

Università degli studi di Napoli Federico II

Dipartimento di Agraria

Dottorato di ricerca in

Sustainable agricultural and forestry systems and food security

Tesi di dottorato

Modellizzazione della stanchezza del terreno in sistemi agricoli ed ecologici con approccio System Dynamics

Mauro Moreno

Tutor

Prof. Stefano Mazzoleni

XXXV ciclo

Sommario

1	Introduzione	4
1.1	Stanchezza del terreno e Plant Soil Negative-Feedback	4
1.2	La scoperta dell'effetto auto-inibitorio del Self-DNA	6
1.3	Uso della System Dynamics per l'analisi della stanchezza del terreno	7
2	Agricoltura e sostenibilità nel deserto, l'insediamento romano di Umm al-Dabadib	10
2.1	Introduzione	10
2.2	Acqua e gestione irrigua	11
2.3	Disposizione ed estensione dei campi coltivati	12
2.4	Gestione agronomica	13
2.5	Modellizzazione concettuale del sistema agrario di Umm Al-Dabadib	15
2.6	Implementazione del modello	17
2.7	Simulazioni	20
2.8	Stima della popolazione di Umm al-Dabadib	22
2.9	Conclusioni	25
3	Monocolture intensive e stanchezza del terreno, il caso studio della coltivazione della palma da olio in Indonesia e Malesia	26
3.1	Introduzione	26
3.2	Modellizzazione concettuale ed implementazione	28
3.3	Simulazioni	35
3.4	Discussione e conclusioni	38
4	Morfogenesi di anelli ed archi nei Fairy Rings	53
4.1	Introduzione	53
4.2	Modello concettuale	55
4.3	Modello matematico	55
4.4	Simulazioni	56
4.5	Conclusioni	60
5	Modellizzazione delle interazioni pianta-fungo nei <i>Fairy Rings</i>	62
5.1	Introduzione	62
5.2	Modello matematico	66
5.3	Simulazioni	69
5.4	Conclusioni	74
6	Conclusioni	76
7	Bibliografia	78

1 Introduzione

1.1 Stanchezza del terreno e Plant Soil Negative-Feedback

Il termine *stanchezza del terreno* (SDT) (in inglese: *Soil-Sickness*) è utilizzato tradizionalmente in ambito agrario per indicare le problematiche che si presentano quando la stessa specie viene ripetutamente coltivata nello stesso campo (Zucconi, 2003; Huang *et al.*, 2013; Cesarano *et al.*, 2017). La SDT può essere intesa come la declinazione strettamente agraria del fenomeno noto in ecologia vegetale come *Plant Soil Negative-Feedback* (PSNF) (De Long *et al.*, 2023) che identifica l'incompatibilità tra un substrato ed una specie botanica scaturita dalla crescita della specie stessa sullo stesso substrato. In condizioni di SDT l'apparato radicale delle piante si sviluppa in modo stentato e fatica ad assorbire nutrienti ed acqua, il vigore, la crescita e la produttività diminuiscono, mentre aumenta la sensibilità agli stress biotici ed abiotici (Zucconi, 2003). La germinazione dei semi e l'attecchimento delle giovani piante rappresentano le fasi colturali più sensibili, non a caso il problema del reimpianto di specie arboree su terreni stanchi viene solitamente indicato e studiato con il termine specifico "malattia da reimpianto" (o da ristoppio) (Mai & Abawi, 1978; Winkelmann *et al.*, 2019).

La SDT è un problema noto agli agricoltori da centinaia o migliaia di anni, verosimilmente era già osservato dalle prime popolazioni umane sedentarie che praticavano l'agricoltura utilizzando gli stessi appezzamenti di terra per più anni consecutivi (Gupta, 2004). Alcune prime testimonianze chiare di metodi per il controllo della STD in Europa e nell'area mediterranea risalgono ad autori di epoca greca e romana, tra cui: Teofrasto, Senofonte, Varro e Columella. Questi autori descrivono le pratiche del maggese, della rotazione colturale e della consociazione (Xenophon, 1914; White, 1970; Tilly, 1973; Papanastasis *et al.*, 2004). Diversi studi suggeriscono che, nello stesso periodo, le stesse pratiche, erano utilizzate anche in Cina (Needham & Bray, 1984; Genpan, 2019) e almeno per quanto riguarda maggese e consociazioni, anche in America e Africa (Maitra *et al.*, 2021). Nel corso della storia sono state formulate diverse ipotesi circa le cause della SDT. Il più delle volte il fenomeno è stato ricondotto a deficit nutrizionali, specializzazione di patogeni o parassiti radicali (Savory, 1966; Hoestra, 1968) e accumulo di tossine nel suolo (Zucconi, 2003; Li-Feng *et al.*, 2013; Cesarano *et al.*, 2017).

L'individuazione del meccanismo determinante è stata ed è tutt'ora oggetto di dibattito, soprattutto perché sia in pieno campo che in condizioni controllate, problematiche diverse tendono a sovrapporsi e susseguirsi avendo di solito un effetto sinergico nel determinare il deperimento delle piante (Bennett & Klironomos, 2019; De Long *et al.*, 2023). Fino alla prima metà del '900 la STD è stata principalmente associata ad un impoverimento nutrizionale del suolo. Questa ipotesi, che pure era stata ritenuta poco probabile da alcuni autori storici (De Candolle, 1832), è stata ridimensionata contemporaneamente alla grande diffusione dei concimi minerali e di sintesi che hanno evidenziato l'incapacità di risolvere la STD mediante l'apporto di nutrienti. A partire dalla prima metà del 1800 alcuni autori ipotizzarono il rilascio nel suolo, da parte delle colture e sottoforma di essudati radicali, di fitotossine ad azione specie-specifica (De Candolle, 1832; Daubeny, 1845; von Liebig, 1855). Questa ipotesi, rafforzata da indizi sperimentali e deduzioni logiche, è stata più volte ripresa dagli studiosi delle generazioni successive (Schreiner, O. & Reed, H. S., 1907), rimanendo però vincolata dall'incapacità tecnica di individuare chimicamente le tossine ipotizzate. In concomitanza con i primi studi sul fenomeno dell'*Allelopatia* (Molisch, 1937; Rice, 2012; Cheng & Cheng, 2015) e l'individuazione di diverse sostanze fitotossiche rilasciate dalle piante, diversi scienziati ricominciarono ad interessarsi all'ipotesi dell'origine tossigena della SDT (Börner, 1960; Singh *et al.*, 1999). Nella seconda metà del '900, in Italia i principali studi sul tema della SDT furono coordinati dal professore di arboricoltura Franco Zucconi (Collina & Zucconi, 1967; Rainaldi & Zucconi, 1967), che grazie a numerose osservazioni sperimentali e di campo e analisi di tipo logico, contribuì ad avvalorare l'ipotesi dell'origine tossigena del SDT. Compatibilmente ad autori precedenti, anche Zucconi sosteneva che tossine specie-specifiche derivanti dal catabolismo delle colture fossero il fattore scatenante della SDT. Lo stesso Zucconi però sosteneva che, nella pratica agraria, la principale origine di tali sostanze *auto-tossiche* fossero i residui colturali (radici, residui di potatura etc.) e che la SDT fosse fortemente legata alla decomposizione di tali residui (Zucconi, 2003). Dalla fine del XX secolo i termini "auto-tossicità" (Singh *et al.*, 1999) o "auto-inibizione" iniziano a comparire nella letteratura scientifica in riferimento all'ipotesi tossigena della SDT e del PSNF. Inoltre, in contrapposizione al termine Allelopatia (che indica l'effetto di un individuo su un altro) viene proposto il termine "Autopatia", ad indicare quindi l'effetto – negativo – di un individuo su sé stesso (Zucconi, 2003).

Nonostante i progressi sperimentali e chimico-analitici, all'inizio del XXI secolo l'ipotesi dell'auto-tossicità assume ancora un ruolo secondario nella letteratura riguardante la SDT ed il PSNF. Le molteplici ricerche svolte nel '900 per indagare la natura chimica delle tossine restituiscono, infatti, un quadro analitico estremamente complesso e frammentato. Centinaia di sostanze fitotossiche, spesso molto diverse tra loro, risultano associate ad altrettante specie vegetali. Salvo poche eccezioni, l'effetto tossico di tali sostanze risulta piuttosto generico, coinvolgendo non solo la specie vegetale da cui la sostanza ha origine ma molte altre specie. Di fatto, all'inizio del XX secolo l'ipotesi dell'auto-tossicità appare solida dal punto di vista logico e sperimentale, ma poco credibile dal punto di vista chimico-analitico. Negli stessi anni, il grande entusiasmo verso le ricerche nell'ambito del microbioma e delle relazioni tra piante e microrganismi, alimentano un gran numero di ricerche su SDT e PSNF incentrate sull'ipotesi della specializzazione di microbiomi soppressivi e microrganismi patogeni nel suolo (*Soil borne pathogens*) (van der Putten *et al.*, 1993; Van der Putten *et al.*, 2013). Anche questa ipotesi però, seppur sostenuta da un nutrito gruppo di ricercatori, presenta alcune criticità. Queste riguardano soprattutto l'incapacità di identificare microrganismi patogeni in particolari contesti in cui invece è evidente la SDT e la diffusione spaziale del fenomeno sia in ambito agrario che naturale (sia a scala di comunità che di singola pianta), spesso incompatibile con la diffusione spaziale di malattie, patogeni e parassiti (vedi capitolo 4, relativamente allo sviluppo dei Fairy Ring in pendenza).

1.2 La scoperta dell'effetto auto-inibitorio del Self-DNA

In tempi più recenti, l'ipotesi dell'auto-tossicità o dell'auto-inibizione ha acquisito maggiore solidità grazie alla scoperta sul ruolo inibitorio del self-DNA extracellulare. A partire dal 2015 (Mazzoleni, S. *et al.*, 2015a) è stato infatti osservato che frammenti di DNA extracellulare, comprese tra le ~50 e le ~2000 coppie di basi e appartenenti ad una certa specie, inibiscono la germinazione e la crescita delle piante della specie stessa (da cui l'uso del termine Self-DNA), risultando invece non-inibitori per specie diverse (Duran-Flores & Heil, 2015; Mazzoleni *et al.*, 2015a; Mazzoleni *et al.*, 2015b; Barbero *et al.*, 2016; Cartenì *et al.*, 2016; Chiusano *et al.*, 2021; Bonanomi, G *et al.*, 2022; Vega-Muñoz *et al.*, 2018; Lanzotti *et al.*, 2022). Compatibilmente alle osservazioni sulla SDT condotte nel corso degli anni, i frammenti di self-

DNA sono altamente specie-specifici, sono rilasciati nell'ambiente sia sotto forma di essudati radicali sia durante la decomposizione dei residui vegetali e specialmente in determinate condizioni ambientali (Carteni *et al.*, 2016) sono resistenti alla degradazione biotica ed abiotica (Carini *et al.*, 2016), al punto da accumularsi nel suolo e rimanervi integri per diversi anni. La scoperta del ruolo auto-inibitorio del self-DNA ha poi aperto la strada, a ricerche più ampie, portando all'individuazione di un meccanismo di auto-inibizione che riguarda, non solo le piante, ma anche batteri, animali e funghi (Mazzoleni *et al.*, 2015b; Germoglio *et al.*, 2022; Palomba *et al.*, 2022). Oltre a spiegare il fenomeno del PSNF e della SDT, le recenti scoperte sul Self-DNA evidenziano un nuovo ruolo del DNA ambientale, potenzialmente determinante nel definire la composizione in specie e la distribuzione spaziale delle comunità biologiche, sia a scala di singoli individui che a scala ecosistemica (Carteni *et al.*, 2012; Marasco *et al.*, 2014; Carteni *et al.*, 2016; Vincenot *et al.*, 2017).

1.3 Uso della System Dynamics per l'analisi della stanchezza del terreno

La System Dynamics è un approccio modellistico sviluppato a partire dagli anni '50 per comprendere la natura del cambiamento nei sistemi dinamici che evolvono nel tempo (Forrester, 2007; Meadows, 2008). Si basa fortemente sul concetto di retroazione (Wiener & von Neumann, 1949) ed attraverso equazioni differenziali e software dedicati (Kelly *et al.*, 2013) permette di creare modelli computerizzati che simulano il comportamento dei sistemi in esame (Sterman, 2010). Rispetto all'uso del solo linguaggio e approccio modellistico-matematico, la System Dynamics è caratterizzata da un forte e ben codificato uso di diagrammi e modelli grafici. Queste rappresentazioni aiutano nel visualizzare e modellizzare più facilmente il sistema reale, agevolando inoltre le interazioni tra il modellista ed eventuali esperti del sistema stesso (ricercatori sperimentali, tecnici di campo etc.) che faticerebbero a rapportarsi al modello matematico esclusivamente attraverso equazioni e descrizioni verbali (Meadows, 2008).

In ambito agrario ed ecologico, la System Dynamics si rivela particolarmente utile. Infatti, i sistemi agrari e gli ecosistemi sono intrinsecamente complessi, con molti fattori interconnessi che variano nel tempo (Bosch *et al.*, 2007). Usando la System Dynamics, è possibile creare modelli virtuali che rappresentano tali fattori e le loro interazioni, consentendo di simulare

l'effetto della variazione di uno di questi fattori sull'intero sistema e sperimentare virtualmente le conseguenze di eventuali decisioni gestionali (Ford, 1999). Ad esempio, è possibile modellare l'impatto di diverse pratiche di gestione del suolo sulla produttività delle colture, oppure esplorare le implicazioni a lungo termine delle decisioni politiche in ambito agrario ed ecologico (Saysel *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2012; Kelly *et al.*, 2013; Von Loeper *et al.*, 2016; Bastan *et al.*, 2017).

