento de Raízes no Solo Baseado em Modelos de Enxame

Tomé Neves de Matos

Mestrado em Bioinformática e Biologia Computacional

2011

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



Crescimento de Raízes no Solo Baseado em Modelos de Enxame

Tomé Neves de Matos

Mestrado em Bioinformática e Biologia Computacional

Dissertação orientada pelo Prof. Doutor Luís Miguel Parreira e
Correia (DI – FCUL) e pela Prof. Doutora Cristina Maria Nobre
Sobral de Vilhena da Cruz Houghton (DBV – FCUL)

2011

Agradecimentos

Ao meu orientador, Prof. Doutor Luís Correia, por me ter apresentado ao tema da Vida Artificial e contribuído para gerar o meu interesse na área.

À minha orientadora, Prof. Doutora Cristina Cruz, pelo elevado interesse que desde o início deixou transparecer sobre este trabalho.

A ambos, pela atenção e disponibilidade que demonstraram para responder a todas as minhas dúvidas, assim como para realizar reuniões conjuntas quase todas as semanas para discutir os diversos aspectos da dissertação, das quais resultaram diversas sugestões que, sem dúvida, contribuíram em muito para o enriquecer deste trabalho.

Por último, à minha mãe, pela paciência que demonstrou ao ajudar-me a tornar esta dissertação o mais compreensível possível para as pessoas que não dominam esta área do conhecimento.

Resumo

Recentemente, surgiram novas propostas de explicação para o crescimento de raízes que sugerem que estas apresentam uma forma de inteligência colectiva, proveniente dos comportamentos simples dos ápices que se baseiam em informações locais. A esta propriedade, é dado o nome de *Swarm Intelligence*. Com o objectivo de verificar a viabilidade de explicar o crescimento das raízes utilizando modelos de inteligência colectiva, no que se refere à exploração que efectuam do solo, foi criado um modelo do crescimento de raízes no solo discreto, programado em Java e acessível através de uma página de Internet. Este incorpora processos de escolha distribuídos que são realizados pelos ápices, que decidem, baseados em informação local, que nutriente explorar, se irão ramificar-se e em que direcção do solo crescer. O solo faz também parte do modelo, sendo composto por vários elementos cúbicos, dispostos num paralelepípedo. Cada um pode conter uma quantidade variável de água, azoto e fósforo, apresentando entre si processos de difusão simples. A raiz interage com o solo através do processo de *uptake*, que consiste no processo de aquisição de nutrientes do solo pela raiz. O modelo é controlado através de uma interface gráfica que apresenta um variado leque de *sliders* e *checkboxes* que permitem controlar os vários parâmetros envolvidos no crescimento dos ápices e apresenta como resultado a arquitectura tridimensional da raiz, passível de ser visualizada de várias formas. Com a observação das simulações realizadas através do modelo, verificou-se que as características gerais da exploração realizada por raízes eram replicadas por este. Concluiu-se, portanto, que, apesar de algumas limitações do modelo, a explicação das estratégias de exploração do solo pela raiz à luz de uma forma primitiva de inteligência é, efectivamente, viável.

Palavras-chave: Raiz, Solo, Inteligência Colectiva, Simulação, Visualização.

Abstract

Recently, new proposals have arisen regarding the explanation of root growth. These suggest that the roots present a type of collective intelligence derived from the simple behaviours of the apexes, which are based on local information. This property is named Swarm Intelligence. With the objective of verifying the viability of explaining root growth using models of collective intelligence, namely regarding the process of soil exploration, a discrete model of root growth in soil, programmed in Java and accessible via a website, was constructed. The model incorporates processes of distributed decisions that are made by the apexes, which decide, based on local information, what nutrient to explore, if they'll branch and the direction of growth. The soil is also integral to the model, being composed of several cubic elements, arranged in a parallelepiped. Each cube contains a variable quantity of water, nitrogen and phosphorus, and interacts with its neighbours by processes of diffusion. The root interacts with the soil by the process of uptake, which consists in the acquisition of nutrients from the soil by the root. A graphical user interface, utilized to control the model, presents a vast array of sliders and checkboxes that allow the user to control the various parameters involved in the growth of the apexes. The result of the model is presented by a display of the simulated three-dimensional architecture of the root that can be visualized in a variety of ways. With the observation of the resulting simulations, it was verified that the model replicated the general characteristics of the exploration of the soil by the root. It was thus concluded that, despite some limitations of the model, the explanation of the soil exploration strategies by the root, in light of this type of intelligence, is indeed viable.

Key words: Root, Soil, Swarm Intelligence, Simulation, Visualization.

Índice

AGRADECIMENTOS.....	i
RESUMO	ii
ABSTRACT	iii
INTRODUÇÃO	1
1. ESTADO DA ARTE.....	3
2. FUNCIONAMENTO DO MODELO.....	8
2.1 SOLO.....	8
2.2 RAIZ.....	10
2.3 CRESCIMENTO DA RAIZ.....	11
2.3.1 <i>Difusão e Aquisição de Água e Nutrientes</i>	13
2.3.2 <i>Crescimento de um módulo</i>	15
2.4 IMPLEMENTAÇÃO	17
3. UTILIZAÇÃO DO MODELO.....	19
3.1 PARÂMETROS DO MODELO	20
3.1.1 <i>Geral</i>	20
3.1.2 <i>Solo</i>	21
3.1.3 <i>Raiz</i>	22
3.1.4 <i>Visualização</i>	24
3.2 VISUALIZAÇÃO DO MODELO	25
4. DISCUSSÃO.....	29
4.1 LIMITAÇÕES DO MODELO E POSSIBILIDADES PARA FUTUROS ESTUDOS	36
BIBLIOGRAFIA	38

Índice de imagens

Figura 1 - Projecção da simulação da arquitectura tridimensional da raiz de <i>Zea mays</i> .	4
Figura 2 - Simulação da arquitectura tridimensional da raiz de <i>Elaeis guineensis</i>	6
Figura 3 - Exemplo de uma raiz obtida com o modelo do Projecto SIMORG	7
Figura 4 - Esquema dos níveis da raiz.....	11
Figura 5 - Diagrama das classes de modelo	18
Figura 6 - Painel de parâmetros Geral.....	20
Figura 7 - Painel de parâmetros Solo	21
Figura 8 - Painel de parâmetros Raiz.....	22
Figura 9 - Painel de parâmetros Visualização	24
Figura 10 - Exemplo de visualização sem cortes e com solo normal	25
Figura 11 - Exemplo de visualização com corte em X=4 e Z=4.....	27
Figura 12 - Raiz simulada 1 em solo heterogéneo	30
Figura 13 - Projecção sobre o plano XY da raiz simulada 1 (vista de topo)	30
Figura 14 - Raiz simulada 1 e solo em corte a demonstrar os níveis de fósforo.....	31
Figura 15 - Raiz simulada 1 e solo em corte a demonstrar os níveis de azoto	31
Figura 16 - Raiz simulada 2 em solo homogéneo.....	33
Figura 17 - Projecção sobre o plano XY da raiz simulada 2 (vista de topo)	34
Figura 18 - Distribuição de azoto numa raiz simulada com solo heterogéneo.....	35
Figura 19 - Exemplo de gradiente de depleção de azoto no solo	36

Introdução

O estudo do crescimento das raízes é uma área do conhecimento na qual ainda há várias questões fulcrais sem resposta. Talvez a principal causa para esta lacuna, advenha do facto do estudo das raízes, no seu ambiente natural, ser um processo extremamente complicado, pois, para além de, na sua grande maioria, crescerem em meios opacos, interagem com outras raízes, com o solo, com microrganismos e com o ambiente, adquirindo estruturas de difícil acesso ou visualização. Estas dificuldades inviabilizam o consenso sobre os processos através dos quais o crescimento das raízes, no seu meio natural, se rege (Hutchings e John, 2003). O uso de modelos preditivos do crescimento das raízes surge, neste contexto, como um método de estudo bastante importante. Como será exposto na primeira secção do presente trabalho, já muitos modelos foram criados, variando largamente nos seus objectivos. No entanto, nenhum modelo conseguiu ainda explicar e simular, de forma inequívoca, as decisões que a raiz tem de tomar no seu processo de exploração do solo. É precisamente sobre este tema que irá incidir a dissertação.

Espera-se, com o modelo aqui concebido, contribuir para alargar o conhecimento sobre a forma como a raiz da planta realiza as escolhas necessárias a uma exploração óptima do solo. Trabalhos recentes, propõem que cada ápice da raiz funciona de forma independente (ou quase), contribuindo, no seu conjunto, para atingirem o objectivo global da exploração do solo (Baluska et al., 2010). Esta propriedade é designada por *Swarm Intelligence* (modelo de enxame) e, até ao momento, era somente atribuída a animais (e a seres humanos). É conhecido que o crescimento da raiz tem como influências principais os genes da planta, a gravidade, as condições do solo, a distribuição dos nutrientes e a presença de outras raízes. Com base nesta constatação, e sendo que não existe evidência anatómica de um centro de decisão ou de informação na raiz, parece sensato considerar que as decisões de direcção de crescimento, assim como a maioria do processo de recolha de informação do meio, se dão ao nível do ápice (Baluska et al., 2004; Hodge, 2009). Também é interessante salientar que a atribuição deste tipo de inteligência às plantas é uma ideia que não é inteiramente nova, tendo já sido sugerida por Erasmus Darwin, em 1800

(Darwin, 1800), ao se referir aos gomos da planta como indivíduos separados desta, apesar de só recentemente ter começado a ser explorada de forma mais consistente.

Foi com esta teoria em mente e com base na propriedade de *Swarm Intelligence* referida, que se criou o modelo computacional de crescimento de raízes aqui apresentado. Sendo que não será possível provar, com este modelo, se é efectivamente este o método que a raiz utiliza para tomar decisões, será pelo menos possível utilizá-lo para verificar a viabilidade do mesmo.

Desta forma, a presente dissertação consiste na apresentação do modelo computacional referido, assim como dos respectivos pressupostos teóricos. Note-se, também, que o trabalho aqui apresentado teve como base o trabalho já realizado no âmbito do projecto SIMORG (*Swarm Intelligence Modelling of Root Growth*) da Agência Espacial Europeia (ESA) (Simões et al., 2011).

O trabalho estruturar-se-á em quatro secções principais: a primeira, analisará os modelos de crescimento de raízes que mais se assemelham ao aqui apresentado, salientando o que os distingue deste; a segunda, apresentará o programa, descrevendo e justificando o processo virtual de crescimento da raiz, assim como o da criação do solo onde esta se propagará; a terceira, servirá para explicitar todos os parâmetros do modelo, assim como explicar os passos que o utilizador deve seguir de forma a trabalhar com este; a quarta, e última secção, expõe, comenta e discute, os resultados obtidos com o modelo.

1. Estado da Arte

Já foram criados e publicados muitos modelos de raízes. Estes têm variado tanto nos seus objectivos, como no seu formato, podendo diferenciar-se vários géneros. Refiram-se, por exemplo, modelos estruturais estáticos (Gerwitz e Page, 1974; Henderson et al., 1983); modelos dinâmicos do crescimento e desenvolvimento da raiz (Lungley, 1973; Porter et al., 1986; Rose, 1983); modelos da aquisição de água (Herkelrath et al., 1977; Lafolie et al., 1991; Taylor e Klepper, 1975); modelos da aquisição de nutrientes (Baldwin, 1975; Claassen et al., 1986; Habib et al., 1989; Passioura, 1963); modelos do crescimento combinado com a aquisição de água e de nutrientes (Barnes et al., 1976; Bland e Jones, 1992; Protopapas e Bras, 1987) e, por fim, modelos da arquitectura da raiz (Diggle, 1988; Fitter et al., 1991; Nielsen et al., 1994; Pages e Aries, 1988; Pages et al., 1989). Note-se, no entanto, que de todos estes modelos, somente o último tipo explicita a arquitectura da raiz. Apesar de se centrar mais na exploração do solo do que na arquitectura da raiz, é neste último género que o presente modelo se integra. Apresentam-se, de seguida, os modelos mais relevantes à sua contextualização.

Foram Hackett e Rose que, em 1972, criaram, pela primeira vez, um modelo da arquitectura da raiz, recorrendo ao uso de simulações computacionais. Este simulava os padrões de ramificação da raiz, em duas dimensões, de acordo com um conjunto de regras simples. Foi usado pelos autores para descrever a extensão e ramificação da raiz seminal de cevada. No entanto, os primeiros modelos a explicitar a arquitectura das raízes em três dimensões, apareceram em 1988 - o ROOTMAP, criado por Diggle, e o SARAH, por Pages e Aries.

O *ROOTMAP* gera informação sobre a idade, posição e orientação de segmentos da raiz ao longo do tempo em função da rapidez de crescimento da raiz e da intensidade de ramificação. Estes dois parâmetros são, por sua vez, regulados pela temperatura, que varia consoante as camadas do solo. Cabe ao utilizador definir o valor da temperatura de crescimento nulo, o valor da temperatura de referência e o valor da temperatura de cada camada de solo. É através da relação linear do valor de referência com o valor de crescimento nulo, que os parâmetros de crescimento são

regulados consoante a temperatura da camada de solo correspondente. Com esta informação, o modelo gera a arquitectura tridimensional da raiz, que é actualizada em passos de tempo discretos, durante os quais todos os ápices da raiz crescem até atingir o tempo de crescimento previamente definido. A direcção do crescimento de um determinado ápice é definida com base no ângulo de crescimento do passo anterior e num ângulo de deflexão (Diggle, 1988). Note-se, no entanto, que este modelo está ainda a ser desenvolvido e actualizado, tendo já servido de base para vários artigos (Dunbabin et al., 2002; Dunbabin, 2007; Tsegaye et al., 1995).

O SARAH, viria a ser posteriormente aprofundado num artigo publicado no ano seguinte ao da publicação do artigo atrás referido, onde foi usado para simular a arquitectura tridimensional da raiz do milho. Descreve a raiz como um conjunto de eixos, caracterizados pela sua ordem e pelo nó de origem. O crescimento da raiz, tal como no modelo anterior, é igualmente executado em passos de tempo discretos. Em cada passo, dá-se o crescimento de um novo eixo primário proveniente da planta e o crescimento e ramificação dos eixos da raiz já existentes. O crescimento de cada eixo depende da sua ordem, do nó de origem e das condições gerais do meio. As ramificações aparecem de forma acropetal a uma distância especificada do ápice, com um ângulo de ramificação específico à sua ordem e ao seu nó de origem (Pages et al 1989).



Figura 1 - Projecção da simulação da arquitectura tridimensional da raiz de *Zea mays*
(Pages et al., 1989)

Desde então, vários outros modelos foram criados e usados para a recriação da geometria da raiz (Fitter, 1991; Jourdan e Rey, 1997; Lynch et al., 1997; Nielsen et al., 1994; Pages et al., 2004). Apenas no mais recente destes, um modelo bidimensional, denominado *Root Typ*, é que a densidade de ramificação, a intensidade de crescimento e também a direcção de crescimento dos ápices, são influenciadas pelo solo, composto por camadas horizontais de espessura variável. Tal influência é, no entanto, unicamente devida a factores de regulação abstractos atribuídos a cada camada do solo, não havendo qualquer referência à exploração de nutrientes. Não obstante não modelar o solo, o modelo de Fitter et al. de 1991, é também interessante para o presente modelo, pois tinha como objectivo calcular a eficiência de exploração do solo, isto é, o volume de solo explorado sobre o volume da raiz, das várias arquitecturas criadas pelo modelo.

Todos estes modelos conseguem resultados que se assemelham bastante à arquitectura das raízes observada no seu meio natural. No entanto, todos eles se baseiam em métodos matemáticos, usualmente fractais, para gerar a estrutura da raiz. Estes, apesar de servirem, quer para simular a arquitectura das raízes, como para modelar outros processos inerentes a esta, como já foi mostrado no início do capítulo, não fornecem uma verdadeira reflexão dos verdadeiros processos de decisão que ocorrem durante o crescimento da raiz. Visto ser exactamente sobre este vazio que o presente trabalho incide, não ocorre intercepção entre ele e os previamente publicados. Podemos então considerar que, ao contrário dos modelos anteriormente referidos, que têm como objectivo principal a previsão do crescimento e da arquitectura da raiz, o objectivo principal é, aqui, a compreensão deste crescimento, assim como uma tentativa da sua explicação através de um modelo baseado em processos de escolha distribuídos que são realizados pelos ápices, processos de escolha estes que se baseiam no seu estado interno e no do local do solo que ocupam.

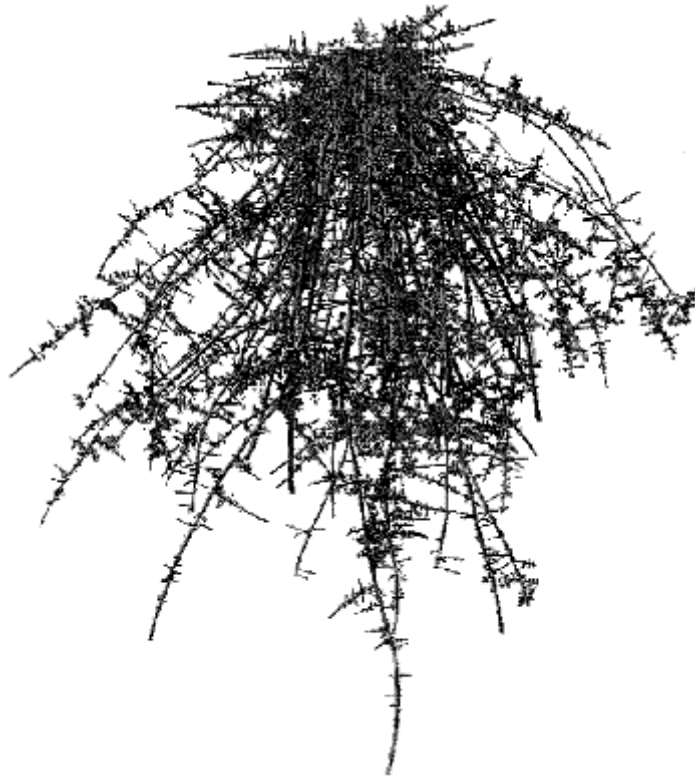


Figura 2 - Simulação da arquitectura tridimensional da raiz de *Elaeis guineensis*
(Jourdan e Rey, 1997)

Como já foi referido na introdução, este trabalho dá seguimento ao modelo já criado no âmbito do projecto SIMORG (Simões et al., 2011). Neste, o crescimento de raízes foi modelado tendo em vista a sua aplicação no controlo de um sistema multi-robô de enxame. Com o projecto, esperava-se, assim, desenvolver um algoritmo que pudesse ser aplicado de forma a permitir que um conjunto de robôs explorasse, de forma adequada, uma determinada área desconhecida, através da criação de uma rede de sensores. O interesse na modelação das raízes advinha, portanto, da replicação da exploração robusta do solo levada a cabo por estas, tendo, como tal, sido modelada apenas com o nível de realismo mínimo necessário à implementação do comportamento dos robôs. Pretende-se, aqui, adicionar um nível extra de complexidade ao anterior modelo, de forma a torná-lo mais próximo da realidade biológica.

A diferença mais óbvia e mais rapidamente detectável é a transição de um ambiente bidimensional para um tridimensional. Com esta mudança, aumenta-se substancialmente o número de escolhas presentes a cada ápice da raiz. O aumento

reflecte-se, não só ao nível da escolha do volume de solo a explorar, como também na oferta da possibilidade de cada módulo da raiz gerar um maior número de ramificações. É assim, possível, conseguir-se uma representação da arquitectura da raiz mais aproximada à arquitectura real. Outra restrição artificial do modelo original, é a de permitir somente aos ápices a possibilidade de crescer ou bifurcar. No presente modelo, esta hipótese é dada a todos os módulos da raiz, oferecendo assim, mais uma vez, uma melhor representação das escolhas reais que se processam no crescimento da raiz. Ambos os modelos partilham os nutrientes presentes no solo que irão ser explorados pela raiz. No entanto, o modelo aqui exposto apresenta ainda o carbono, que é fornecido à raiz pela planta, e que pode funcionar como factor limitante ao crescimento da raiz. Finalmente, é também disponibilizado ao utilizador um maior leque de parâmetros, com justificação biológica, passíveis de serem alterados com o uso de uma interface gráfica.

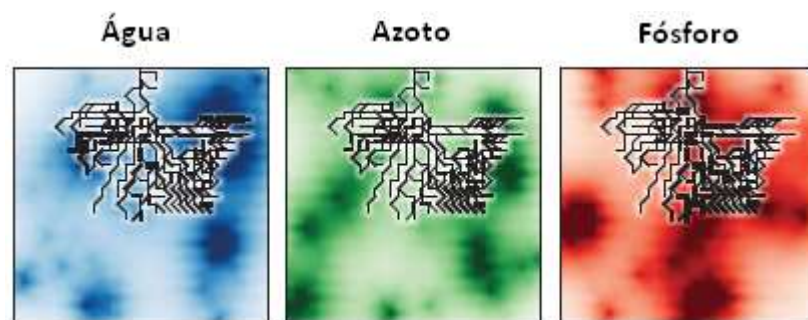


Figura 3 - Exemplo de uma raiz obtida com o modelo do Projecto SIMORG
Áreas mais escuras denotam maior concentração de nutrientes (Simões et al., 2011).

2. Funcionamento do Modelo

Uma das principais preocupações, durante a programação do modelo¹, foi maximizar a flexibilidade deste, facultado ao utilizador o maior controlo possível sobre todos os parâmetros envolvidos no desenvolvimento da raiz. Desta forma, no painel de controlo encontram-se *sliders* para todos os parâmetros que, no meio virtual deste modelo, podem influenciar o crescimento da raiz. Apesar da grande quantidade de parâmetros ajustáveis poder causar alguma confusão inicial ao utilizador, considero que estes são essenciais para se poderem analisar todas as vertentes do modelo, sem ter que recorrer a alterações do código base. Contudo, de modo a facilitar a utilização do modelo, todos estes parâmetros são apresentados com valores funcionais predefinidos, sendo apenas necessário alterar individualmente o parâmetro cuja influência se está a analisar. Os valores predefinidos não possuem nenhum significado biológico associado, sendo apenas valores de referência que visam facilitar a utilização do modelo. Ao colocar a selecção dos valores dos parâmetros do lado do utilizador, as decisões ao nível da programação focaram-se sobre que parâmetros inserir e não sobre os valores específicos requeridos à modelação precisa de um determinado tipo de raiz.

Proceder-se-á, de seguida, à explicação do funcionamento do modelo em quatro secções. Começar-se-á por descrever como foi feita a sua implementação. Continuar-se-á pela descrição do meio que a raiz irá explorar, isto é, o solo do modelo. De seguida, passar-se-á à caracterização dos componentes da raiz. Por último, descrever-se-á o processo do crescimento da raiz e das interacções desta com o solo e com ela mesma.