Rispetto allo studio della STD, dell'auto-inibizione e dei relativi effetti sui sistemi agrari ed ecologici, la System Dynamics aiuta a districarsi nella complessità delle interazioni e degli elementi che caratterizzano questi sistemi. Nello specifico, questo approccio può aiutare ad isolare l'effetto inibitorio del self-DNA dagli altri fattori che pure influenzano negativamente le produzioni, come la carenza di nutrienti o la presenza di patogeni. Aiutando quindi a comprendere meglio l'impatto della STD sull'agricoltura e ad elaborare e simulare gli effetti di approcci agronomici potenzialmente risolutivi.

Nel lavoro qui presentato l'approccio System Dynamics è stato utilizzato per l'analisi di alcuni particolari sistemi agrari ed ecologici fortemente influenzati dall'auto-inibizione da Self-DNA. Questi casi studio sono stati scelti in quanto rappresentativi dell'impatto del fenomeno in contesti differenti, in particolare: nell'agricoltura di sussistenza in epoca romana (capitolo 2), nell'agricoltura industriale contemporanea (capitolo 3) e in sistemi ecologici, relativamente a funghi anziché piante (capitolo 4 e 5). Tra i diversi casi studio, variano anche il metodo di implementazione del modello e di analisi delle simulazioni che, seppur partendo da un

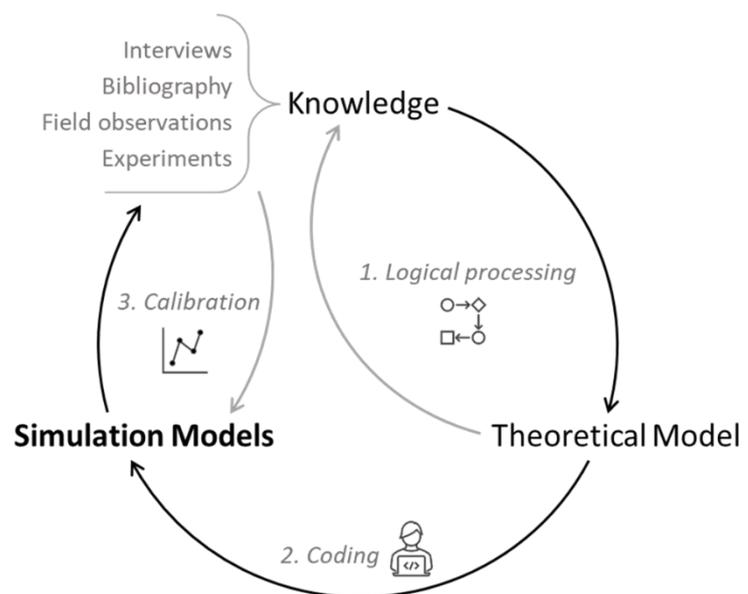


Figura 1.1 Schema concettuale del metodo di sviluppo di modelli System Dynamics e del processo di apprendimento basato sull'utilizzo degli stessi.

approccio comune (Figura 1.1), di volta in volta sono stati adattati in funzione dell'obiettivo del modello specifico.

2 Agricoltura e sostenibilità nel deserto, l'insediamento romano di Umm al-Dabadib

Tradotto da:

M. Moreno, A. De Sio, L. Fusco, F. Giannino, F. Carteni, A. Migliozzi, C. Rossi, S. Mazzoleni. 2023. How agriculture became sustainable in the desert. A theoretical discussion and demonstration by System Dynamics modelling. The Late Roman Settlement of Umm al-Dabadib. A remote Investigation. C. Rossi. Sidestone press. Book chapter. *(In pubblicazione)*

2.1 Introduzione

Umm al-Dabadib era un insediamento romano situato nell'oasi desertica di *Kharga*, la più estesa del deserto egiziano occidentale. L'oasi si trova a circa settecento chilometri a sud del *Cairo* e duecentocinquanta a ovest di *Luxor*. Il nome arabo richiama la sua antica funzione strategica: *Kharug* significa "Uscita", e in effetti l'oasi rappresentava per le carovane in transito da oriente il principale punto di uscita dalla vasta valle del Nilo. Nonostante vi siano tracce di attività umane più recenti, la maggior parte dei ritrovamenti archeologici può essere ricondotta al periodo del tardo Impero Romano (quarto secolo d.c.) e sono riconducibili ad una catena di insediamenti caratterizzati da un evidente carattere militare. Dal punto di vista archeologico questi insediamenti sono particolarmente interessanti. Nel caso specifico di *Umm al-Dabadib* colpisce l'alto grado di conservazione di alcuni manufatti, tra cui una vasta rete di acquedotti sotterranei e sistemi per l'irrigazione che testimoniano la presenza di un sistema agricolo stabile (Rossi, 2000; Ikram & Rossi, 2018).

La coltivazione in aree desertiche è caratterizzata da sfide agronomiche che ancora oggi, nonostante i progressi tecnologici, risultano di difficile risoluzione. Le alte temperature estive e l'assenza di precipitazioni determinano infatti condizioni estreme dal punto di vista agricolo, tali da richiedere enormi investimenti infrastrutturali per l'intercettazione ed il trasporto di acqua irrigua, oltre ad una gestione agronomica estremamente razionale.

L'obiettivo principale di questo lavoro è stato quello di modellizzare il sistema di produzione agricola nei dintorni di *Umm al-Dabadib*, testando ed analizzando la produttività e la sostenibilità di diversi possibili scenari agronomici nel tempo. I risultati delle simulazioni, ed in

particolare i dati di produzione agricola, sono stati utilizzati per stimare la popolazione potenziale all'interno dell'insediamento.

2.2 Acqua e gestione irrigua

Il sito di Umm al-Dabadib è caratterizzato dalla presenza di un sistema di acquedotti sotterranei noti con il termine di *Qanat* (plur. *Qanawat*), queste opere furono realizzate scavando la roccia arenaria ai piedi di rilievi che delimitano il lato nord della depressione dell'oasi di *Kharga* (Caton-Thompson & Gardner, 1932). I *qanawat* venivano costruiti intercettando fessure e spaccature naturali nella roccia, con l'obiettivo di intercettare l'acqua presente nel sottosuolo. Allo stato attuale, nei dintorni di *Umm al-Dabadib* sono stati individuati sette *qanat* paralleli, quattro dei quali già noti all'inizio del '900 (Beadnell, 1909), mentre gli altri 3 scoperti più recentemente (Rossi & IkRAM, 2006; Rossi, 2016; Rossi, 2018). Gli ultimi calcoli riportano una lunghezza totale per gli acquedotti sotterranei pari ad almeno 17.3 km dislocati su un territorio di circa 10 km². Tale estensione è giustificata dalla necessità di intercettare la maggiore quantità possibile di acqua sotterranea. Avvicinandosi all'insediamento vero e proprio i *qanawat* si collegano ad una fitta rete composta da circa 8 km di canali superficiali, delegati al trasporto e alla distribuzione dell'acqua nei campi.

2.3 Disposizione ed estensione dei campi coltivati

Le tracce attualmente visibili dei campi un tempo coltivati ricadono principalmente in due categorie: un gruppo di campi poco riconoscibili, con struttura regolare e dimensioni costanti di circa 16 m² e un gruppo di campi tuttora ben visibili (Figura 2.1) con struttura meno regolare e dimensioni minori di 9-10 m². Il primo gruppo sembrerebbe essere riconducibile direttamente al periodo romano dell'insediamento, mentre i campi più piccoli e meglio conservati potrebbero risalire al ripopolamento dell'area avvenuto agli inizi del ventesimo secolo.

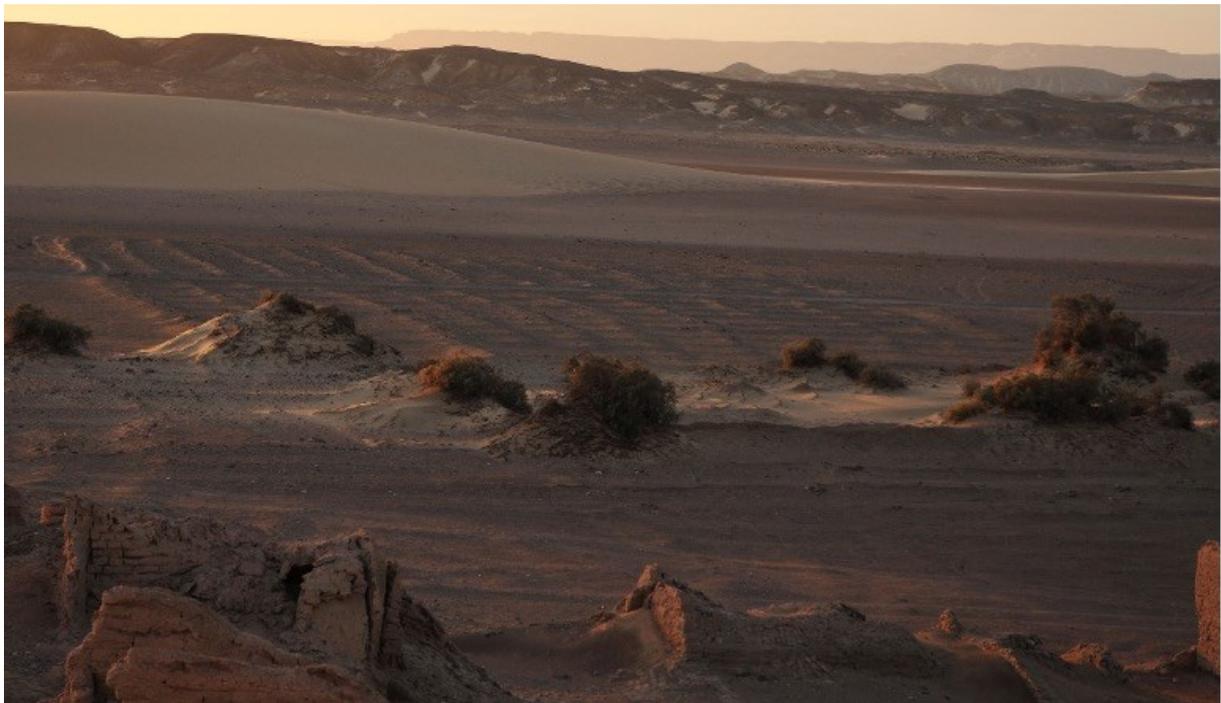


Figura 2.1 Vista attuale di una delle aree adiacenti al sito archeologico di Umm al-Dabadib. Sono ben visibili le tracce di campi anticamente coltivati. (Foto di A. Migliozi, 2022)

Vista la posizione e la vicinanza ad uno dei sette acquedotti, risulta comunque chiaro che i campi risalenti ad epoche più recenti si sovrappongono a quelli di epoca romana, in ogni caso, l'area totale dei campi antichi è sicuramente più ampia di quella dei campi ancora visibili. Una stima dell'estensione delle aree coltivate nel periodo romano può essere effettuata considerando l'estensione e la distribuzione spaziale dei canali irrigui scoperti fino ad oggi, l'area coltivabile circostante i canali copre una superficie di almeno 170 ettari (Migliozi, *dati non pubblicati*). Rispetto a questa stima va comunque considerato che non tutti i campi furono necessariamente coltivati sempre simultaneamente. Ad esempio, è molto probabile che nelle

prime fasi di costruzione dell'insediamento fosse già attiva solo una parte della rete di acquedotti e canali, e di conseguenza solo una parte dei campi poteva essere coltivata. Inoltre, non è possibile sapere per quanto tempo ciascun *Qanat* abbia fornito abbastanza acqua ai campi tale da consentirne la coltivazione, in altri termini è possibile che, mentre alcuni acquedotti iniziavano a seccarsi, altri venivano costruiti per sopperire alla mancanza di acqua, determinando quindi uno spostamento delle aree coltivate nel tempo. Nelle analisi successive, in assenza di informazioni più dettagliate, sarà considerata l'intera estensione dell'area ritenuta coltivabile.

2.4 Gestione agronomica

Nei suoli aridi la gestione della fertilità è estremamente complessa ed insieme alla gestione irrigua rappresenta uno dei due fattori chiave per la buona riuscita delle produzioni agrarie (Hag Husein *et al.*, 2021). La fertilità del suolo può essere intesa come *la capacità di un suolo di sostenere la vita delle piante*, oppure, in ambito più strettamente agrario, come *la capacità di un suolo di sostenere la produzione agricola*. La fertilità è determinata da proprietà fisiche, chimiche e biologiche del suolo stesso e dalle interazioni tra gli elementi che determinano queste proprietà, che insieme influiscono sulla capacità della pianta di nutrirsi e svilupparsi. In contesti agrari desertici, il caldo, la mancanza di precipitazioni e l'apporto costante di acqua irrigua, influenzano notevolmente le dinamiche fisiche, chimiche e biologiche che determinano la fertilità dei suoli, creando diverse problematiche agronomiche. La prima riguarda l'accumulo di sali provenienti dall'acqua irrigua: la forte evapotraspirazione determinata dal caldo e dalla scarsa umidità dell'aria, unita all'assenza di precipitazioni, determina un graduale accumulo di sali nel suolo. In aree desertiche, a maggior ragione in epoca romana, la salinizzazione era un processo praticamente irreversibile, che di fatto complicava la gestione agronomica nel corso degli anni. Le complicazioni dovute alla salinizzazione rendevano indispensabile la corretta gestione degli altri fattori che determinano la fertilità, su cui era invece possibile intervenire, in particolare: dotazione di nutrienti, sostanza organica del suolo e stanchezza del terreno, tutti e tre gestiti attraverso la fertilizzazione organica e la rotazione colturale.