2.1 Solo

O primeiro aspecto a salientar, tal como já referido, é que, ao contrário do que foi realizado no Projecto *SIMORG*, o modelo foi criado em três dimensões. Dessa forma, houve necessidade de abandonar a grelha hexagonal bidimensional aí adoptada para dar lugar a uma grelha cúbica tridimensional. O solo é, portanto, composto por

¹ O modelo, assim como o código fonte deste, estão acessíveis na seguinte página da Internet: <http://dl.dropbox.com/u/527701/ModeloRaiz.html>

uma grelha de pontos, que representam o centro das secções cúbicas, dispostos num paralelepípedo de altura "*Altura do Solo*"¹ e de largura e comprimento "*Altura do Solo*"*2. Estas dimensões foram escolhidas de forma a que, ao se iniciar a semente no cubo central da face superior do paralelepípedo, esta fique equidistante às restantes faces do paralelepípedo. Cada uma dessas secções possui uma determinada quantidade de água, fósforo e azoto. O valor individual de cada nutriente nunca pode ultrapassar "*Capacidade do solo*". Este parâmetro representa a capacidade máxima de suporte de nutrientes do solo. Dessa forma, da divisão da quantidade de um nutriente numa determinada secção de solo por "*Capacidade do solo*", resulta a concentração desse nutriente nessa secção.

A distribuição inicial de nutrientes no solo é gerada aleatoriamente. Para cada nutriente, são criados pontos de origem a partir dos quais se produz um gradiente de nutrientes, numa área cúbica de raio "*Raio dos depósitos*", diminuindo a concentração consoante a distância de *Manhattan* em 3D ao ponto de origem. A densidade de depósitos originados para cada nutriente é definida pelos três parâmetros "*Depósitos de água*", "*Depósitos de azoto*" e "*Depósitos de fósforo*". A densidade é calculada relativamente ao número de depósitos por cada conjunto de 1000 pontos ou, por outras palavras, por cada cubo de 10 de lado. Visto o fósforo não se difundir neste modelo, pode muito facilmente dar-se o caso de não ser criada nenhuma fonte de fósforo nas imediações da semente, levando a que esta sofra uma morte rápida, sem hipóteses de crescimento. De forma a mitigar este problema, pode usar-se o parâmetro "*Base de fósforo*" para definir uma base dispersa de fósforo por todo o solo. Se o valor do parâmetro for superior a 0, na criação do solo, para cada cubo deste é definida uma concentração inicial aleatória entre 0 e "*Base de fósforo*".

Para modelar as condições de fronteira, representando o fluxo de água para o interior e exterior do modelo, assim como para dotar a distribuição de nutrientes no solo de um certo dinamismo, para cada face do paralelepípedo é também gerado um plano de cubos que se sobrepõe a esta. A cada ponto deste plano é atribuída aleatoriamente a característica de fonte ou de *sink* de água. As fontes possuem uma quantidade de água igual à capacidade do solo, enquanto que os *sinks* não dispõem de

¹ Para referir o valor abstracto de um parâmetro, utiliza-se o nome do *slider* (no painel de controlo) em itálico e entre aspas (Ex: "*Altura do solo*").

água. O rácio do número total de fontes pelo número de *sinks* é definido por “% Água Envolvente”.

2.2 Raiz

O modelo baseia-se, assim, numa concepção modular da raiz (Robinson et al., 2003). Como tal, a raiz é composta por um conjunto de módulos, cada um com uma ligação ao módulo que lhe deu origem e aos módulos que dele se originaram. Um módulo ocupa um cubo de solo na sua totalidade, não permitindo a existência de outro módulo no mesmo local. Dessa forma, todo o crescimento da raiz é sempre executado de cubo em cubo. Esta restrição leva a que todos os módulos da raiz apresentem, aproximadamente, o mesmo tamanho (o de um lado ou o da diagonal de um cubo). Tal como o solo, cada módulo possui uma determinada quantidade de água, fósforo e azoto, assim como uma determinada capacidade. No entanto, possui ainda um quinto valor para a quantidade de carbono. A concentração de cada nutriente é calculada dividindo a quantidade presente num módulo pela capacidade de suporte deste. Enquanto que, no solo, a capacidade é um valor imutável ao longo da computação do modelo, definido através de um *slider*, na raiz começa sempre com o valor de um para cada módulo, mas, consoante a quantidade de nutrientes que este possua, aumenta progressivamente, de forma a se simular o engrossamento da raiz.

A raiz origina-se a partir do desenvolvimento de uma semente (módulo inicial da raiz), que não é visível no modelo, colocada no meio do plano superior do paralelepípedo, que contém já alguma quantidade de nutrientes e que está em contacto com um outro módulo que representa a parte aérea da planta. Este compartimento é único, está localizado fora do solo e não é visível no modelo.

A cada módulo, é também associado um determinado nível. A semente e os módulos que têm origem nesta são de nível um. Ao primeiro descendente de cada módulo, é atribuído o mesmo nível deste, mas todos os outros descendentes do módulo passam ao nível seguinte. Desta forma, os módulos de nível um servem como a “espinha” estruturante da raiz, de onde surgem os módulos do segundo nível. Estes, por sua vez, servem de “espinha” para os módulos do terceiro, e assim sucessivamente para os seguintes níveis. Através do parâmetro “Níveis da raiz”, é possível controlar o

número de níveis permitidos à raiz e, dessa forma, definir se apresentará uma arquitectura mais dicotómica ou mais em espinha. Em termos de visualização da raiz, quanto maior for o nível de um determinado módulo, mais fina será a representação deste.

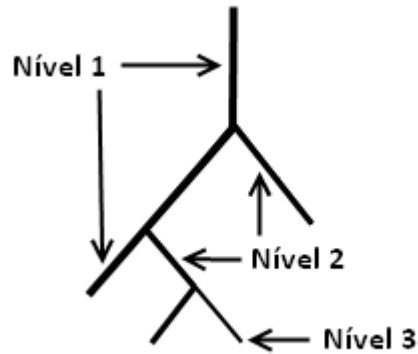


Figura 4 - Esquema dos níveis da raiz.

Um módulo pode ser inibido ou não inibido. Os módulos inibidos servem como união entre dois não inibidos, não podendo, como tal, ter mais que um descendente. Este partilhará o nível do seu ascendente, sendo assim considerado como um prolongamento deste. O número de módulos internos para cada módulo normal varia consoante o “*Módulos internos*”. Assim, a distância numa determinada cadeia de módulos descendentes e ascendentes, entre dois módulos não inibidos, é de “*Módulos internos*” inibidos. O principal objectivo deste parâmetro, é permitir um controlo da definição da raiz. Ao aumentar-se este parâmetro, juntamente com a altura do solo, simula-se um aumento de definição do modelo.

2.3 Crescimento da Raiz

O crescimento da raiz processa-se em períodos de tempo discretos. Isto é, o que é observado são representações estáticas periódicas do estado do solo e da raiz que, na realidade, são alterados continuamente ao longo do tempo. Apesar do período de tempo entre cada iteração não ser possível de definir objectivamente, sendo que a raiz cresce sempre em módulos com, aproximadamente, o mesmo tamanho (visto o crescimento se dar sempre de cubo em cubo), pode-se definir o período de cada

iteração como o período de tempo real que seria necessário para uma determinada raiz crescer essa distância.

Assim, o crescimento da raiz dá-se ao longo de “*Nº de iterações*” iterações, ou, caso a opção “*Parar nas paredes*” esteja seleccionada, até algum módulo da raiz atingir a borda do solo. Se a opção estiver desligada, a raiz poderá deslocar-se pelos bordos do solo, como se estivesse junto a uma parede.

Em cada iteração, ocorrem os seguintes passos, por ordem:

- Caso a iteração seja múltipla de “*Per. mudança água*”, os planos que contêm as fontes e os *sinks* de água são recriados, levando a uma distribuição local diferente das fontes e dos *sinks*;
- Difusão de nutrientes no solo e na raiz “*Difusões/passo*” vezes;
- *Uptake* dos nutrientes pela raiz “*Uptake/passo*” vezes;
- É dada a hipótese a todos os módulos de crescerem ou bifurcarem. Caso a opção “*Só os ápices crescem*” esteja seleccionada, apenas os ápices podem crescer e/ou bifurcar.
- Todos os módulos que possuam algum nutriente em concentração superior a “*Plateau cap*” aumentam a capacidade por “*Aumento de Cap*”.

A atribuição de frequências diferentes à difusão, ao *uptake* e ao crescimento da raiz, é necessária para a modelação adequada desses mesmos processos. Tal fica-se a dever ao facto do crescimento da raiz se dar muito mais lentamente do que a difusão de água e nutrientes pelo solo e pela raiz ou do que o *uptake*.

2.3.1 Difusão e Aquisição de Água e Nutrientes

Em cada iteração de difusão, todos os pontos do solo se actualizam por ordem aleatória, o mesmo acontece com os seus seis pontos vizinhos. A água é difundida pelas regras abaixo referidas, que se baseiam num processo de difusão simples. O azoto, sendo solúvel na água, e transportado por esta no solo, só é difundido quando ocorre difusão de água e apenas no sentido em que esta está a ser difundida. Por último, o fósforo é muito pouco móvel, não sendo assim difundido e permanecendo no mesmo local ao longo do modelo (Marschner, 1995).

Tendo em conta estes factores, a difusão dá-se através da seguinte regra, repetida para cada um dos seis vizinhos¹:

$$[H_2O] \text{ dif} = ([H_2O] \text{ vizinho} - [H_2O]) / 2 * \text{"\% Difundida Solo"} / 100$$

$$[H_2O] \text{ final} = [H_2O] + [H_2O] \text{ dif}$$

$$[H_2O] \text{ final do vizinho} = [H_2O] \text{ vizinho} - [H_2O] \text{ dif}$$

$$[N] \text{ dif} = ([N] \text{ vizinho} - [N])$$

Caso $[H_2O] \text{ dif}$ e $[N] \text{ dif}$ sejam negativas:

$$[N] \text{ final} = [N] - [N] \text{ dif} * [H_2O] \text{ dif}$$

$$[N] \text{ final do vizinho} = [N] \text{ vizinho} + [N] \text{ dif} * [H_2O] \text{ dif}$$

Caso $[H_2O] \text{ dif}$ e $[N] \text{ dif}$ sejam positivas:

$$[N] \text{ final} = [N] - [N] \text{ dif} * [H_2O] \text{ dif}$$

¹ Na regra apresentada, os [] denotam concentração.

$$[N] \text{ final do vizinho} = [N] \text{ vizinho} + [N] \text{ dif} * [H_2O] \text{ dif}$$

Para efeitos de difusão, os *sinks* e as fontes do plano externo funcionam como pontos com uma concentração de 0 ou de 1, respectivamente. No caso da difusão ocorrer com estes, não se verifica difusão de azoto.

Depois da actualização do solo, segue-se a difusão entre os módulos da raiz. Começando pelo primeiro que foi criado, a semente, seguindo para os descendentes desta, e assim sucessivamente, aplica-se a seguinte regra, que é semelhante para a água, o azoto, o fósforo e o carbono, e que é repetida sequencialmente para cada descendente:

$$\text{Nutdif} = ([Nut] \text{ desc} - [Nut]) * (\text{Cap desc} * \text{Cap}) / (\text{Cap desc} + \text{Cap})$$

$$\text{Nut final} = \text{Nut} + \text{Nutdif} * \text{"\% Difundida Raiz"}$$

$$\text{Nut final do desc} = \text{Nut desc} - \text{Nutdif} * \text{"\% Difundida Raiz"}$$

Ocorre também difusão entre o módulo da semente e o módulo que representa a parte aérea da planta. Este último serve como *sink* para todos os nutrientes, apresentando uma baixa concentração de água, azoto e fósforo. No entanto, é através do módulo que representa a parte aérea da planta, que a raiz recebe o carbono. No início de cada iteração do modelo, é atribuída ao módulo da semente uma quantidade de carbono igual à necessária para todos os ápices crescerem multiplicada por *"Carbono na planta"*. Pode-se, portanto, com este parâmetro, tornar mais amplo ou restringir o fornecimento de carbono à raiz.

De seguida, os módulos da raiz iniciam a aquisição de água e/ou de nutrientes. Para tal, os módulos que estão a menos de 4 módulos de distância de um ápice, actualizam-se de acordo com a seguinte regra¹:

¹ Na seguinte regra, *"distância"* é igual a 1, se for um ápice; a 0,8, se estiver a um módulo de distância de um ápice e a 0,5, se estiver a dois.

$$\text{Nut dif} = ([\text{Nut}]_{\text{solo}} - [\text{Nut}]) * (\text{Cap solo} * \text{Cap}) / (\text{Cap solo} + \text{Cap}) * \% \text{ "Difundida Raiz" } * \text{dist\~{a}ncia}$$
$$\text{Nut final} = \text{Nut} + \text{Nutdif}$$
$$\text{Nut final do solo} = \text{Nut solo} - \text{Nutdif}$$

Os \u00faltimos dois passos da regra, d\u00e3o-se unicamente caso “*Nut dif*” apresente um valor positivo, pois \u00e9 assumido que a raiz n\u00e3o perde nutrientes para o solo por difus\u00e3o.

O valor *dist\u00e2ncia* serve para simular a perda de capacidade de absor\u00e7\u00e3o de nutrientes da raiz \u00e0 medida que nos afastamos do \u00e1pice.

Os par\u00e2metros “% *Difundida Solo*” e “% *Difundida Raiz*”, definem a percentagem da quantidade m\u00e1xima de nutrientes poss\u00edvel de difundir que \u00e9 efectivamente difundida a cada itera\u00e7\u00e3o. N\u00e3o s\u00f3 servem como forma de simular a velocidade da difus\u00e3o, como s\u00e3o essenciais para permitir uma actualiza\u00e7\u00e3o n\u00e3o s\u00edncrona do solo e da raiz.

2.3.2 Crescimento de um m\u00f3dulo

Ap\u00f3s o *uptake*, todos os m\u00f3dulos da raiz, ou s\u00f3 os \u00e1pices, caso a op\u00e7\u00e3o “*S\u00f3 crescem \u00e1pices*” esteja seleccionada, “decidem” se crescem ou bifurcam, segundo a seguinte regra:

- Caso tenha algum nutriente com uma quantidade abaixo de “*Nuts/Crescimento*”, ou todos acima de “*Max de Nut*”, o m\u00f3dulo n\u00e3o cresce, pois, respectivamente, ou n\u00e3o tem nutrientes suficientes para crescer, ou tem nutrientes a mais e, como tal, n\u00e3o tem necessidade de explorar o solo;
- Caso todos os nutrientes estejam presentes em quantidade superior a “*Nutrientes/Crescimento*”, o m\u00f3dulo cresce. Para definir a direc\u00e7\u00e3o de crescimento, examina todos os pontos desocupados do solo a uma dist\u00e2ncia m\u00e1xima de “*Raio de*”

pesquisa”, escolhe aquele que apresenta a maior concentração do nutriente de que possui menor concentração e cresce em direção a ele. A seleção, no entanto, não é realizada somente com base nos valores de concentração do nutriente em cada um dos cubos de solo. É assumido que a detecção dos nutrientes a uma determinada distância ocorre devido a alguma forma de difusão destes. Como tal, a concentração detectada, num determinado cubo, é dividida pela distância a que este se encontra do ápice. Não existe um limiar de concentração a partir do qual o ápice deixa de detectar os nutrientes, estando o alcance da detecção simplesmente relacionado com o parâmetro *“Raio de pesquisa”*. Caso dois, ou mais, pontos do solo possuam níveis idênticos de concentração do nutriente em causa, é escolhido um deles aleatoriamente. Tanto pode apenas aproximar-se, como pode crescer para ele, caso esteja a apenas 1 de distância. Depois de criar o novo módulo, passa para este *“Nutrientes/Crescimento” * “% Difundida Raiz”* de todos os seus nutrientes. De forma a não deixar para trás pedaços de solo ricos em nutrientes, o ápice só cresce caso o rácio da concentração no solo, do nutriente que possui em menor concentração, pela concentração desse nutriente no ápice, seja inferior a *“Saltar crescimento”*. Acrescente-se que, caso o módulo seja inibido ou o seu nível seja igual a *“Níveis da raiz”* e já possua um descendente, não poderá gerar mais descendentes, pois esse seria criado como pertencendo ao nível seguinte;

- Caso se verifique que a concentração de todos os nutrientes se apresenta acima de *“Nutrientes/Crescimento” * 2*, o módulo bifurca, formando dois módulos, sequencialmente, da forma acima descrita. No entanto, tem 50% de probabilidade de distribuir os nutrientes de forma diferente para cada novo módulo, passando *“Nutrientes/Crescimento” * “% Difundida Raiz” * 0.2* a um e *“Nutrientes/Crescimento” * “% Difundida Raiz” * 0.8* a outro. Este segundo módulo, na próxima iteração, irá crescer outra vez na mesma direção, sem ter necessidade de realizar a verificação de nutrientes. No caso da bifurcação de um ápice, é atribuído aleatoriamente a um dos novos módulos o mesmo nível que o do ápice e o outro passa ao nível superior. Deve notar-se que, mais uma vez, tanto os módulos inibidos, como qualquer módulo com o nível igual a *“Níveis da raiz”*, nunca poderão bifurcar, pois tal implicaria um aumento do nível de, pelo menos, um dos descendentes.

2.4 Implementação

Todo o modelo foi programado em JavaSE 1.6, fazendo uso da biblioteca gráfica JavaView 3.95.001. É composto por cinco classes: *AppletRaizSolo*, *RaizSolo_IP*, *RaizSolo*, *Raiz* e *Solo*. A classe *Raiz*, que representa a raiz, foi criada com uma estrutura de dados em árvore genérica, em que cada nó representa um módulo da raiz, sendo assim as folhas da árvore representativas dos ápices. Cada um dos nós pode ter um número indeterminado de filhos (descendentes) e guarda a referência para o pai (ascendente), assim como para os filhos. A classe *Solo*, que representa o solo, foi criada com base em dois *arrays*, que armazenam os dados de todos os cubos de solo: um de *doubles*, para armazenar a quantidade de nutrientes e um de *booleans*, para armazenar o estado de ocupação. Estes *arrays* são paralelos entre si, sendo que o mesmo índice leva ao mesmo cubo de solo em ambos. Os *arrays* foram criados de forma a que o índice 0 correspondesse às coordenadas (0,0,0). Com o incremento do índice, ocorre um aumento sucessivo da coordenada Z. Quando esta atinge o valor da altura do solo, volta a zero e a coordenada Y é aumentada por um. O mesmo se processa para a coordenada X, que é aumentada quando Y atinge a largura do solo. Pode-se, portanto, facilmente, calcular o índice correspondente a um determinado conjunto de coordenadas, usando-se, para tal, a seguinte equação, implementada como um método no modelo:

$$\text{Índice} = X * \text{"Altura do solo"}^2 * 2 + Y * \text{"Altura do solo"} + Z$$

A classe *RaizSolo*, que serve de projecto para o JavaView, trata das interacções entre a classe *Raiz* e *Solo*, assim como da sua representação gráfica. A classe *AppletRaizSolo*, é uma *applet* que utiliza o projecto de JavaView, neste caso o *RaizSolo*, assim como à sua interface, a classe *RaizSolo_IP*. As classes podem-se representar através do seguinte diagrama:

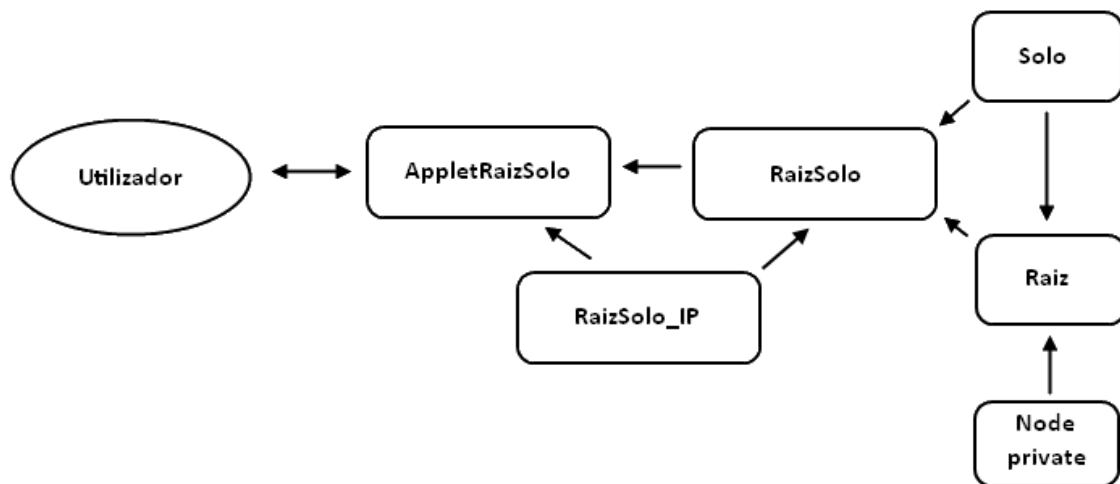


Figura 5 - Diagrama das classes de modelo

O modelo da raiz foi criado como uma *applet* de forma a permitir a fácil utilização deste por qualquer utilizador que possua o Java instalado no seu sistema. O uso da *Java Applet* permite também que o modelo seja corrido a partir de qualquer *browser* que suporte Java. Desta forma, será possível colocar esta *applet* numa página de Internet, permitindo-se o acesso ao modelo a qualquer pessoa interessada.

3. Utilização do Modelo

A interacção com o modelo é realizada através da alteração dos vários parâmetros deste. Para tal, utilizam-se uma série de *sliders* e *checkboxes* presentes no painel de controlo. Para aceder a este, uma das possibilidades será pressionar no botão direito do rato em qualquer lugar da janela da *Applet*, seleccionando-se de seguida a opção *Control Panel*. Não obstante ser possível alterar as opções deste painel, tal não é recomendado, pois são opções inerentes ao *JavaView* que em nada contribuem para a utilização do modelo. Para se aceder às opções do modelo propriamente dito, deve-se posteriormente aceder ao *Project*, que se encontra na secção *Inspector* na barra de menu. Alternativamente, ao invés de se usar o menu auxiliar, pode pressionar-se Ctrl+P, abrindo-se assim, directamente, o painel de controlo do modelo.

Cada *slider* pode variar entre dois valores, para os quais é assegurado um funcionamento correcto do programa. É, no entanto, possível, especificar valores fora dos definidos para o *slider*, escrevendo-os na caixa respectiva. Deve notar-se, que cabe ao utilizador não inserir valores fora do limite dos *sliders* que possam afectar o funcionamento do programa.

No painel de controlo encontram-se quatro divisórias: *Geral*, *Solo*, *Raiz* e *Visualização*. Em cada uma destas podem encontrar-se vários *sliders* que serão enumerados e explicados na próxima secção. Finalizada a explanação, dedica-se uma última secção às opções de visualização do modelo.