Fertilizzazione organica

Una buona ed abbondante fertilizzazione organica rappresentava un fattore probabilmente indispensabile per l'agricoltura di *Umm al-Dabadib*. Diversi rilievi archeologici aiutano a ricostruire alcuni aspetti del ciclo della sostanza organica all'interno dell'insediamento e la conseguente produzione di fertilizzante per l'agricoltura. Un elemento fondamentale riguarda l'allevamento di diversi animali domestici, primi tra tutti i piccioni. All'interno del sito archeologico sono stati infatti individuati i resti di una grossa piccionaia adibita all'allevamento da carne ed in grado di contenere circa 1400 animali adulti. A *Umm al-Dabadib*, così come in molti altri contesti storici simili (Figura 2.2), la piccionaia aveva una duplice funzione: una fonte di carne per popolazione, ed una fonte di guano utilizzabile come fertilizzante per le colture (Villa-Serrano *et al.* 2010). Altre

scoperte archeologiche più recenti evidenziano inoltre la presenza nel sito di un gran numero di animali domestici (Corinna *et al.* – *dati non pubblicati*), in particolare di asini e cammelli, anche in questo caso è estremamente plausibile che le deiezioni di questi animali fossero riutilizzate come fertilizzante. Infine, anche tutti i residui organici provenienti sia dai campi (residui colturali) sia dal castello (residui alimentari), laddove non utilizzati per l'alimentazione degli animali, venivano riutilizzati in campo.



Figura 2.2 Resti della piccionaia di Ain al-Dabashiya altro sito presente all'interno dell'Oasi di Kharga (Rossi,

Rotazioni colturali e Maggese

Le rotazioni colturali e la tecnica del maggese erano pratiche agronomiche già note e relativamente diffuse in epoca romana (White, 1970). Queste pratiche erano utilizzate per evitare il calo di produzione dovuto alla SDT osservato nelle monocolture, soprattutto di grano ed altri cereali. La loro efficacia era ricondotta ad un arricchimento di nutrienti nel suolo durante i periodi di maggese o di rotazione con leguminose. Tale interpretazione, seppur parziale, avvalorava pratiche agronomiche virtuose e ne permetteva una più ampia diffusione a beneficio non solo delle colture cerealicole ma anche delle stesse leguminose, che pure avrebbero sofferto di SDT se fossero state coltivate in monosuccessione. Nel contesto di *Umm al-Dabadib*, in cui le consistenti infrastrutture per l'irrigazione imponevano di coltivare costantemente sugli stessi campi e le condizioni climatiche estreme limitavano il numero di specie coltivabili, la rotazione ed il maggese erano pratiche necessarie. Anche in questo caso, i rilievi archeologici forniscono importanti suggerimenti. Nei campi sono stati infatti trovati un gran numero di reperti botanici riconducibili alla presenza e alla coltivazione di diverse specie (Corinna et al. – *dati non pubblicati*). Questi reperti, uniti ad un'analisi agronomica e storica delle colture a cui sono stati associati, permettono di ricostruire un possibile ciclo di rotazione caratterizzato dall'alternanza, nell'arco di due anni, di miglio, lenticchia e grano con un breve periodo di maggese (Figura 2.3). È interessante notare che un ciclo di rotazione simile è utilizzato ancora oggi dai coltivatori delle oasi vicine a quella di *Kharga* (Kato et al., 2012).



Figura 2.3 Possibile ciclo di rotazione colturale con durata biennale utilizzato in epoca romana nell'oasi di Kharga. Grano, Miglio e Lenticchia si alternano nel tempo e sono intervallate ogni due anni da un breve periodo di maggese.

2.5 Modellizzazione concettuale del sistema agrario di Umm Al-Dabadib

La modellizzazione del sistema produttivo di *Umm Al-Dabadib* si concentra sul tema della fertilità del suolo da cui scaturisce, a parità di altre condizioni, la produttività ad ettaro delle coltivazioni. I due principali aspetti analizzati, già descritti nei paragrafi precedenti, sono la

fertilizzazione, intesa come apporto di sostanza organica e nutrienti al suolo, e la rotazione colturale necessaria a prevenire la SDT.

In questo senso il modello è basato su diversi assunti, alcuni largamente accettati e ricorrenti nei modelli riguardanti le dinamiche agrarie, tra cui: dipendenza delle colture dai nutrienti, fissazione di azoto da parte delle leguminose, perdita di nutrienti dal suolo per lisciviazione, rilascio di nutrienti durante la decomposizione dei residui colturali e delle deiezioni animali, crescita logistica della biomassa vegetale nel tempo; altri, più innovativi, scaturiti dalle nuove scoperte sul tema della SDT e relative all'effetto auto-inibitorio del Self-DNA. Nello specifico il modello si basa su due assunti principali:

- 1) La sostanza organica derivante dalla decomposizione dei residui colturali, contiene DNA extracellulare che ha un'azione inibente specie-specifica sulle colture. In altre parole, i residui colturali conspecifici (contenenti self-DNA) causano la stanchezza del terreno.
- 2) La stanchezza del terreno viene ridotta dalla coltivazione, sugli stessi campi, di specie vegetali diverse oppure quando si effettuano fertilizzazioni con materiali organici eterospecifici rispetto alla coltura che mostra i sintomi della stanchezza del terreno.

Le dinamiche riguardanti la disponibilità e l'apporto di acqua irrigua non sono state modellizzate esplicitamente. La disponibilità di acqua, infatti, è da considerarsi come una

condizione *sine qua non* da cui dipende l'intero sistema agrario. La struttura generale del modello è schematizzata nella figura 2.4.

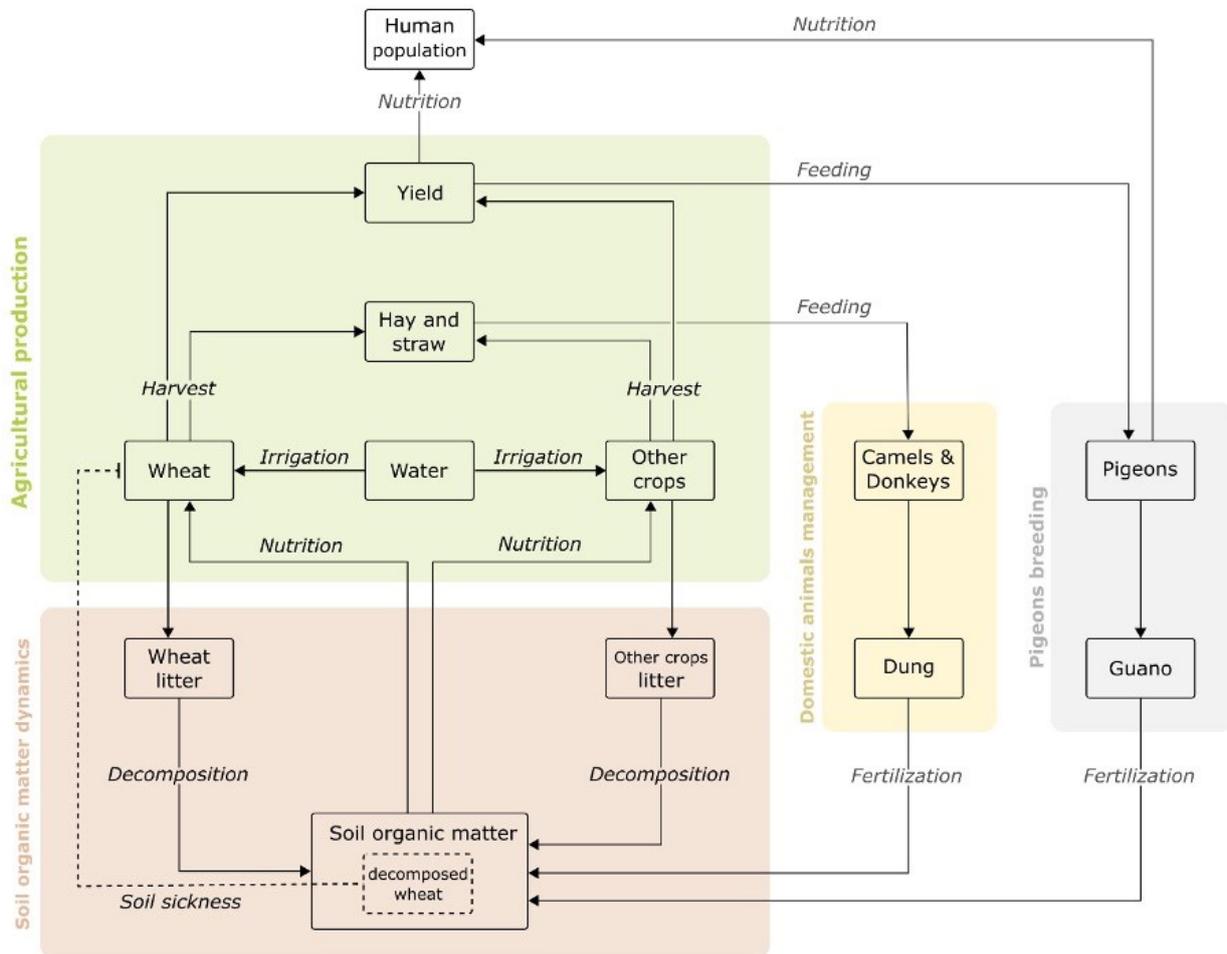


Figura 2.4 Rappresentazione schematica del sistema agricolo di Umm al-Dabadib, nell'oasi desertica di Kharga. Le frecce rappresentano i flussi di massa. Le colture sono sostenute dall'irrigazione e dalla nutrizione, con una produttività dipendente da ciclo della sostanza organica. La linea tratteggiata rappresenta la stanchezza del terreno relativa alla coltivazione del grano (coltura principale) causata dei residui decomposti di grano nel suolo. L'allevamento dei piccioni produce carne per la popolazione umana e guano utilizzabile come fertilizzante organico. Cammelli e asini sono alimentati da paglia e fieno e producono letame fertilizzante.

2.6 Implementazione del modello

L'implementazione del modello è stata realizzata utilizzando il software modellistico SIMILE (Figura 2.5) (Vanclay, 2002; Muetzelfeldt & Massheder, 2003). Il modello è stato costruito e calibrato con un *timestep* mensile.

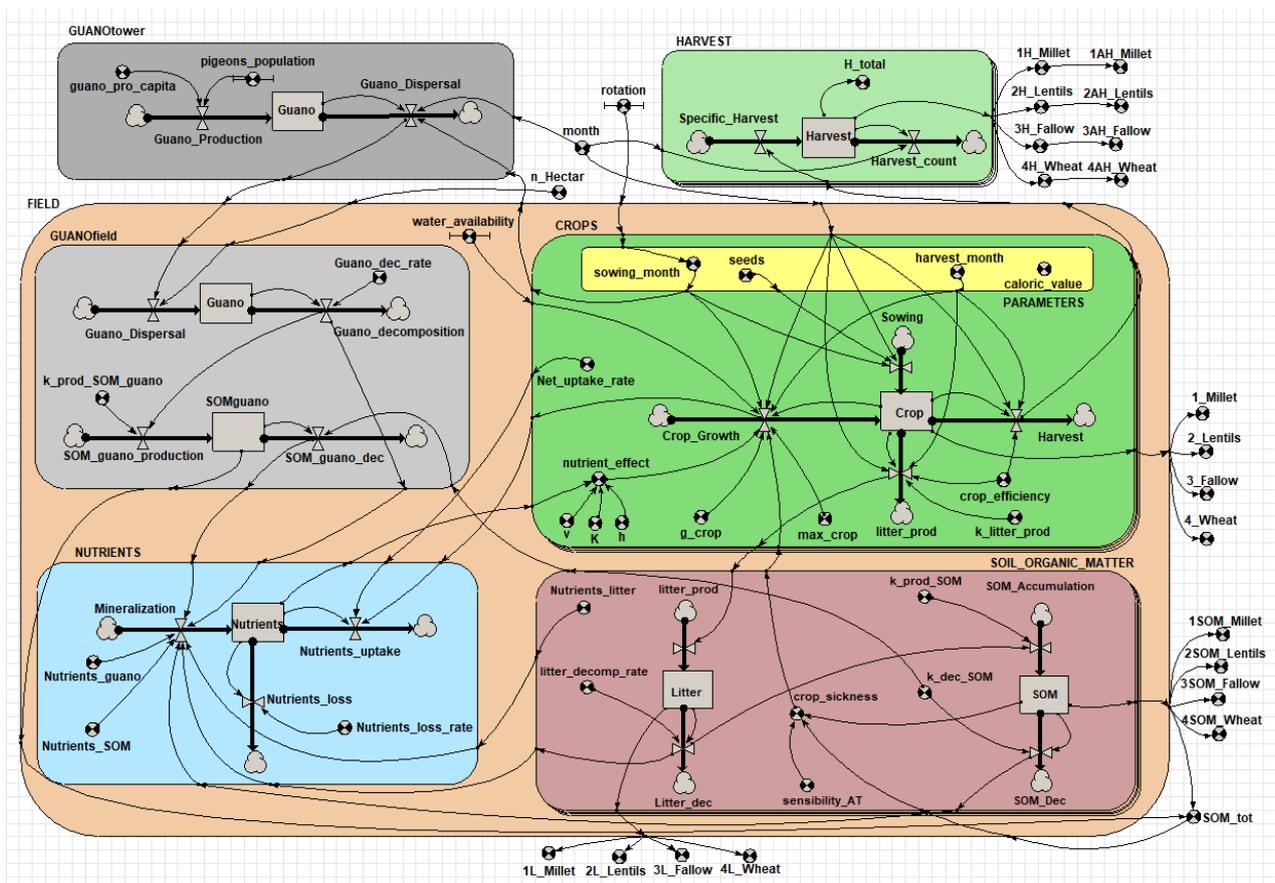


Figura 2.5 Visualizzazione grafica con diagramma stock and flow nell'interfaccia del software Simile. Le componenti del sistema sono organizzate in moduli o sotto-modelli concettuali distinti. All'interno di questi vi simboli diversi che rappresentano variabili di stato (rettangoli bianchi), flussi di massa (freccie doppie), influenze (freccie sottili e curve) e variabili ausiliare, parametri o output (cerchi bianchi e neri).