3.1.2 Solo

Geral	Solo	Raiz	Visualização
% Difundida Solo	15		> C
% Água envolvente	0.5		> C
Per. mudança água	0		> C
Depósitos de água	1.0		> C
Depósitos de azoto	1.0		> C
Depósitos de fósforo	1.0		> C
Raio dos depósitos	5		> C
Base de fósforo	0.3		> C
Capacidade do solo	1.0		> C

Figura 7 - Painel de parâmetros Solo

- **% Difundida Solo** – Varia entre 1 e 100. Valor predefinido de 15. Define a percentagem do valor de nutrientes que é, efectivamente, difundido entre dois cubos de solo adjacentes, relativamente à quantidade máxima de nutrientes que poderia ser difundida;
- **% Água Envolvente** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.5. Define a percentagem de fontes de água, por oposição a *sinks*, presentes nos planos externos ao modelo, que modelam as condições fronteira;
- **Per. mudança água** – Varia entre 0 e 100. Valor predefinido de 0. Define a periodicidade da redistribuição aleatória de fontes e *sinks* de água nos planos externos;
- **Depósitos de água** – Varia entre 0 e 4. Valor predefinido de 1. Define a densidade de depósitos de água presentes no solo por cada 1000 cubos de solo;
- **Depósitos de azoto** – Varia entre 0 e 4. Valor predefinido de 1 Define a densidade de depósitos de azoto presentes no solo por cada 1000 cubos de solo;

- **Depósitos de fósforo** – Varia entre 0 e 4. Valor predefinido de 1. Define a densidade de depósitos de fósforo presentes no solo por cada 1000 cubos de solo;
- **Raio dos depósitos** – Varia entre 1 e 10. Valor predefinido de 5. Define o raio dos depósitos de água, azoto e fósforo criados;
- **Base de fósforo** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.3. Define o valor máximo de concentração de fósforo atribuído a cada cubo de solo no momento da criação deste. O valor da concentração atribuído segue uma distribuição uniforme;
- **Capacidade do solo** – Varia entre 1 e 10. Valor predefinido de 1. Define o valor da capacidade do solo, isto é, a quantidade máxima de nutrientes que este pode conter.

3.1.3 Raiz

Geral	Solo	Raiz	Visualização
Uptake/ passo	7		> C
% Difundida Raiz	10		> C
Nuts/Crescimento	0.05		> C
Carbono na planta	3.0		> C
Raio de pesquisa	1		> C
Max de Nut	0.9		> C
Max Ramificações	2		> C
Plateau cap	0.8		> C
Aumento de Cap	0.2		> C
Saltar crescimento	1.3		> C
Níveis da raiz	2		> C
Módulos inibidos	0		> C

Figura 8 - Painel de parâmetros Raiz

- **Uptake/passos** – Varia entre 0 e 15. Valor predefinido de 7. Define o número de iterações de *uptake* que ocorrem entre cada fase de crescimento da raiz;
- **% Difundida Raiz** – Varia entre 1 e 100. Valor predefinido de 10. Define a percentagem do valor de nutrientes que é, efectivamente, difundido entre dois módulos da raiz, relativamente à quantidade máxima que poderia ser difundida;
- **Nuts/Crescimento** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.05. Define a quantidade de cada nutriente necessária num determinado módulo para este se poder ramificar;
- **Carbono na planta** – Varia entre 0 e 4.5. Valor predefinido de 3. Define o valor pelo qual é multiplicada a quantidade base de carbono que a planta fornece à raiz;
- **Raio de pesquisa** – Varia entre 1 e 3. Valor predefinido de 1. Define a distância máxima de pesquisa que é permitida a um módulo na procura do cubo de solo com a maior concentração de nutriente;
- **Max de Nut** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.9. Define a concentração que, se for ultrapassada por todos os nutrientes do módulo, leva a que este não se ramifique, reflectindo uma situação em que o módulo tem nutrientes suficientes para não continuar a pesquisar por mais no solo;
- **Max Ramificações** – Varia entre 0 e 17. Valor predefinido de 2. Define o número máximo de ramificações que um determinado módulo pode criar;
- **Plateau cap** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.8. Define a concentração que, se for ultrapassada por qualquer nutriente num módulo, leva a que este aumente a sua capacidade;

- **Aumento de cap** – Varia entre 0 e 1. Valor predefinido de 0.2. Define o valor do aumento de capacidade que ocorre quando um módulo apresenta uma elevada concentração de um determinado nutriente;
- **Saltar crescimento** – Varia entre 1.1 e 4.0. Valor predefinido de 1.3. Define o valor do rácio da concentração no solo do nutriente que o módulo possui em menor concentração, pela concentração desse nutriente no módulo a partir do qual a raiz não cresce;
- **Níveis da raiz** – Varia entre 1 e 5. Valor predefinido de 2. Define o máximo de níveis permitidos à raiz;
- **Módulos inibidos** – Varia entre 0 e 5. Valor predefinido de 0. Define a distância, em módulos inibidos, entre dois módulos não inibidos, numa determinada cadeia de módulos.

3.1.4 Visualização

Geral	Solo	Raiz	Visualização
Tamanho dos pontos	1.0	< [Slider] >	C
Tamanho da Raiz	3.0	< [Slider] >	C
Vista Corte X	0	< [Slider] >	C
Vista Corte Y	0	< [Slider] >	C
Vista Corte Z	0	< [Slider] >	C

Figura 9 - Painel de parâmetros Visualização

- **Tamanho dos pontos** – Varia entre 0 e 3. Valor predefinido de 1. Define o tamanho dos pontos que representam o centro dos cubos de solo na visualização do modelo;

- **Tamanho da raiz** – Varia entre 0 e 6. Valor predefinido de 3. Define a grossura da raiz na visualização do modelo;
- **Vista Corte X** – Varia entre 0 e a largura do paralelepípedo. Valor predefinido de 0. Se superior a 0, torna apenas os pontos do solo no plano perpendicular ao eixo dos X visíveis, sendo o valor da abcissa do ponto de intersecção indicado pela variável;
- **Vista Corte Y** – Varia entre 0 e a largura do paralelepípedo. Valor predefinido de 0. Torna apenas os pontos do solo no plano perpendicular ao eixo dos Y visíveis, sendo o valor da abcissa do ponto de intersecção indicado pela variável;
- **Vista Corte Z** – Varia entre 0 e a altura do paralelepípedo. Valor predefinido de 0. Torna apenas os pontos do solo no plano perpendicular ao eixo dos Z visíveis, sendo o valor da abcissa do ponto de intersecção indicado pela variável.

3.2 Visualização do Modelo

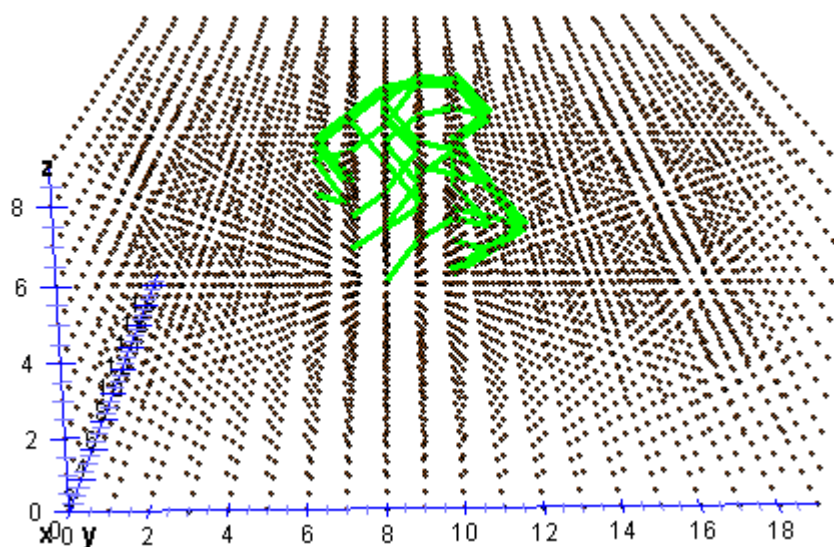


Figura 10 - Exemplo de visualização sem cortes e com solo normal

De forma a se poder observar os resultados do modelo, o solo e a raiz, modelados tridimensionalmente, são apresentados numa representação bidimensional que pode ser movida e rodada, usando-se, para tal, movimentos de arraste do rato. Juntamente com estes, são também apresentados os eixos das coordenadas do solo, que estão alinhados pelos centros de cada um dos cubos. Acedendo-se ao menu auxiliar, é também possível ampliar a visualização do modelo, através do *Scale*. Com o uso do painel de controlo, é também possível manipular o que é representado através de vários *sliders* e *checkboxes*. De forma a se visualizar uma projecção bidimensional da raiz, poder-se-á aceder ao *Control Panel* e, de seguida, na secção *Inspector* do menu, escolher *Camera*. Uma vez aqui, na primeira divisória, poder-se-á escolher que tipo de projecção se deseja.

Através da opção "*Por iterações*", é possível seleccionar se o crescimento da raiz é apresentado gradualmente, ou se é apenas apresentado o resultado final. Se esta opção estiver desligada, ao se pressionar no "*Recriar / Próxima Iteração*", após o período de computação, é directamente apresentado o resultado final. Caso contrário, só se dá a primeira iteração, sendo necessário pressionar o "*Recriar/ Próxima Iteração*" para o programa computar e mostrar os resultados da próxima iteração. É portanto possível, seguir o processo de crescimento da raiz passo a passo, de forma a melhor o compreender. A notar que, neste modo, a restrição de "*Nº de iterações*" não se aplica, apesar de deixar de ser possível a realização de mais iterações caso a raiz atinja uma parede (quando a opção respectiva estiver ligada).

A opção "*Cor do solo:*", permite escolher o que a cor de cada ponto do solo representa. Por defeito, apresenta-se na opção "*Normal*", em que todos os pontos são representados em cor castanha. Com esta opção, a cor do solo não possui qualquer significado. As opções "*Água*", "*Fósforo*" e "*Azoto*", atribuem a cada ponto uma cor, dentro do gradiente de branco a preto. Quanto mais próximo do branco o ponto for, menor a concentração do nutriente seleccionado presente nele; quanto mais próximo do preto, maior a concentração. Por último, as opções "*Raiz Água*", "*Raiz Fósforo*", "*Raiz Azoto*" e "*Raiz Carbono*", tornam apenas visíveis os pontos do solo que estão ocupados por módulos da raiz. Estes apresentam o mesmo esquema de cores que as opções anteriormente referidas, mas a cor do ponto, ao invés de representar a

concentração do nutriente no solo, representa a concentração no módulo da raiz que ocupa esse ponto.

De forma a salientar melhor a cor dos pontos, ou a visualizar melhor a raiz, pode utilizar-se o *slider* “*Tamanho dos pontos*” para aumentar, diminuir, ou mesmo remover, os pontos do solo. Usando o *slider* “*Tamanho da Raiz*”, pode também aumentar-se, diminuir, ou remover a raiz, de forma a se visualizar melhor o solo.

Sendo que, compreender a distribuição dos nutrientes observando o bloco de pontos na totalidade é quase impossível, de forma a facilitar esta observação, pode visualizar-se o solo em cortes perpendiculares aos eixos do X, Y e Z. Para tal, usam-se os *sliders* “*Vista Corte X*”, “*Vista Corte Y*” e “*Vista Corte Z*”, respectivamente.

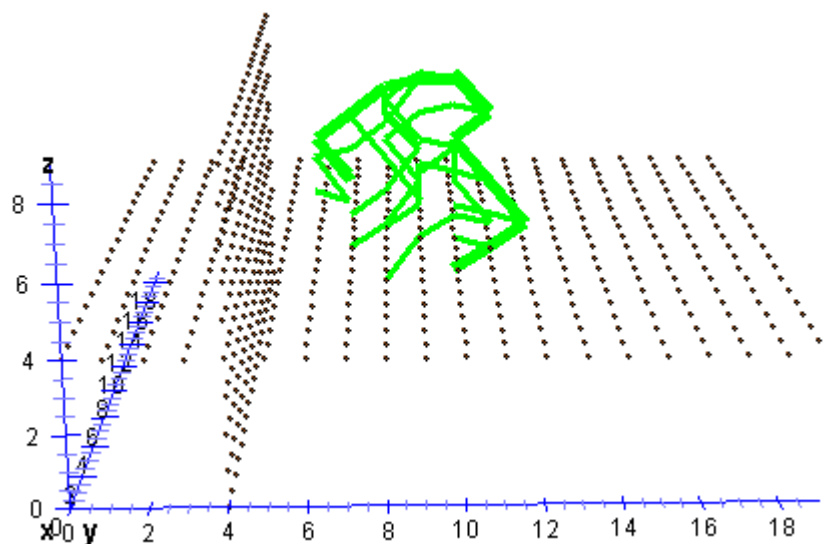


Figura 11 - Exemplo de visualização com corte em X=4 e Z=4

No fundo da janela do painel de controlo, encontram-se ainda sete informações que vão sendo actualizadas à medida que o modelo corre:

- “*Progresso:*” – Indica a percentagem de iterações já concretizadas relativamente ao total de iterações inicialmente definidas em “*Nº de iterações*”;
- “*Nº de pontos do solo ocupados:*” – Indica o número de pontos do solo que estão ocupados por módulos da raiz;

- “*Nº de pontos ocupados no corte:*” – Indica o número de pontos do solo que estão ocupados por módulos da raiz no corte em foco;
- “*Nº de ápices:*” – Indica o número total de ápices presentes na raiz;
- “*Água cedida à planta:*”, “*Fósforo cedido à planta:*” e “*Azoto cedido à planta:*” – Indicam a quantidade de água, fósforo ou azoto que foi difundido da raiz para a parte aérea da planta, desde o início do crescimento da raiz.

4. Discussão

Como afirmado inicialmente, para além da criação de um modelo de crescimento de raízes no solo baseado em modelos de enxame, o objectivo desta dissertação não era analisar em profundidade o modelo criado, descobrindo que valores permitiriam replicar e prever arquitecturas de tipos de raízes exactos, mas sim descobrir se será viável usar a propriedade de *Swarm Intelligence* de forma a explicar as decisões tomadas pelas raízes no seu desenvolvimento. De forma a se conseguir responder a esta última questão, ter-se-á de observar algumas das raízes resultantes do modelo. Deve notar-se que as raízes seleccionadas para aqui comentar não são, de forma alguma, as únicas obtidas através do modelo que apresentam as características descritas, sendo os seus comportamentos facilmente replicáveis com o uso do modelo.

Foi simulada uma raiz com os seguintes parâmetros:

- **Nº de iterações** – 500;
- **Altura do Solo** – 20;
- **Difusões/ passo** – 7;
- **% Difundida Solo** – 15;
- **% Água Envolvente** – 0,5;
- **Per. mudança água** – 20;
- **Depósitos de água** – 1,0;
- **Depósitos de azoto** – 1,0;
- **Depósitos de fósforo** – 1,0;
- **Raio dos depósitos** – 5;
- **Base de fósforo** – 0,3;
- **Capacidade do solo** – 1,0 ;
- **Uptake/ passo** – 7;
- **% Difundida Raiz** – 15;
- **Nuts/Crescimento** – 0,05;
- **Carbono na planta** – 3,0;
- **Raio de pesquisa** – 2;
- **Max de Nut** – 0,9;
- **Max Ramificações** – 2;
- **Plateau cap** – 0,8;
- **Aumento de cap** – 0,2;
- **Saltar crescimento** – 1,3;
- **Níveis da raiz** – 3;
- **Módulos inibidos** – 2.

A simulação acabou na 234ª iteração, quando um ápice da raiz atingiu a borda do solo. A opção “*Só crescem ápices*” estava desactivada e a opção “*Parar nas paredes*” activada, tendo-se obtido a seguinte raiz:

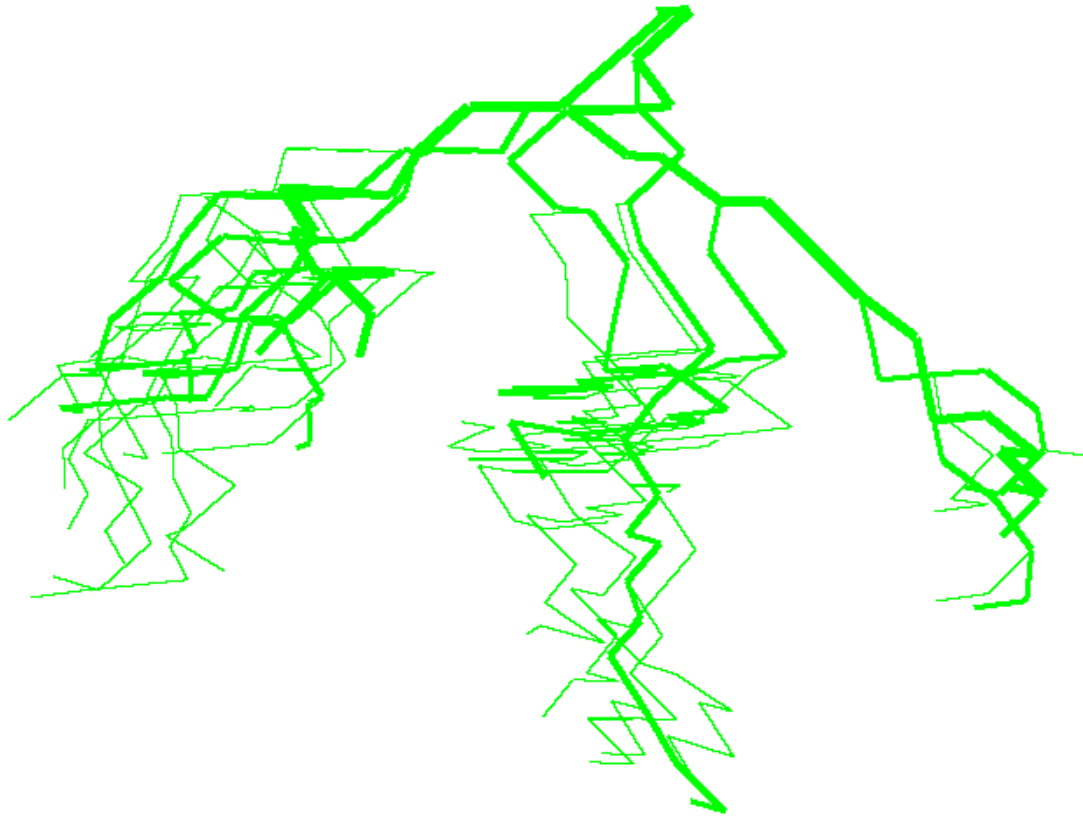


Figura 12 - Raiz simulada 1 em solo heterogéneo

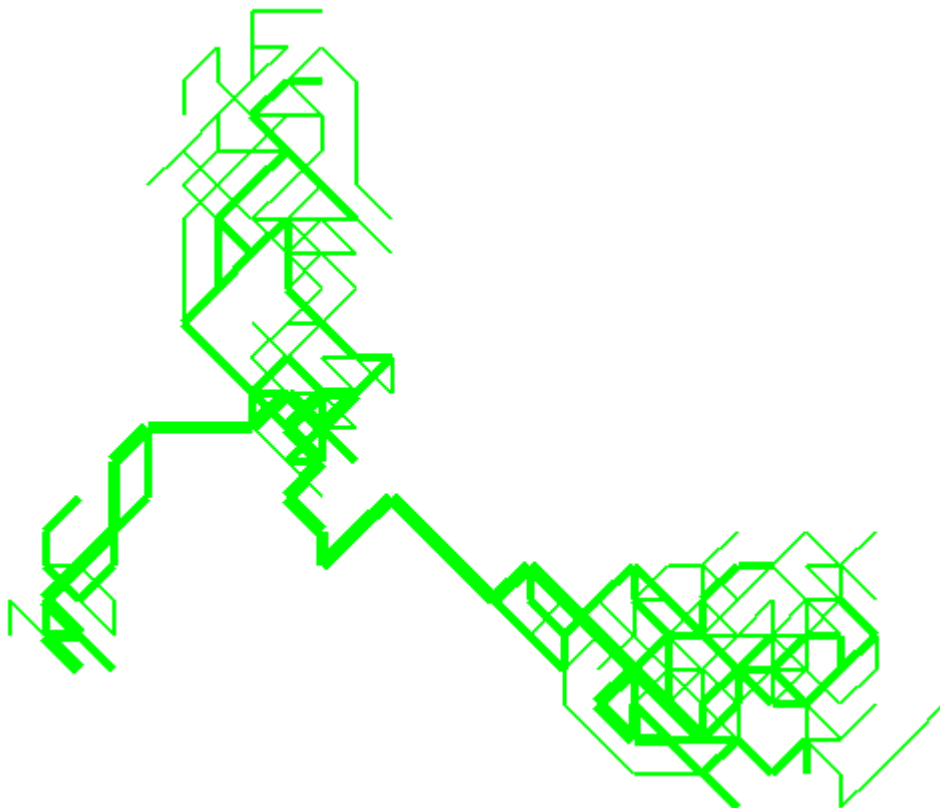


Figura 13 - Projecção sobre o plano XY da raiz simulada 1 (vista de topo)

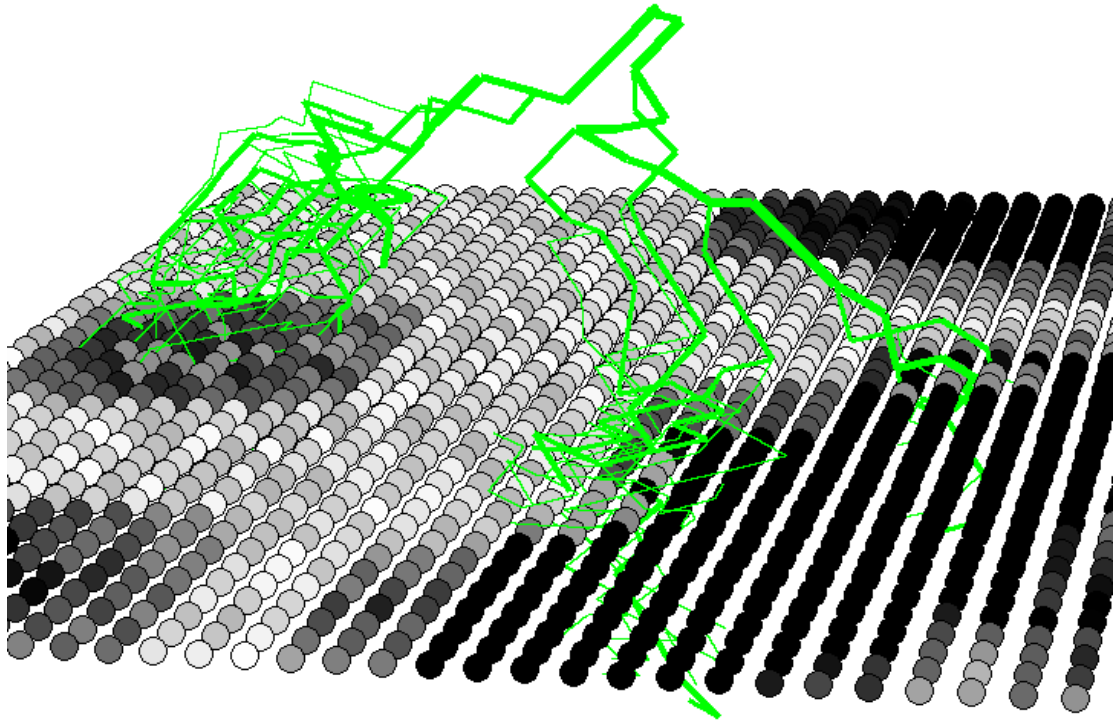


Figura 14 - Raiz simulada 1 e solo em corte a demonstrar os níveis de fósforo
 Cada ponto representa um cubo de solo, sendo uma maior concentração de fósforo denotada por uma cor mais escura.