All'interno del modello vi è un sotto-modello che descrive la rotazione colturale e la crescita, in termini di biomassa, di Miglio, Lenticchia, Maggese e Grano. Ogni coltura viene seminata e raccolta in momenti predefiniti e coerenti al calendario biennale mostrato in figura 2.3. La variabile di stato relativa alla biomassa di ogni coltura è misurata in quintali. Dopo essere stata seminata la coltura cresce seguendo una funzione logistica (con massimo esplicito), influenzata della disponibilità di acqua, nutrienti, stanchezza del terreno:

$$\frac{\partial \text{biomassa}_i}{\partial t} = \text{acqua} * \text{effetto_dei_nutrienti} * (1 - \text{stanchezza_del_terreno}_i) * \text{tasso_di_crescita}_i * (1 - \text{biomassa}_i / \text{biomassa_massima}_i) * \text{biomassa}_i - \text{tasso_di_produzione_di_lettiera}_i * \text{biomassa}_i$$

Il raccolto rappresenta solo una percentuale della biomassa totale (*Harvest Index*) (Sinclair, 1998), la biomassa rimanente, ovvero i “residui colturali” vengono lasciati in campo e si sommano ad una produzione di lettiera costante che accompagna la crescita vegetale (es. turnover radicale, perdita di foglie), determinando la quantità di lettiera rilasciata per ogni singola specie:

$$\frac{\partial \text{lettiera}_i}{\partial t} = \text{tasso_di_produzione_di_lettiera}_i * \text{biomassa+residui_colturali}_i - \text{lettiera}_i * \text{tasso_di_decomposizione_della_lettiera}_i$$

La decomposizione della lettiera di ogni specie determina, quindi, la quantità di sostanza organica attribuibile ad ogni specie di partenza. La stessa sostanza organica si decompone ad un tasso di decomposizione costante nel tempo:

$$\frac{\partial \text{SOM}_i}{\partial t} = \text{tasso_di_decomposizione_lettiera}_i * \text{lettiera}_i * \text{tasso_di_produzione_SOM}_i - \text{tasso_di_decomposizione_SOM} * \text{SOM}_i$$

La stanchezza del terreno di ogni coltura è determinata dal rapporto tra la quantità di sostanza organica derivante dalla stessa specie e la quantità di sostanza organica “eterologa”:

$$\text{stanchezza_del_terreno}_i = \text{SOM}_i / (1 + \text{SOM_tot} - \text{SOM}_i) * \text{sensibilità}_i$$

La fertilizzazione è data principalmente dall’apporto di guano prodotto dall’allevamento dei piccioni. Il guano distribuito in campo in fase di semina, si decompone nel suolo, rilasciando sostanza organica e nutrienti minerali. Una certa quantità di nutrienti viene rilasciata, oltre che dal guano in decomposizione, anche dalla lettiera e dalla sostanza organica in decomposizione. I nutrienti sono in parte assorbiti dalle piante e in parte lisciviati:

$$\frac{\partial \text{nutrienti}}{\partial t} = \text{guano_decomposition} * \%_di_nutrienti_nel_guano + \text{lettiera} * \%_di_nutrienti_nella_lettiera + \%_di_nutrienti_nella_SOM * \text{decomposizione_SOM} - \text{crescita_della_biomassa} * \text{tasso_di_assorbimento_dei_nutrienti} - \text{nutrienti} * \text{tasso_di_lisciviazione_dei_nutrienti}$$

2.7 Simulazioni

Sono stati simulati quattro diversi scenari di produzione agraria, caratterizzati dall'implementazione di diverse pratiche agronomiche:

- a) Coltivazione di grano senza fertilizzazione organica
- b) Coltivazione di grano con fertilizzazione organica
- c) Ciclo colturale biennale con alternanza di Grano, Miglio, Lenticchia e Maggese senza fertilizzazione organica
- d) Ciclo colturale biennale con alternanza di Grano, Miglio, Lenticchia e Maggese con fertilizzazione organica

Coltivazione di grano senza fertilizzazione organica

La figura 2.6(a) mostra la biomassa totale ad ettaro ottenuta da diversi cicli annuali successivi di coltivazione di grano, in assenza sia di rotazioni colturali che di fertilizzazioni. Ogni ciclo di coltivazione ha una durata di otto mesi (da ottobre a maggio). Il contenuto iniziale di nutrienti ad ettaro è di 12 quintali/ettaro. Nonostante nel terreno vi siano ancora una quantità considerevole di nutrienti, principalmente a causa della stanchezza del terreno la coltura diventa improduttiva dopo soli due cicli di coltivazione.

Coltivazione di grano con fertilizzazione organica

La figura 2.6(b) mostra la biomassa totale ad ettaro ottenuta da diversi cicli annuali successivi di coltivazione di grano, in assenza di rotazioni colturali ma con l'apporto di guano. La durata del ciclo di coltivazione ed il contenuto iniziale di nutrienti nel suolo sono gli stessi dello scenario precedente. In questo caso l'apporto di guano stabilizza il contenuto di nutrienti a partire dal terzo ciclo di coltivazione, e soprattutto contrasta la parzialmente la stanchezza del terreno. Il risultato è che la produzione rimane stabile nel tempo, anche a livelli molto bassi.

Ciclo colturale biennale con alternanza di Grano, Miglio, Lenticchia e Maggese senza fertilizzazione organica

La figura 2.6(c) mostra la biomassa totale ad ettaro ottenuta da diversi cicli biennali successivi caratterizzati dall'alternanza di Grano (visualizzato in nero), Miglio, Lenticchia e Maggese, in assenza di fertilizzazioni organiche. Il contenuto iniziale di nutrienti nel suolo è lo stesso degli scenari di simulazione precedenti. In questo caso, la rotazione colturale previene il calo di produzione dovuto alla stanchezza del terreno, ma non è in grado di compensare il depauperamento dei nutrienti. La produzione di grano e delle altre colture diminuisce nel giro di pochi per poi raggiungere un equilibrio su valori di produzione molto bassi.

Ciclo colturale biennale con alternanza di Grano, Miglio, Lenticchia e Maggese con fertilizzazione organica

La figura 2.6(d) mostra la biomassa totale ad ettaro ottenuta da diversi cicli biennali successivi caratterizzati dall'alternanza di Grano (visualizzato in nero), Miglio, Lenticchia e Maggese, e dall'apporto in fase di semina di guano. Il contenuto iniziale di nutrienti nel suolo è lo stesso

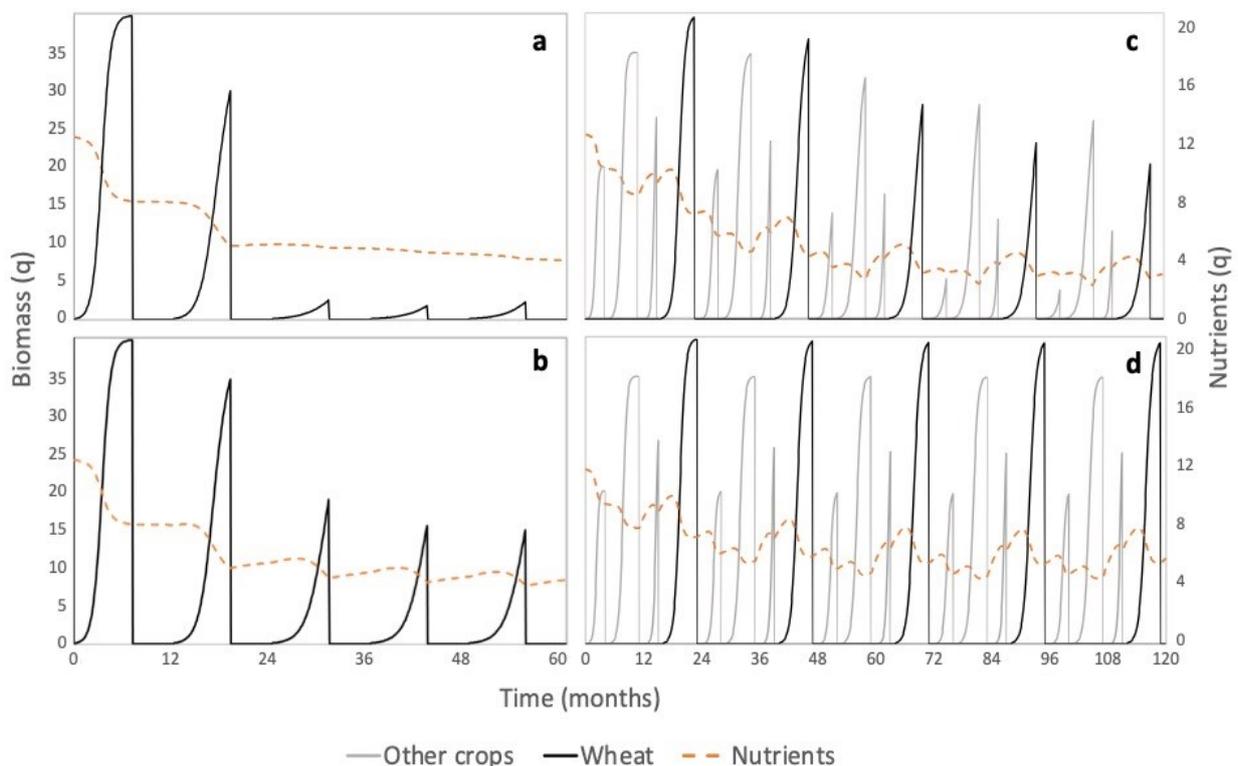


Figura 2.6 Risultati delle simulazioni dei diversi scenari produttivi (a, b, c, d - vedi testo). Le linee continue rappresentano la biomassa delle colture, le linee tratteggiate invece la dotazione di macronutrienti nel suolo.

degli scenari di simulazione precedenti. In questo caso, la rotazione colturale e l'apporto di fertilizzante organico prevengono il calo di produzione dovuto alla stanchezza del terreno, e riescono a compensare del tutto il consumo di nutrienti da parte delle colture. La produzione di grano e delle altre colture resta stabile negli anni, a livelli ottimali. Tale scenario produttivo, oltre ad essere il più verosimile rispetto alle informazioni archeologiche e storiche disponibili, è quindi anche il migliore da punto di vista di produttività e sostenibilità agraria

2.8 Stima della popolazione di Umm al-Dabadib

Vista la sua posizione geografica, l'insediamento di Umm al-Dabadib può essere considerato un sistema relativamente chiuso, caratterizzato da scarse importazioni di cibo dall'esterno e da nessuna esportazione di cibo al di fuori dell'insediamento. Questa condizione permette di assumere che la popolazione di Umm Al-Dabadib debba essere compatibile con la produzione agricola locale. Utilizzando i risultati di produzione agricola per ettaro, ottenuti dalle simulazioni dei diversi scenari agronomici è stata stimata la produzione agricola per i circa 170 ettari di campi coltivati. Utilizzando dei valori di riferimento (USDA) è stato quindi calcolata la quantità di Kilocalorie prodotte annualmente nei dintorni dell'insediamento. Inoltre, per gli scenari di simulazione che contemplavano la presenza della fertilizzazione con guano, e quindi la presenza e l'allevamento dei piccioni, sono stati stimati il consumo (e la produzione) di Kcal da parte degli stessi. In particolare, è stato stimato che per ogni Kcal di carne di prodotta fossero utilizzate circa 12 Kcal di produzione agricola. La produzione netta di Kilocalorie rappresenta quindi la disponibilità totale di cibo per la popolazione. Considerando il fabbisogno di kcal stimato per ogni abitante è possibile ottenere una stima degli abitanti di Umm Al-Dabadib. Utilizzando i dati grezzi di produzione di biomassa è stato inoltre possibile stimare il numero di Cammelli e Asini nell'insediamento. Essendo questi animali domestici ruminanti, è stato ipotizzato che il loro sostentamento potesse essere ottenuto soprattutto dal consumo dei residui colturali inadatti al consumo umano. Il probabile consumo dei residui colturali da parte degli animali, non è stato considerato nel modello di simulazione della produzione agricola, ma è stato considerato solo nella stima della popolazione del villaggio. È stato comunque ipotizzato che i mancati apporti di sostanza organica causati dal consumo dei residui da parte degli animali fosse di fatto compensata dal riutilizzo in campo delle deiezioni

degli stessi. Tutti valori utilizzati per la stima (stimati, calcolati o di letteratura) sono riportati nella tabella seguente (Tabella 2.1):

Tabella 2.1 Valori utilizzati e intervalli di valori utilizzati per la stima della popolazione di Umm al-Dabadib.

Reference values		
Cultivated area (Ha)	170 ± 6%	<i>Estimated</i>
Daily food requirements per person (Kcal)	2.200 ± 9%	<i>Estimated</i>
Daily feed requirements per camel (Kg)	20 ± 25%	<i>Estimated</i>
Daily feed requirements per donkey (Kg)	8 ± 25%	<i>Estimated</i>
Wheat Harvest index (%)	17,5% ± 14%	<i>Estimated</i>
Wheat Kcal content (Kcal/kg)	3.400	USDA
Lentils Harvest index (%)	22,5% ± 11%	<i>Estimated</i>
Lentils Kcals content (Kcal/kg)	3.500	USDA
Millet Harvest index (%)	17,5% ± 14%	<i>Estimated</i>
Millet Kcals content (Kcal/kg)	3.800	USDA
Pigeons population	1.400	<i>Rossi C. et al.</i>
Squabs yearly produced per pigeons couple	12 ± 17%	<i>Estimated</i>
Squab weight (kg)	0,2	USDA
Kcal conversion coefficient	12 ± 17%	<i>Estimated</i>
Kcal content Squabs (Kcal/kg)	2.940	USDA
Yearly squab production (Kcal)	4.939.200 ± 17%	<i>Calculated</i>
Yearly feed requirements for pigeons (Kcal)	57.624.000	<i>Calculated</i>

La tabella 2.2 mostra i risultati delle stime di popolazione ottenute a partire dagli scenari produttivi simulati. Lo scenario *a* non è stato preso in considerazione, in quanto del tutto improduttivo e quindi incapace di sostenere la popolazione dopo soli due anni. Lo scenario produttivo ottimale (scenario *d*), che contempla sia la rotazione colturale che l'uso di fertilizzanti, permette di sostenere una popolazione di circa 630 abitanti e 220 animali domestici (asini e cammelli). Lo scenario *c*, caratterizzato dalla presenza di rotazioni e dall'assenza di fertilizzazioni, permette il sostentamento di circa 250 abitanti e 80 animali. Infine, lo scenario *b*, caratterizzato dalla monocoltura di grano e dall'uso di fertilizzanti, permette il sostentamento di circa 130 abitanti e 30 animali.

Tabella 2.2 Stime della popolazione di Umm al-Dabadib, basate sugli scenari di produzione agricola simulati.

	Wheat monospecific cultivation with organic fertilization	Wheat cultivation with crop rotation, without organic fertilization	Integrated wheat cultivation with crop rotation and organic fertilization
Wheat biomass produced per crop cycle (Kg/Ha)	1.500	1.300	3.800
Wheat produced per crop cycle (Kg/Ha)	263 ± 14%	228 ± 14%	665 ± 14%
Wheat residues produced per crop cycle (Kg/Ha)	1.238 ± 3%	1.073 ± 3%	3.135 ± 3%
Wheat Kcals produced per crop cycle (Kcal/Ha)	892.500 ± 14%	773.500 ± 14%	2.261.000 ± 14%
Lentils biomass produced per crop cycle (Kg/Ha)		1.800	3.500
Lentils produced per crop cycle (Kg/Ha)		405 ± 11%	788 ± 11%
Lentils residues produced per crop cycle (Kg/Ha)		1.395 ± 3%	2.713 ± 3%
Lentils Kcals produced per crop cycle (Kcal/Ha)		1.417.500 ± 11%	2.756.250 ± 11%
Millet biomass produced per crop cycle (Kg/Ha)		200	2.000
Millet produced per crop cycle (Kg/Ha)		35 ± 14%	350 ± 14%
Millet residues produced per crop cycle (Kg/Ha)		165 ± 3%	1.650 ± 3%
Millet Kcals produced per crop cycle (Kcal/Ha)		133.000 ± 14%	1.330.000 ± 14%
Fallow Biomass per crop cycle (Kg/Ha)		1.200	2.500
Yearly agricultural production (Kcal/Ha)	892.500 ± 14%	1.162.000 ± 12%	3.173.625 ± 13%
Yearly production of biomass for animals (Kg/Ha)	619 ± 3%	1.916 ± 2%	4.999 ± 2%
Yearly food production (Kcal)	100.315.200 ± 31%	198.975.000 ± 18%	490.927.700 ± 21%
Yearly production of biomass for ruminants (kg)	105.000 ± 3%	325.350 ± 4%	848.625 ± 4%
Number of inhabitants	130 ± 39%	254 ± 27%	628 ± 29%
Number of donkeys	19 ± 28%	60 ± 28%	156 ± 28%
Number of camels	8 ± 28%	24 ± 28%	63 ± 28%

2.9 Conclusioni

L'insediamento romano di Umm Al-Dabadib rappresenta un interessante caso studio riguardante l'agricoltura antica in ambienti estremi. La grande quantità di informazioni e reperti archeologici ha permesso di ricostruire con buona approssimazione il sistema agricolo nell'insediamento. Questa ricostruzione teorica è stata implementata in un modello matematico in grado di fornire stime della produzione agricola del luogo nel tempo al variare delle pratiche agricole. Alcune di queste pratiche erano strettamente riconducibili alla gestione e alla prevenzione della SDT, e come mostrato dalle simulazioni la corretta applicazione delle stesse era fondamentale per garantire la produttività delle coltivazioni negli anni. I risultati di produzione simulata, relativi ai diversi approcci agronomici, evidenziano infatti che la produzione sul medio e lungo periodo della coltivazione in presenza di rotazioni colturali e fertilizzazioni organiche è molto maggiore rispetto alla coltivazione in condizioni monocolturali o in assenza di fertilizzazioni. In particolare, di circa una volta e mezzo rispetto alla coltivazione con rotazioni colturali ma senza fertilizzazioni e di quasi cinque volte rispetto alla monosuccessione di grano in presenza di fertilizzazioni. La coltivazione del solo grano in assenza di fertilizzazioni invece risulta del tutto improduttiva già al terzo anno di coltivazione. Le successive stime di popolazione basate sulla produzione suggeriscono che solo nel caso di coltivazioni effettuate con rotazioni e fertilizzazioni, le risultanti stime di popolazione sono compatibili con le stime ottenute in modo più diretto dai rilievi archeologici.

3 Monocolture intensive e stanchezza del terreno, il caso studio della coltivazione della palma da olio in Indonesia e Malesia

M. Moreno. Envisioning Sustainable Agriculture Through Simulation Models: The Oil Palm Case Study. Asia Smart Farming and Food Security Conference 2023, Kuala Lumpur, Malaysia

3.1 Introduzione

La palma da olio (*Elaeis guineensis* Jacq.) è in termini di quantità di olio prodotto la più rilevante coltura da olio del mondo, ed ha la più alta produttività ad ettaro tra tutte le colture per la produzione di olio (Singh *et al.*, 2013). Nel Novecento, la produzione mondiale di olio di palma è cresciuta rapidamente, da circa 1.5 milioni di tonnellate nel 1960 a quasi 80 milioni di tonnellate nel 2019 (Ritchie & Roser, 2021), circa l'85% dei quali prodotti in Indonesia e Malesia (Pacheco *et al.*, 2020). L'industria della palma da olio riveste un ruolo fondamentale per le economie di Indonesia e Malesia. L'uso dell'olio di palma in queste regioni risale a secoli fa, ma è stato solo a partire dal XX secolo che la coltivazione su larga scala e l'industrializzazione hanno trasformato questa coltura in un pilastro dell'economia di questi paesi (Corley & Tinker, 2015). Nelle regioni maggiormente interessate, la produzione su larga scala ha portato a estesi stravolgimenti e problemi ambientali, tra cui soprattutto deforestazione e conseguente perdita di biodiversità (Vijay *et al.*, 2016). Inoltre, l'aumento della superficie coltivata è stato accompagnato dalla grave diffusione della malattia del marciume basale del fusto (Basal Stem Rot – BSR), causata dal fungo *Ganoderma boninense*. Le prime segnalazioni di questa malattia risalgono alla fine del XIX secolo a Java, in Indonesia, ma è stata solo negli anni '80 che è stata riconosciuta come una grave minaccia per la produzione di palma da olio in tutta la regione (Turner, 1981). Nonostante gli sforzi per controllare la malattia, negli ultimi 30 anni questa si è diffusa rapidamente sia in Indonesia che in Malesia, diventando la principale minaccia fitopatologica per l'industria dell'olio di palma (Supramani *et al.*, 2022).

La gestione della Palma da Olio, presenta alcune importanti sfide agronomiche soprattutto a causa della rapida diffusione della malattia e del fabbisogno nutritivo delle colture. Negli ultimi anni soprattutto a seguito di obblighi normativi di tipo ambientale, gli agricoltori di palma da

olio sono passati dal bruciare i residui colturali a lasciarli e riutilizzarli in campo come ammendante. Questa pratica ha probabilmente permesso di ridurre gli input nutrizionali dall'esterno, ma allo stesso tempo ha favorito sia la SDT sia la presenza in campo di *Ganoderma* (Pulingam *et al.*, 2022). Negli ultimi anni, la diffusione della malattia e gli aumenti dei costi dei fertilizzanti minerali hanno evidenziato l'insostenibilità sul lungo periodo dell'attuale sistema produttivo della palma da olio e la necessità di definire sistemi colturali e agronomici alternativi.

In quest'ottica l'uso dei modelli matematici, ed in particolare l'uso della *System Dynamics*, rappresenta una soluzione ottimale per testare e valutare la sostenibilità nel tempo di approcci agronomici diversi. L'uso di modelli matematici applicati alla coltivazione della palma da olio, non è una novità. A partire dagli anni '80 diversi autori hanno proposto modelli di simulazione per analizzare diversi aspetti della crescita della palma da olio, o per prevedere la produzione al variare delle condizioni ambientali. Il primo modello semi-meccanicistico denominato *OPSIM*, fu concepito prendendo in considerazione gli aspetti della fisiologia della palma da olio e alcune tra le principali relazioni causali tra ambiente e coltura (van Kraalingen, 1985; Van Kraalingen *et al.*, 1989). *OPSIM* fu successivamente modificato al fine di proporre un approccio più rigoroso nella stima della fotosintesi della palma da olio ed integrare dati misurati relativi ai parametri vegetativi della palma (Dufrene *et al.*, 1990). I modelli *GPHOT*, *OPLFSIM3* e successivamente *OPRODSIM*, sviluppati da Henson tra il 1989 e il 2009, furono i più completi di quel periodo. Essi miglioravano progressivamente includendo sempre più effetti e fattori di crescita e resa della palma da olio, tra cui la modellazione dei cicli stagionali di produttività e fattori supplementari come gli effetti del deficit di pressione di vapore dell'aria sulla fotosintesi della palma da olio (Henson, 1990; Henson, 2009). Da allora, lo sviluppo di nuovi modelli, tra cui *WaNuLCAS* (Van Noordwijk & Lusiana, 1998), *ECOPALM* (Combres *et al.*, 2013) e *PALMSIM* (Hoffmann *et al.*, 2014), è aumentato in frequenza. Alcuni modelli più recenti, come *APSIM-Oil Palm* (Huth *et al.*, 2014) e *CLIMEX-Oil Palm* (Paterson, 2022), si configurano come componenti di sistemi di modellazione più ampi utilizzati per diverse colture. *PySawit* (Teh & Cheah, 2018) tenta di modellare la fotosintesi della palma da olio in modo più rigoroso, basandosi sui modelli biochimici di fotosintesi, e rappresenta un ulteriore passo avanti nello sviluppo di modelli di simulazione fisiologicamente accurati.

Molti dei modelli citati riportano con grande dettaglio le dinamiche fisiologiche della palma; tuttavia, sono poco efficaci nel simulare in modo diretto le diverse pratiche agronomiche. Inoltre, nessuno dei modelli sviluppati finora prende in considerazione le dinamiche riguardanti la SDT e l'accumulo di self-DNA, che visto il contesto monocolturale sono invece fondamentali anche per analisi e previsioni fitopatologiche.

Questo studio propone una versione preliminare di un modello System Dynamics della produzione di palma da olio in Indonesia e Malesia, con particolare attenzione alla gestione agronomica. In particolare, sono modellizzate in modo esplicito le dinamiche che riguardano il ciclo dei nutrienti nel suolo, la fertilizzazione, la stanchezza del terreno e l'attacco delle piante da parte del fungo *Ganoderma boninense*. L'obiettivo è di migliorare la comprensione dei processi coinvolti nella produzione di palma da olio e di fornire informazioni utili per sviluppare strategie agronomiche alternative e più sostenibili nel medio e lungo periodo.

3.2 Modellizzazione concettuale ed implementazione

Nell'attuale sistema produttivo della palma da olio in Indonesia e Malesia, il riutilizzo sistematico e continuo di residui colturali in campo accelera l'accumulo di Self-DNA nel suolo. In questo modello la stanchezza del terreno è definita in funzione del rapporto del self-DNA sul DNA ambientale totale. Questo tipo di modellizzazione è compatibile con l'osservazione agronomica che in suoli molto ricchi di microorganismi e sostanza organica eterologa, anche cospicue quantità di materiale organico della stessa specie non determina un evidente declino produttivo. Viceversa, in suoli poveri di sostanza organica e microorganismi (magari a seguito dell'uso di fungicidi o antibiotici) anche piccole quantità di residui organici della specie coltivata possono determinare un forte declino produttivo.