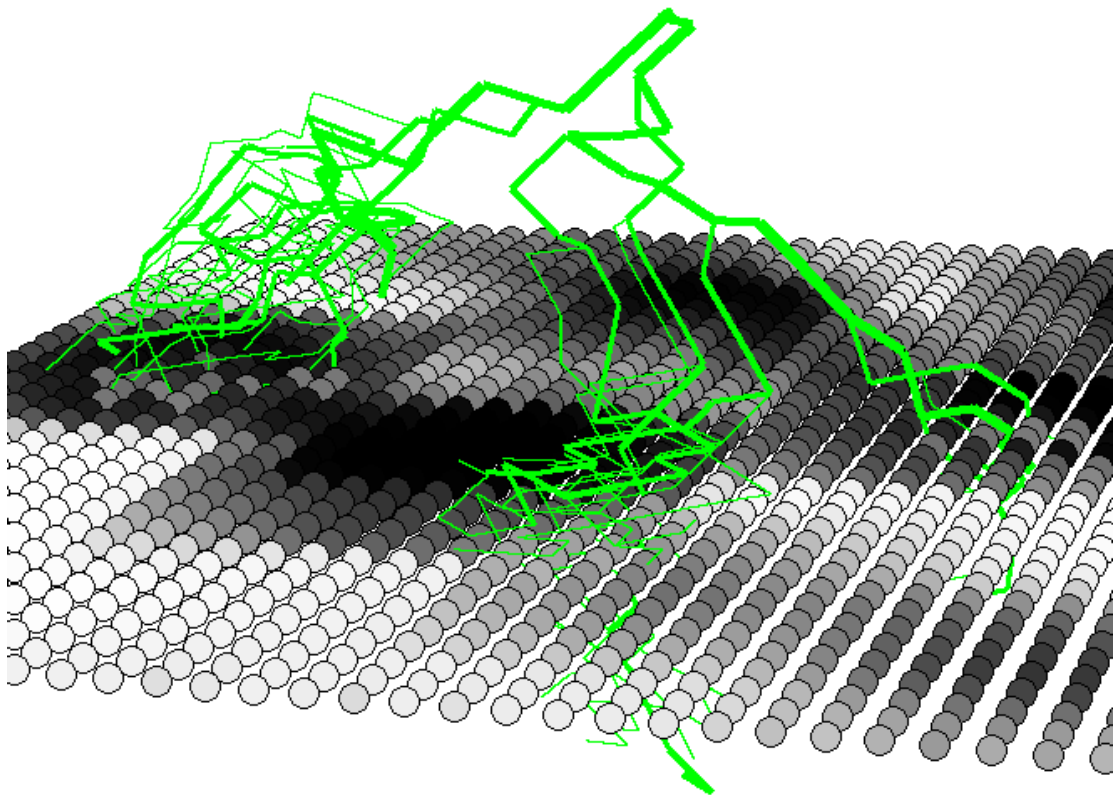


Figura 15 - Raiz simulada 1 e solo em corte a demonstrar os níveis de azoto
 Cada ponto representa um cubo de solo, sendo uma maior concentração de azoto denotada por uma cor mais escura.

Ao se observar a raiz criada, vê-se claramente que, pelo menos duas das três ramificações principais criadas, exploraram uma secção de solo que continha uma quantidade abundante tanto de fósforo como de azoto. Sendo que a água não era limitante, existindo em grande quantidade por todo o solo, seria efectivamente de esperar que a raiz seguisse em busca de locais que apresentassem uma concentração máxima dos outros dois nutrientes. No entanto, quando se olha para a terceira ramificação principal da raiz, a um primeiro impulso, pode-se ser levado a pensar que não apresentou um método de exploração robusto, pois explorou uma área do solo não muito rica nem fósforo, nem em azoto. Apesar desta última observação estar correcta, a conclusão dela retirada está certamente errada. Com uma observação mais cuidada, verifica-se que os ápices “seleccionaram” o local onde o depósito de fósforo e o depósito de azoto se cruzavam, maximizando assim a quantidade de cada nutriente passível de ser obtida por cada cubo de solo. A constatação dos locais de solo explorados pela raiz tem especial interesse à luz das regras a partir das quais cada ápice se rege. Lembre-se que, os ápices, tomam apenas em consideração, num determinado momento, a busca de um só tipo de nutriente, particularmente, daquele que está em menor concentração no ápice. O facto de, com esta regra, as secções de solo “escolhidas” pela raiz a explorar maximizarem a concentração de ambos os nutrientes é, portanto, de salientar, pois demonstra claramente como, com uma regra simples, podem surgir comportamentos bastante mais complexos de exploração do solo.

O crescimento das raízes é, muitas vezes, altamente assimétrico, o que reflecte a sua habilidade de se adaptar aos factores ambientais, como, por exemplo, a presença ou ausência de nutrientes (López-Bucio et al., 2003). É conhecido, que as raízes de muitas espécies de plantas demonstram surtos de crescimento e ramificação quando encontram depósitos de nutrientes, de forma a concentrarem os recursos necessários ao crescimento da raiz na área de solo que fornecerá o maior benefício de captura de nutrientes (Forde e Lorenzo, 2001). Também nesta simulação se verifica tal fenómeno, notando-se visivelmente que, inicialmente, a raiz começa a expandir-se sem muitas ramificações, só começando efectivamente a ramificar ao atingir secções de solo com concentrações elevadas de nutrientes. Outra característica reportada, é o

facto das raízes apresentarem uma arquitectura mais curta, densa e compacta quando em meios ricos em nutrientes, comparativamente a meios menos ricos (Forde e Lorenzo, 2001). Para efeitos de comparação, simulou-se uma raiz com os mesmos parâmetros que a anterior, exceptuando no número de depósitos dos vários nutrientes, que foram elevados ao máximo, de forma a se conseguir uma presença máxima constante de todos os nutrientes em todos os cubos de solo. A simulação acabou na 182ª iteração e obteve-se o seguinte resultado:



Figura 16 - Raiz simulada 2 em solo homogéneo

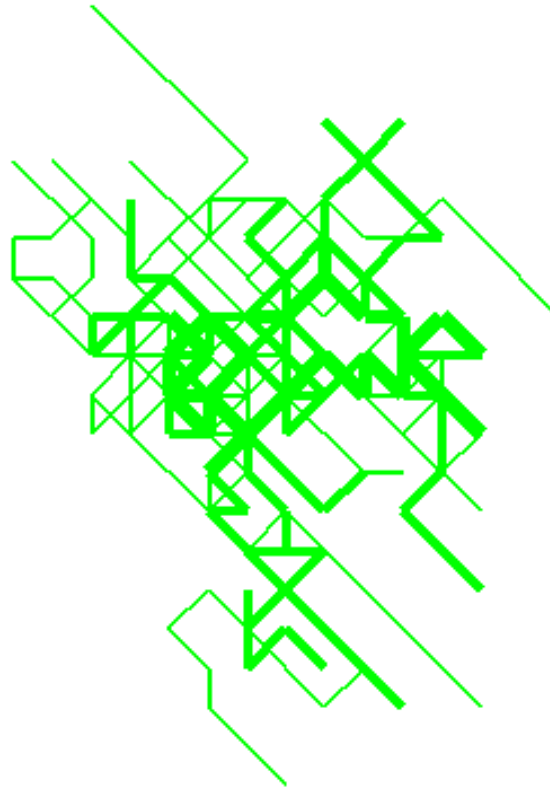


Figura 17 - Projecção sobre o plano XY da raiz simulada 2 (vista de topo)

Ao se observar o resultado, constata-se que também esta resposta parece ser reproduzida no modelo.

Comparando as duas raízes aqui simuladas com as que poderíamos observar na natureza, podemos associar a segunda ao que seria de esperar de uma raiz num meio cultivado, enquanto que a primeira corresponderia a uma raiz que se tenha desenvolvido num meio mais heterogéneo (Hinsinger et al., 2005; Hodge, 2004).

Como será então que os ápices se conseguem coordenar de forma a construir uma estrutura global proveitosa à planta? Ao se observar a distribuição de nutrientes pela raiz, verifica-se que quase todos os módulos de uma raiz apresentam concentrações de nutrientes semelhantes entre si, independentemente da concentração desse nutriente presente no cubo de solo que ocupam.

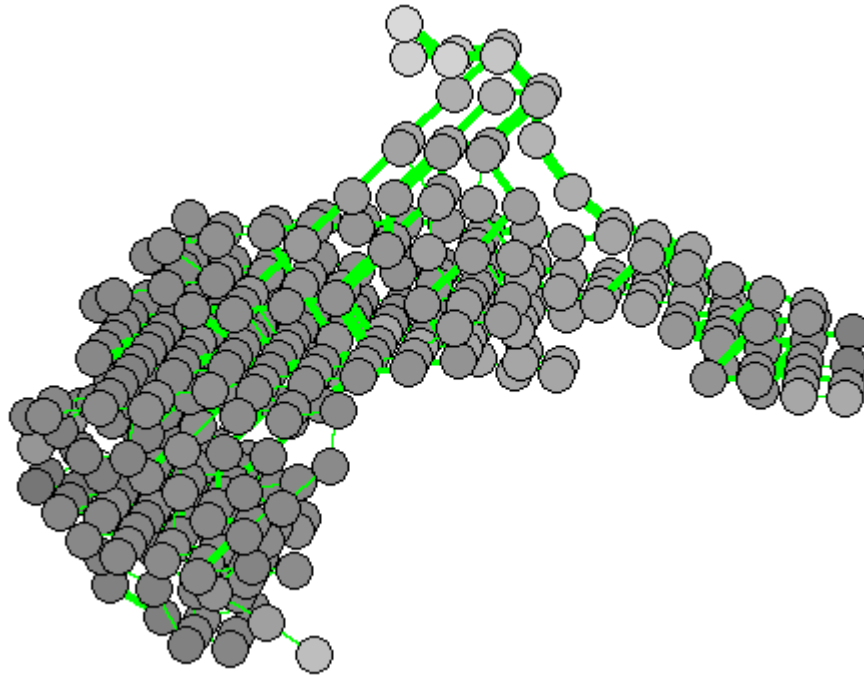


Figura 18 - Distribuição de azoto numa raiz simulada com solo heterogêneo
 Cada ponto representa a concentração de azoto no módulo da raiz respectivo. Uma maior concentração de azoto é denotada por uma cor mais escura.