Non solo il declino produttivo, ma anche la diffusione della malattia causata dal fungo *Ganoderma* può essere ricondotta alla stanchezza del terreno. Questo legame può essere imputato a diversi fattori: I) l'indebolimento delle radici, la comparsa di lesioni e di necrosi radicali possano favorire la penetrazione del patogeno all'interno della pianta (Agrios, 2005; Schumann & D'Arcy, 2010); II) l'inefficienza dell'apparato radicale, causando un rallentamento del metabolismo della pianta può verosimilmente aumentarne la suscettibilità alla malattia (Cartení *et al.*, 2016); III) l'accumulo di self-DNA o di altri essudati radicali specie

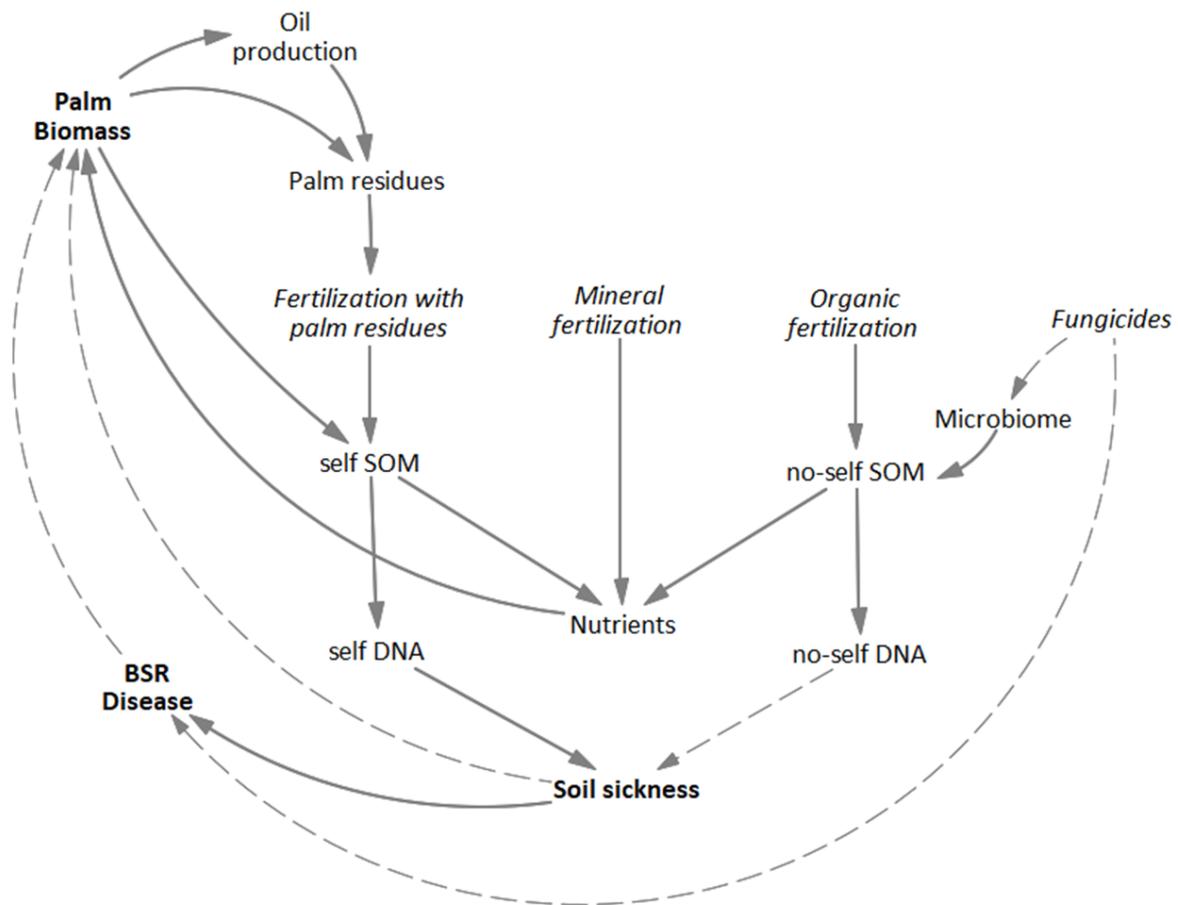


Figura 3.1 Diagramma causale. Le frecce indicano le relazioni causali tra le principali componenti del sistema. Le frecce continue indicano relazioni causali concordi (o positive), per cui l'aumento o la diminuzione del valore di una variabile (X) causa rispettivamente l'aumento o la diminuzione della variabile da essa dipendente (Y). Le frecce tratteggiate, invece, indicano relazioni causali discordi (o negative), per cui se una variabile (X) aumenta la sua dipendente (Y) diminuisce, viceversa se X diminuisce allora Y aumenta.

specifici influenzano negativamente il microbioma determinando in ultima analisi un aumento dei patogeni (Li *et al.*, 2015). La figura 3.1 mostra le principali relazioni causali che caratterizzano il modello.

Il modello si suddivide concettualmente in otto sotto-modelli distinti, i cui componenti interagiscono tra loro scambiandosi informazioni e/o massa (Figura 3.2). Il sotto-modello principale, denominato "Palms", descrive la crescita e la produzione delle piante. Ogni palma è modellizzata in modo autonomo utilizzando un approccio modellistico *individual based*. All'interno di ogni palma, vi è un ulteriore sotto-modello – anch'esso *individual based* - denominato "Disease" in cui è modellizzata l'evoluzione della malattia causata dal

Ganoderma. Tutti gli altri sotto-modelli, invece, (non individual based) descrivono in modo più generale: Il tipo di suolo e le caratteristiche ambientali dell'intero campo (Environment – Soil type), il tipo di gestione agronomica (Management) e l'evoluzione dello stato del suolo in termini microbiologici (Microbiome), di contenuto di macronutrienti utili alle piante (Nutrients), di presenza di lettiera e sostanza organica (Soil Organic Matter) e SDT (Soil

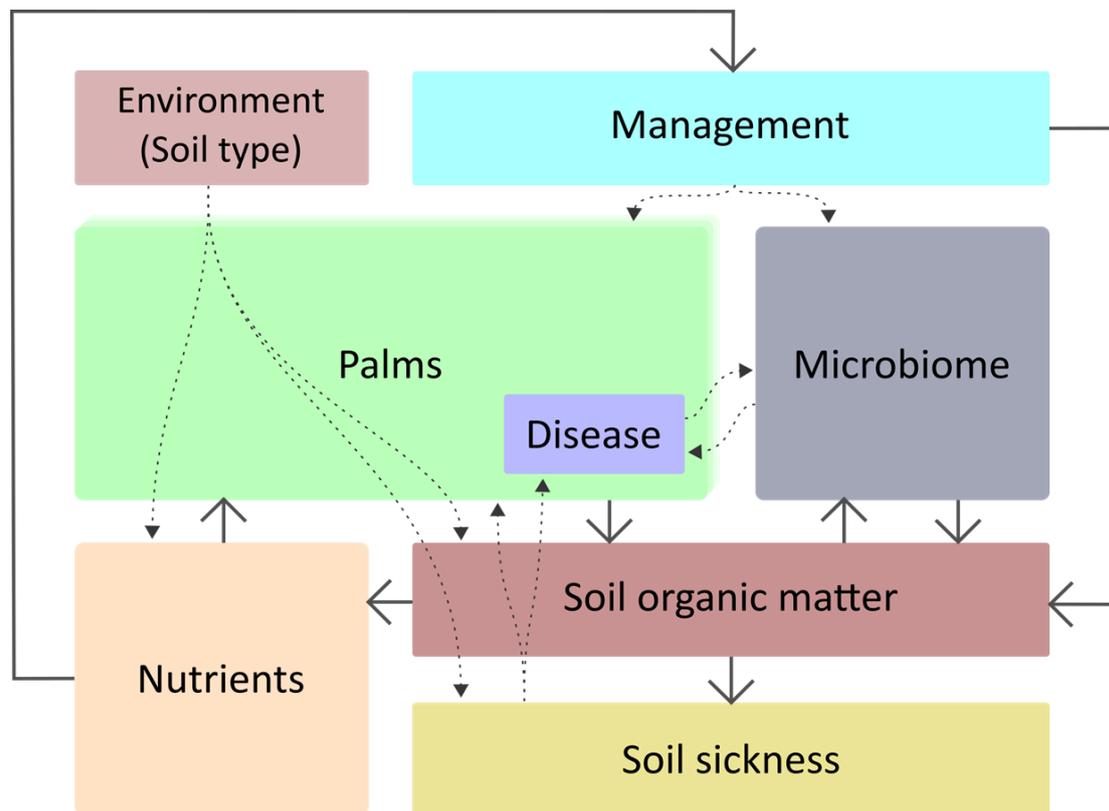


Figura 3.2 Schematizzazione dei sottomodelli e delle reciproche interazioni. Le frecce continue rappresentano flussi di massa tra i comparti, le frecce tratteggiate rappresentano influenze.

Sickness).

Il modello è stato implementato attraverso il software SIMILE e in fase di implementazione sono stati utilizzati gli stessi sotto-modelli concettuali già mostrati. In aggiunta, sono state inserite tre sezioni (in grigio) contenenti elementi del modello necessari al suo funzionamento (Time, Simulation settings) o utili all'analisi dei risultati delle simulazioni (Auxiliary counts). Il modello così com'è stato implementato in SIMILE è mostrato in figura 3.3. Come si può notare nella stessa figura, all'interno del sottomodello Palms, la crescita delle singole palme è modellizzata in modo da rendere esplicito la ripartizione della biomassa in radici, tronco e

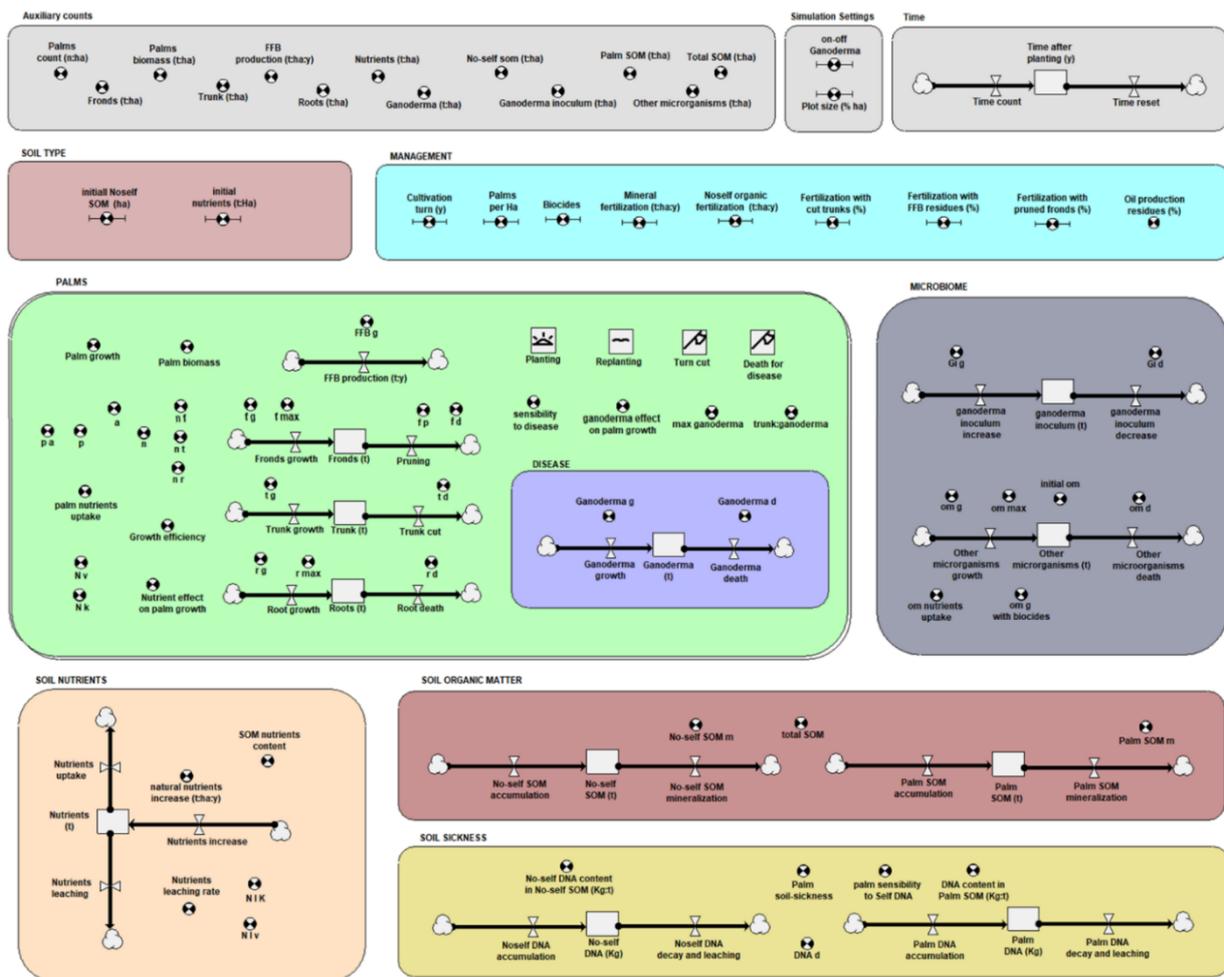


Figura 3.3 Visualizzazione grafica con diagramma stock and flow nell’interfaccia del software Simile. Le componenti del sistema sono organizzate in moduli o sottomodelli concettuali distinti. All’interno di questi vi simboli diversi che rappresentano variabili di stato (rettangoli bianchi), flussi di massa (freccie) e variabili ausiliare, parametri o output (cerchi bianchi e neri). Il sottomodello denominato “PALMS” e rappresentato in verde ha proprietà individual-based e presenta simboli specifici per le variabili che controllano queste proprietà (quadrati bianchi con icone nere all’interno), ad esempio: il taglio delle singole palme o la messa a dimora delle stesse.

fusto, e la produzione di frutti (Fresh Fruit Bunches – FFB) (Figura 3.4). La dinamica di crescita e produzione di frutti della Palma da olio è interessante dal punto di vista teorico ed ha conseguenze importanti in termini pratici. Così come altre specie di palme, le piante di *Elaeis guineensis* nelle prime fasi di crescita successive al germogliamento, hanno una biomassa composta quasi esclusivamente da foglie e in misura minore in radici. Il tronco inizia a svilupparsi solo a partire dal secondo anno di crescita, rappresentando per i primi anni solo una parte minima della biomassa totale della pianta. La crescita del tronco nelle palme è strettamente legata al turnover fogliare. Se osserviamo una qualsiasi palma notiamo infatti

che il tronco è di fatto costituito, quanto meno esternamente, dalla parte basale delle fronde morte. Il numero di fronde, ovvero la quantità di biomassa fotosintetizzante, raggiunge un massimo già nei primi anni di crescita della palma. Le radici seguono un andamento di crescita simile. Il tronco al contrario, essendo dipendente dal turnover delle fronde, ha una crescita continua e tendenzialmente costante nel tempo. Questa particolarità della crescita della palma da olio si traduce in un rapporto tra fotosintesi e respirazione che diminuisce nel tempo. E una disponibilità di carbonio fotosintetizzato, che al netto della respirazione, diminuisce anch'esso nel tempo.

Questa diminuzione di carbonio netto disponibile, si traduce in un decremento della produttività della palma da olio nel corso degli anni da cui scaturisce la necessità di sostituire le piante negli impianti di palma da olio, in media intorno ai 26 anni di età.

Queste dinamiche di crescita ed i relativi effetti sulla produzione sono integrate nel modello, che infatti

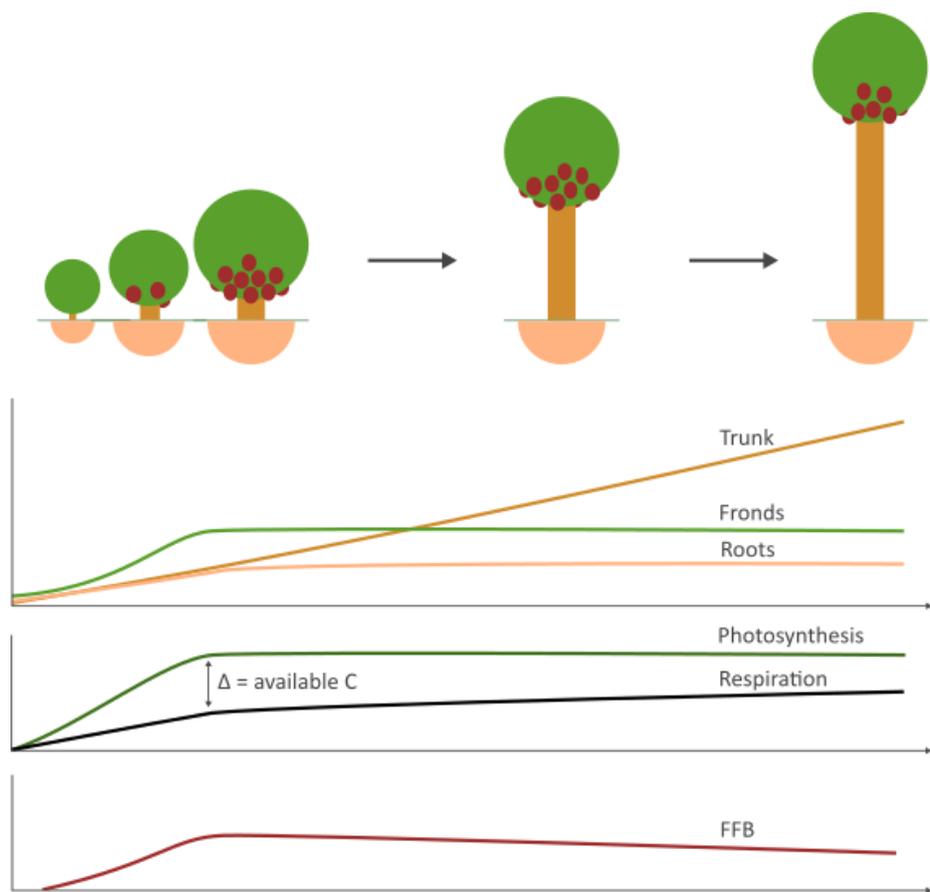


Figura 3.4 Schematizzazione della crescita della biomassa della palma da olio e della relativa ripartizione in tronco, fronde, radici (disegno e grafico superiori). L'aumento costante di biomassa del tronco e il sostanziale equilibrio, da un certo punto in poi, della biomassa delle fronde determina una diminuzione nel tempo della quantità di carbonio disponibile (= carbonio assimilato con la fotosintesi - carbonio consumato con la respirazione) (grafico centrale). Questa diminuzione di carbonio disponibile determina un decremento della produzione di frutti (Fresh Fruit Bunches – FFB) nel tempo (grafico in basso).

considera separatamente la crescita di radici, fusto e fronde. La dinamica di crescita ideale, simulata senza considerare l'influenza di fattori esterni, di una singola palma è mostrata in

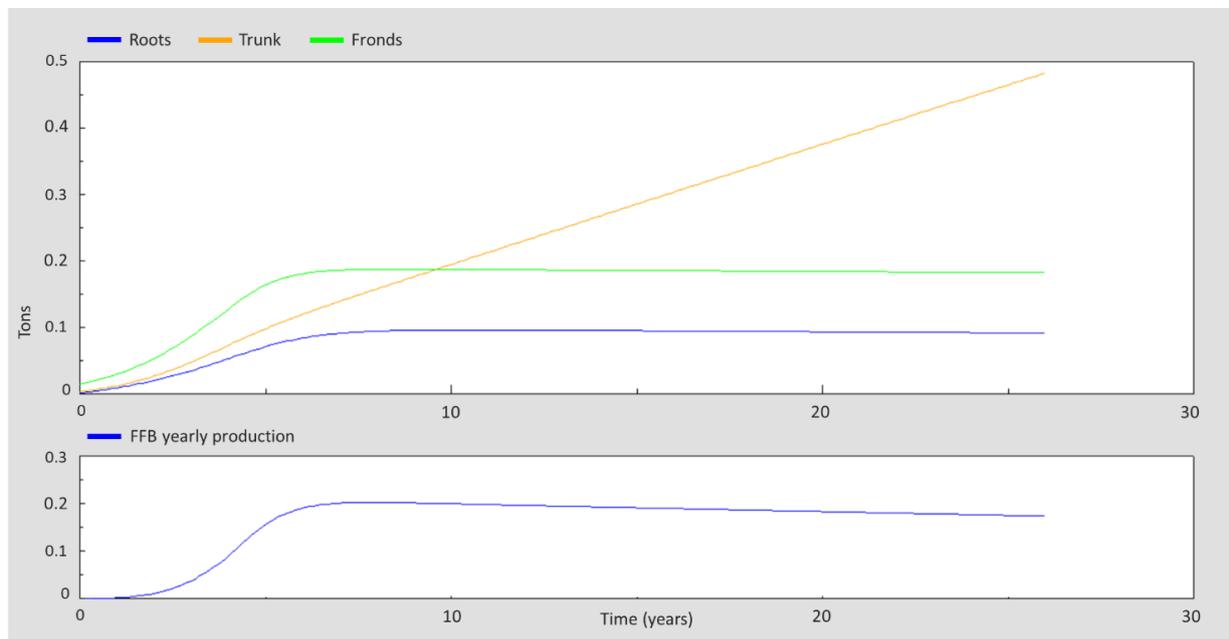


Figura 3.5 Risultati di simulazione della crescita ideale di una singola palma, senza l'influenza di fattori esterni. Il grafico superiore mostra la ripartizione della biomassa nel tempo tra radici, foglie e fusto. Il grafico inferiore mostra la produzione annuale di frutti (Fresh Fruit Bunches – FFB).

figura 3.5.

Come già detto, anche a livello di intero campo, il modello simula le dinamiche delle piante in modo individuale (Figura 3.6), mostrando la crescita, la produzione e lo stato fitopatologico delle singole palme nel campo. Tutte le altre dinamiche del sistema produttivo della palma da olio incluse nel modello sono invece simulate in modo aggregato per l'intero campo. Le differenze nella crescita delle singole palme sono definite da un fattore randomico inserito nell'equazione della fotosintesi delle palme. Questo fattore determina una variabilità del tasso fotosintetico tra gli individui variabile tra 0 e $\pm 3\%$. Questo fattore può essere associato a differenze genetiche tra gli individui, così come a variazioni spaziali di diversa natura (pedologiche, gestionali, etc.) nel campo. Per questioni computazionali, il modello simula porzioni di campo (transetti di simulazione compresi tra 1000m^2 e 1 ettaro), per poi stimare gli output delle simulazioni per un campo di un ettaro. Per fare un esempio, se per velocizzare le simulazioni si decide di impostare un transetto di simulazione di 1000m^2 , la stima della

produzione annuale di frutti espressa dal modello sarà comunque fornita in tonnellate ad ettaro.

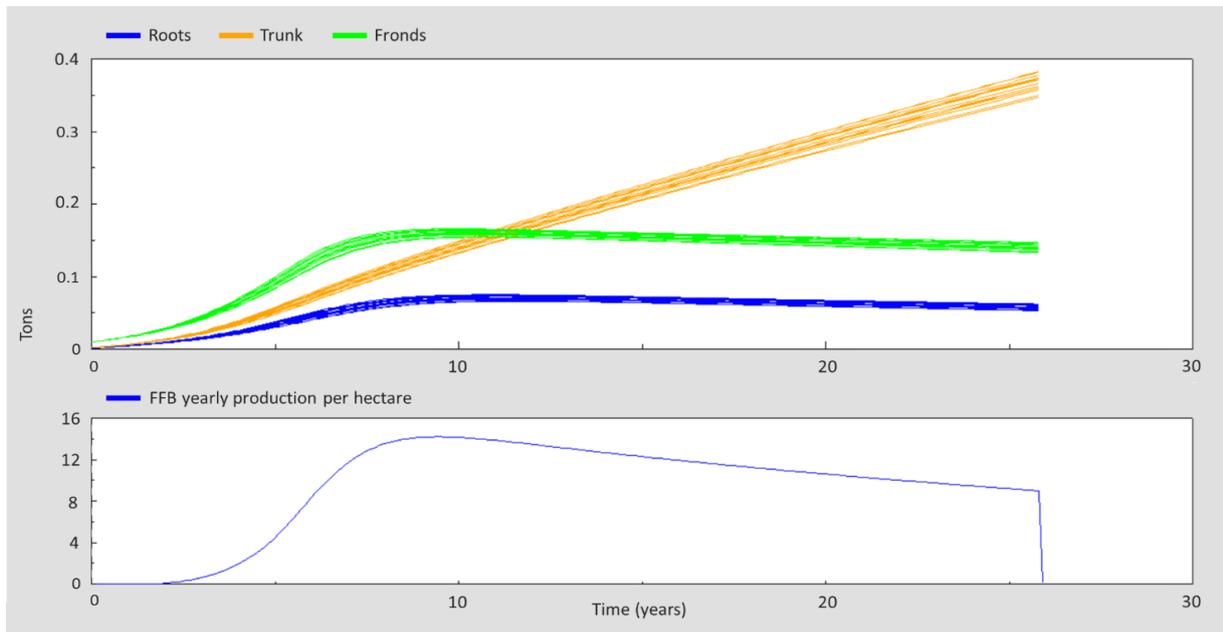


Figura 3.6 Esempio di simulazione della crescita delle singole palme in un transetto di 1000m². Il grafico superiore mostra la ripartizione della biomassa nel tempo tra radici, foglie e fusto. Ogni curva rappresenta una singola palma. Il grafico inferiore mostra la produzione annuale di frutti (Fresh Fruit Bunches – FFB) ad ettaro.

Il modello è stato elaborato con l'obiettivo di permettere una rapida comparazione degli effetti di sistemi e pratiche agronomiche diverse. In questo senso è possibile modificare agevolmente, tramite l'interfaccia di simulazione (Figura 3.7), diversi parametri agronomici relativi, ad esempio, al sesto d'impianto o alle concimazioni. Attraverso la stessa interfaccia, questi parametri possono essere modificati nel corso della stessa simulazione per analizzare ad esempio l'effetto di un particolare trattamento applicato in momenti specifici (es. in un solo anno) e non necessariamente per tutta la durata della simulazione.

Tutte le componenti, le variabili e le equazioni che costituiscono il modello sono riportate nella tabella S1.

The screenshot displays the SIMILE software interface, organized into three main sections: MANAGEMENT, Simulation Settings, and SOIL TYPE. Each section contains various parameters with sliders and input boxes.

MANAGEMENT:

- Fertilization with cut trunks (%): 0.5
- Palms per Ha: 140
- Biocides: 0
- Fertilization with pruned fronds (%): 0.5
- Noself organic fertilization (t:ha): 0
- Mineral fertilization (t:ha): 0.25
- Cultivation turn (y): 26
- Fertilization with FFB residues (%): 0.5

Simulation Settings:

- on-off Ganoderma: 1
- Plot size (% ha): 0.1

SOIL TYPE:

- initial nutrients (t:Ha): 20
- initial Noself SOM (ha): 30

Figura 3.7 Interfaccia del software SIMILE per la definizione dei valori dei parametri variabili sia tra simulazioni diverse, sia durante la stessa simulazione. I parametri sono organizzati negli stessi moduli (o sotto-modelli) utilizzati per la costruzione del modello.

3.3 Simulazioni

A scopo dimostrativo il modello è stato utilizzato per simulare due scenari di gestione agronomica per cinque cicli successivi di coltivazione della palma da olio, corrispondenti ad un periodo di circa 130 anni. Entrambi gli scenari sono caratterizzati dalle stesse condizioni

ambientali di partenza e dallo stesso tipo di impianto, mentre si differenziano per il tipo di gestione dei residui colturali ed il tipo di concimazioni applicate. Ogni ciclo di coltivazione ha una durata di 26 anni, alla fine di ogni ciclo le palme sono tagliate e nel corso dello stesso anno sostituite con nuove palme di circa 1 anno di età.

Scenario 1 – Gestione agronomica convenzionale

Questo scenario corrisponde alla gestione agronomica attualmente in uso nella maggioranza degli impianti di palma da olio in Indonesia e Malesia. Tutti i residui colturali, ovvero i residui di potatura delle fronde e i tronchi delle palme abbattute a fine ciclo, sono lasciati in campo. Allo stesso tempo, i residui dei frutti, ottenuti come prodotto di scarto dall'estrazione dell'olio, vengono ridistribuiti in campo come fertilizzante. Per compensare il consumo di nutrienti, vi è inoltre l'apporto annuale di concimi minerali, che equivalgono ad una quantità di macronutrienti netta stimabile in circa 200 kg/ha.