Conclui-se, portanto, que os ápices equilibram a sua falta de conhecimento do estado global da raiz através do processo de difusão interna de nutrientes. Desta forma, o ápice consegue, através da concentração de nutrientes presentes nele mesmo, obter uma “perspectiva” geral dos níveis de nutrientes no todo da raiz. Se um determinado nutriente é mais rapidamente difundido do ápice para os seus vizinhos, é porque este se encontra em falta no resto da raiz. Este escoamento do nutriente faz com que a concentração deste se mantenha sempre baixa no ápice, levando-o a continuar a pesquisar por esse nutriente apesar de, do ponto de vista do ápice, este ser abundante. Outro fenómeno de coordenação já verificado em várias raízes, é a capacidade dos ápices se evitarem uns aos outros, não ocorrendo, assim, competição interna entre eles (Falik et al., 2006). Já existindo explicações para este fenómeno que envolvem a comunicação entre os ápices através de compostos químicos, é possível complementá-las através do modelo (Hodge, 2009). No processo de exploração do solo, cada ápice retira nutrientes no ponto do solo que ocupa. Esse ponto passa a funcionar como um *sink* do nutriente que está a ser adquirido pelo ápice, visto baixar a concentração desse nutriente no cubo de solo. Este, por difusão, irá retirar nutrientes

dos cubos de solo que o rodeiam, e assim sucessivamente, gerando-se um gradiente de concentração como o visível na seguinte imagem:

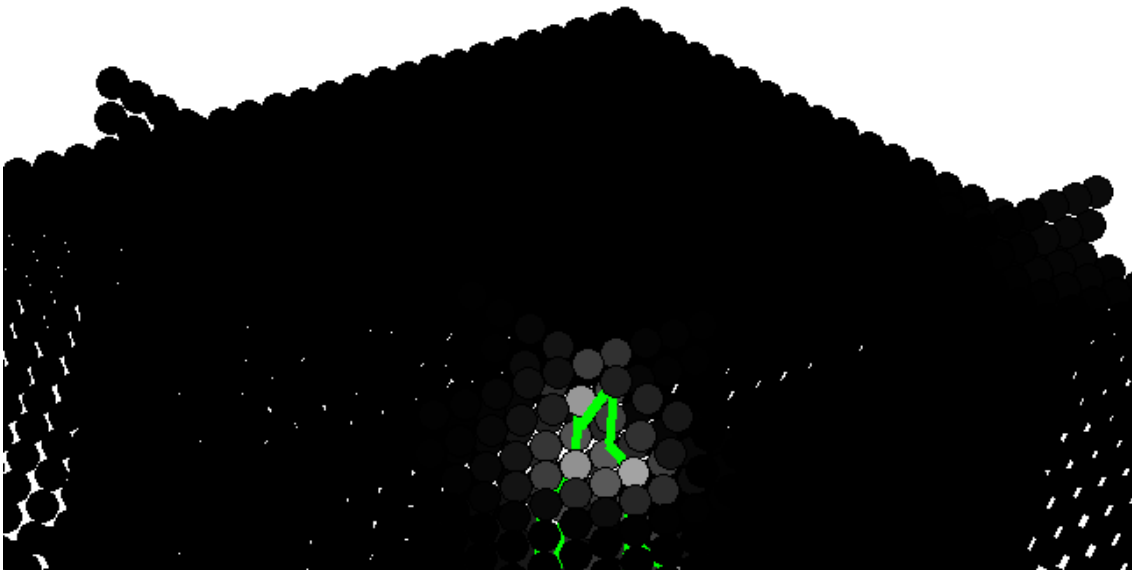


Figura 19 - Exemplo de gradiente de depleção de azoto no solo

Cada ponto representa um cubo de solo, sendo uma maior concentração de azoto denotada por uma cor mais escura. Estão visíveis na imagem três cortes do solo: um perpendicular ao eixo dos X; um perpendicular ao eixo dos Y e um perpendicular ao eixo dos Z.

Sendo que, pelas razões previamente explicitadas, a grande maioria dos ápices estarão todos à procura de secções de solo com grande concentração do mesmo nutriente, ao se gerar este gradiente de concentração à volta de cada ápice, assegura-se que outros ápices evitarão essas zonas, pois apresentarão uma baixa concentração do nutriente pelo qual pesquisam. Esta justificação não é aplicável, no entanto, no presente modelo, caso o nutriente em falta seja o fósforo, pois este não se difunde. Tal não é de todo sem sentido, pois se não ocorre difusão, também não é relevante que existam ápices próximos uns dos outros, visto não ocorrer competição entre estes.

4.1 Limitações do Modelo e Possibilidades Para Futuros Estudos

Obviamente, que o modelo apresentado não é isento de limitações. Talvez a mais óbvia se prenda com o facto do solo ser apresentado em cubos, forçando, não só, a raiz a crescer sempre em módulos de tamanho equivalente, como também forçando o modelo a um processo de crescimento discreto. Outra limitação do modelo, esta

mais directamente relacionada com a exploração do solo por raízes, é a omissão da associação mutualística realizada entre certas raízes e fungos, as micorrizas, assim como dos pelos radiculares, sendo que ambos contribuem para uma melhor aquisição de nutrientes por parte da raiz (Smith e Read, 2008). Finalmente, as relações entre a raiz e a parte aérea da planta foram também extremamente simplificadas. Não obstante, crê-se que para o objectivo proposto neste trabalho, nenhuma destas limitações falseia os resultados obtidos.

Com base no aqui comentado e discutido, crê-se que, apesar das limitações presentes no modelo, este produz estruturas que se assemelham, razoavelmente, a raízes, apresentando, no seu todo, uma estratégia de exploração do solo adequada. Verificou-se, também, que o modelo replica as respostas mais gerais e mais conhecidas das raízes às várias distribuições de nutrientes no solo. Tendo em conta estas constatações, não é possível negar a viabilidade da interpretação do crescimento das raízes como uma forma de *Swarm Intelligence* emergente dos comportamentos simples e locais realizados ao nível dos ápices. Muito pelo contrário, as observações realizadas, no decorrer deste trabalho, parecem reforçar a hipótese. Serão, assim, sem dúvida, necessários mais trabalhos para se poder obter uma conclusão definitiva sobre a relevância deste tipo de inteligência no crescimento das raízes.

De forma a, no futuro, se analisar melhor o modelo, seria de recomendar uma análise mais aprofundada deste, recorrendo, por exemplo, a algoritmos evolutivos com o objectivo de otimizar os parâmetros de forma a se obter a melhor estratégia de exploração do solo possível. Uma outra estratégia para analisar o modelo, seria a comparação de uma simulação de um tipo específico de raiz, ou da raiz de uma determinada planta, com uma real, que se tenha desenvolvido num solo com uma distribuição de nutrientes idêntica à do modelo. Apesar de não ser possível pôr em prática a experiência referida nesta versão do modelo, visto não se poder definir explicitamente a distribuição de nutrientes inicial, esta funcionalidade poderá ser facilmente acrescentada ao modelo, se surgir necessidade. Admite-se, assim, que haja um leque de oportunidades de estudo fornecidas por este modelo não referidas e/ou aprofundadas nesta dissertação que serão certamente interessantes de estudar em futuros trabalhos.

Bibliografia

- Baldwin J. P., Nye P. H., Tinker P. B. (1973) Uptake of solutes by multiple root systems from soil III—A model for calculating the solute uptake by a randomly dispersed root system developing in a finite volume of soil. *Plant and Soil* 38, 621–635.
- Baluska F., Mancuso S., Volkmann D. (2004) Root apices as plant command centres: the unique ‘brain-like’ status of the root apex transition zone. *Biologia (Bratislava)* 59 (Suppl. 13), 1–13
- Baluska F., Lev-Yadun S., Mancuso S. (2010) Swarm intelligence in plant roots. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 682–683.
- Barnes A., Greenwood D. J., Cleaver T. J. (1976) A dynamic model for the effects of potassium and nitrogen fertilizers on the growth and nutrient uptake of crops. *The Journal of Agricultural Science* 86, 225–244.
- Bland W. L., Jones C. A. (1992) Improved root growth and water uptake in the EPIC model. *Journal of Plant Nutrition* 15, 1039–1046.
- Claassen N., Syring K. M., Jungk A. (1986) Verification of a mathematical model by simulating potassium uptake from soil. *Plant and Soil* 95, 209–220.
- Darwin E. (1800) *Phytologia: or, The philosophy of agriculture and gardening*. P. Byrne, London.
- Diggle A. J. (1988) ROOTMAP – a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant and Soil* 105, 169–178.

- Dunbabin V., Diggle A., Rengel Z. (2002) Simulation of field data by a three-dimensional model of interactive root growth. *Plant and Soil* 239, 39-54.
- Dunbabin V. (2006) ROOTMAP, three dimensional root architecture model. Method Sheet 5.1. In: Luster J, Finlay R (eds) Handbook of Methods Used in Rhizosphere Research. Birmensdorf, Swiss Federal Research Institute WSL. 493-494.
- Dunbabin V. (2007) Simulating the role of rooting traits in crop-weed competition. *Field Crops Research* 104, 44-51.
- Falik O., de Kroon H., Novoplansky A. (2006) Physiologically mediated self/nonsel root discrimination in *Trifolium repens* has mixed effects on plant performance. *Plant Signaling & Behavior* 1, 116–121.
- Fitter A. H., Strickland T. R., Harvey M. L. and Wilson G. W. (1991) Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist* 119, 375–382.
- Forde B., Lorenzo H. (2001) The nutritional control of root development. *Plant and Soil* 232, 51-68.
- Gerwitz A., Page E. R. (1974) An empirical mathematical model describe plant root systems. *Journal of Applied Ecology* 11, 773–781.
- Habib R., de Cockborne A. M., Monestiez P., Lafolie F. (1989) An experimental test of a nitrogen uptake and partitioning model for young trees. *Tree Physiology* 5, 403–421.
- Hackett C., Rose D. (1972) A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. *Australian Journal of Biological Science* 25, 669-679.

- Herkelrath W. N., Miller E. E., Gardner W. R. (1977) Water uptake by plants: II. The root contact model. *Soil Science Society of America Journal* 41, 1039–1043.
- Hinsinger P., Gobran G. R., Gregory P. J., Wenzel W. W. (2005) Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist* 168, 293-303.
- Hodge A. (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162, 9-24.
- Hodge A. (2009) Root decisions. *Plant, Cell and Environment* 32, 628–640.
- Hutchings M. J., John E. A. (2003) Distribution of roots in soil, and root foraging activity. In: de Kroon H, Visser EJW, eds. *Root ecology*. Ecological studies, Vol. 168. Berlin, Springer-Verlag.
- Jourdan C., Rey H. (1997) Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system: I. The model. *Plant and Soil* 190, 217–233.
- Lafolie F., Bruckler L., Tardieu F. (1991) Modeling root water potential and soil-root water transport. I. Model presentation. *Soil Science Society of America Journal* 55, 1203–1212.
- López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Herrera-Estrella L. (2003) The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology* 6, 280–287.

- Lynch J. P., Nielsen K. L., Davis R. D., Jablokow A. G. (1997) SimRoot: modelling and visualization of root systems. *Plant and Soil* 188, 139-151.
- Lungley D. R. (1973) The growth of root systems – A numerical computer simulation model. *Plant and Soil* 38, 145–159.
- Marschner H., (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants (Second Edition), Londres, Academic Press.
- Nielsen K. L., Lynch J., Jablokow A. G., Curtis P. S. (1994) Carbon cost of root systems: an architectural approach. *Plant and Soil* 165, 161–169.
- Pages L., Aries F. (1988) SARAH: modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* 8, 889–896.
- Pages L., Jordan M. O., Picard D. (1989) A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil* 119, 147–154.
- Pages L., Vercambre G., Drouet J. L., Lecompte F., Collet C., Le Bot J. (2004) Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil* 258, 103-119.
- Passioura J. B. (1963) A mathematical model for the uptake of ions from the soil solution. *Plant and Soil* 18, 225–238.
- Porter J. R., Klepper B., Belford R. K. (1986) A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat. *Plant and Soil* 92, 133–145.

- Protopapas A. L., Bras R. L. (1987) A model for water uptake and development of root systems. *Soil Science* 144, 352–366.
- Robinson D., Hodge A., Fitter A.H. (2003) Constraints on the form and function of root systems. In: de Kroon H, Visser EJW, eds. *Root ecology. Ecological studies*, Vol. 168. Berlin, Springer-Verlag.
- Rose D. A. (1983) The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* 75, 405–415.
- Simões L. F., Cruz C., Ribeiro R. A., Correia L., Seidl T., Ampatzis C., Izzo D. (2011) Path Planning Strategies Inspired by Swarm Behaviour of Plant Root Apexes. Technical Report 09/6401 of European Space Agency, Advanced Concepts Team. Ariadna Final Report.
- Smith S. E., Read D. J. (2008) *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)*, Londres, Elsevier.
- Taylor H. M., Klepper B. (1975) Water uptake by cotton root systems: an examination of assumptions in the single root model. *Soil Science* 120, 57–67.
- Tsegaye T., Mullins C. E., Diggle A. J. (1995) Modelling pea (*Pisum sativum*) root growth in drying soil. A comparison between observations and model predictions. *New Phytologist* 131, 179-189.