Le simulazioni mostrano che nel primo ciclo produttivo le piante crescono rapidamente, raggiungendo un picco produttivo di circa 13 t/ha di frutti intorno all'ottavo anno di età. Nel secondo ciclo produttivo la crescita risulta complessivamente minore rispetto al ciclo precedente e questo influenza anche la produzione il cui picco è di circa il 15% inferiore all'anno precedente. Al terzo ciclo produttivo, si assiste a una crescita più lenta, ma soprattutto al declino e alla morte di alcune piante negli ultimi anni prima dell'espianto. Lo stesso declino si manifesta in modo più accentuato nei cicli successivi, ed è imputabile alla stanchezza del terreno e al conseguente aumento di suscettibilità delle palme alla BSR causata

dal *Ganoderma*. Il declino produttivo tra il primo e gli ultimi cicli produttivi raggiunge circa il 40%. La figura 3.8 mostra biomassa delle palme e la produzione annuale ad ettaro nel tempo.

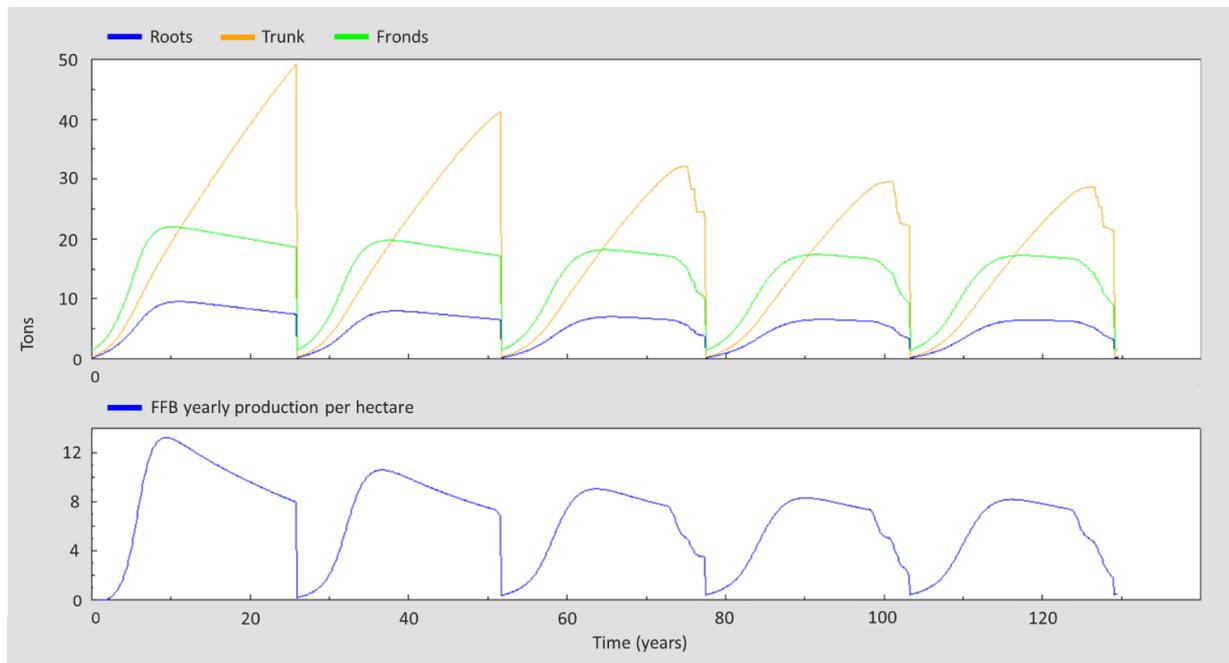


Figura 3.8 Risultati di simulazione relativa alla gestione agronomica convenzionale della palma da olio. Il grafico superiore mostra la ripartizione della biomassa ad ettaro nel tempo tra radici, foglie e fusto. Il grafico inferiore mostra la produzione annuale di frutti ad ettaro (Fresh Fruit Bunches – FFB). Ulteriori informazioni sono riportate nel testo.

Scenario 2 – Gestione agronomica con fertilizzazioni organiche eterologhe

Il secondo scenario corrisponde ad un ipotetico sistema agronomico pensato per mitigare il declino produttivo dovuto alla stanchezza del terreno e all'insorgenza di malattie. In questo scenario i residui colturali della palma vengono asportati (o bruciati), e il consumo di nutrienti viene compensato esclusivamente con fertilizzazioni organiche annuali (1.5 t/ha). In questo caso le simulazioni mostrano un incremento una produttività maggiore, rispetto allo scenario precedente, già nel primo ciclo produttivo, con un picco di produzione che arriva a 16 t/ha (rispetto alle 13 t/ha della gestione convenzionale). Nei cicli successivi, la produzione rimane sostanzialmente stabile e non vi è mortalità dovuta alla malattia. La figura 3.9 mostra biomassa delle palme e la produzione annuale ad ettaro nel tempo.

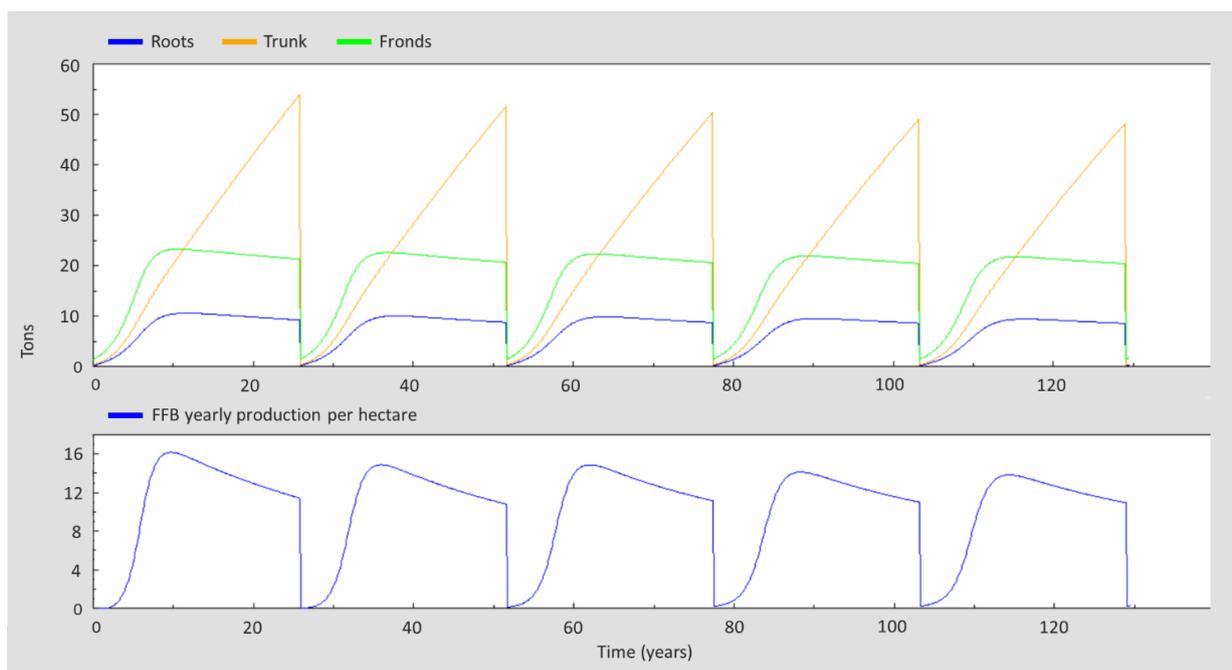


Figura 3.9 Risultati di simulazione relativa alla gestione agronomica con fertilizzazioni organiche eterologhe. Il grafico superiore mostra la ripartizione della biomassa ad ettaro nel tempo tra radici, foglie e fusto. Il grafico inferiore mostra la produzione annuale di frutti ad ettaro (Fresh Fruit Bunches – FFB). Ulteriori informazioni sono riportate nel testo.

3.4 Discussione e conclusioni

Il modello proposto, sebbene ancora in fase di sviluppo, è già in grado di fornire spunti di riflessione utili a migliorare la gestione agronomica della palma da olio. Allo stato attuale, infatti, l'uso dei residui di palma, spesso promosso o imposto a livello normativo, rappresenta un'enorme minaccia per la coltivazione della stessa palma sia in Indonesia che in Malesia. Le simulazioni esemplificative qui proposte mostrano la maggiore sostenibilità in termini produttivi di sistemi agronomici alternativi a quello attuale. Il sistema ipotizzato nello *scenario 2* rappresenta un caso limite, in cui le fertilizzazioni minerali e con residui di palma sono completamente soppiantate da grossi quantitativi di fertilizzazioni organiche eterologhe. Allo stato attuale questa soluzione può essere facilmente applicabile in alcune aree dove la coltivazione della palma non è esclusiva e vi è quindi la disponibilità teorica di residui colturali di altre specie. In questi contesti la soluzione migliore dal punto di vista agronomico, ecologico e probabilmente sociale, sarebbe quella di scambiare i residui colturali della palma da olio con quelli di altre colture provenienti da campi limitrofi. Tale possibilità eviterebbe del tutto il

declino delle diverse monocolture nel tempo e inoltre potrebbe agevolare collaborazioni tra agricoltori a livello locale e probabilmente stimolare la biodiversità agraria e la diversificazione colturale, senza però incidere sulla specializzazione delle singole aziende o dei singoli agricoltori. In areali diversi, in cui la palma da olio al momento risulta l'unica coltivazione dominante, il modello mostra (simulazioni non riportate) comunque che vi è la possibilità di ridurre fortemente il declino produttivo evitando semplicemente di riportare in campo i residui produttivi provenienti dall'estrazione dell'olio, e compensando la stessa quantità di nutrienti attraverso fertilizzazioni organiche in quantità ridotte.

3.5 Materiale supplementare

Tabella S 1 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "Auxiliary counts"

Element	Type	Equation	Unit	Notes
Palms count	output	$\text{count(PALMS)}/\text{Plot size}$	N/Ha	Number of Palms per Hectare
Palms biomass	output	$\text{sum}\{\{i \text{ Palm biomass}\}\}/\text{Plot size}$	t/Ha	Total Palm biomass per Hectare
FFB production	output	$\text{sum}\{\{i \text{ FFB production}\}\}/\text{Plot size}$	t/Ha/yr	Annual FFB production per Hectare
Nutrients	output	$\text{Nutrients}/\text{Plot size}$	t/Ha	Nutrients amount per soil Hectare
No-self SOM	output	$\text{No-self SOM}/\text{Plot size}$	t/Ha	No-self SOM per soil Hectare
Palm SOM	output	$\text{Palm SOM}/\text{Plot size}$	t/Ha	Palm SOM per soil Hectare
Total SOM	output	$\text{Total SOM}/\text{Plot size}$	t/Ha	Total SOM per soil Hectare
Fronds	output	$\text{sum}\{\{i \text{ Fronds}\}\}/\text{Plot size}$	t/Ha	Palm Fronds biomass per Hectare
Trunk	output	$\text{sum}\{\{i \text{ Trunk}\}\}/\text{Plot size}$	t/Ha	Palm Trunk biomass per Hectare
Roots	output	$\text{sum}\{\{i \text{ Roots}\}\}/\text{Plot size}$	t/Ha	Palm Roots biomass per Hectare

Ganoderma	output	Ganoderma/Plot size	t/Ha	Ganoderma biomass per Hectare
Ganoderma inoculum	output	Ganoderma inoculum/Plot size	t/Ha	Ganoderma inoculum per Hectare
Other microorganisms	output	Other microorganisms/Plot size	t/Ha	Other microorganisms' biomass per Hectare

Tabella S 2 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodello "Simulation Settings"

Element	Type	Initial value / Values range (std. value)	Unit	Notes
on-off Ganoderma	variable parameter	0	Boolean	Presence or absence of Ganoderma in the field
Plot size	variable parameter	10-100 (10)	%	Plot size for simulations, measured as % of Hectare

Tabella S 3 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodello "Time"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Time after planting	State variable	0	yr	Age of the plants
Time count	Flow	1	yr	Each timestep add 1 year to the "time after planting" state variable
Time reset	Flow	if "Palms biomass = 0" then "time after planting/dt()" else 0	yr	If the total palm biomass reaches 0 this flow resets the "time after planting" state variable

Tabella S 4 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodello “Environment (Soil type)”

Element	Type	Values range (std. value)	Unit	Notes
Initial Noself SOM	variable parameter	0-100 (30)	Kg/Ha	Amount of heterologous extracellular DNA in the first 50 centimetres of soil of a field of one hectare
Initial nutrients	variable parameter	10-50 (20)	t/Ha	Amount of macronutrients in the first 50 centimetres of soil of a field of one hectare

Tabella S 5 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodello “MANAGEMENT”

Element	Type	Values range (std. value)	Unit	Notes
Cultivation turn	variable parameter	20-30 (26)	yr	Palm cultivation turn, after "Cultivation turn" years palms are cut off and new palms are automatically planted
Palms per Ha	variable parameter	100-200 (140)	N	Number of Palms planted per Hectare
Biocides	variable parameter	0-1 (0)	Boolean	Application of fungicides for disease suppression
Mineral fertilization	variable parameter	0-1 (0.25)	t/Ha/yr	Application of mineral fertilizers, weight refers to actual macronutrients weight in fertilizers
Noself organic fertilization	variable parameter	0 -1 (0)	t/Ha/yr	Application of organic fertilizers composed by non-palm organic matter
Fertilization with cut trunks	variable parameter	0-100 (100)	%	% of biomass from "Trunk cut" flow that remain in the field

Element	Type	Values range (std. value)	Unit	Notes
Fertilization with FFB residues	variable parameter	0-100 (50)	%	% of biomass produced as sub-product or waste from oil production that is used as fertilizer
Fertilization with pruned fronds	variable parameter	0-100 (100)	%	% of biomass from "Pruning" flow that remain in the field
Oil production residues	fixed parameter	0-100 (75)	%	% of FFB that remain as sub-products or waste after palm oil extraction

Tabella S 6 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "PALMS"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Planting	IBM tool	Palms per Ha*Plot size	N	Initialize the right number of palms in the model
Replanting	IBM tool	if "Palms biomass = 0" then "Palms per Ha*Plot size/dt()" else 0	N	Initialize the right number of palms in the model (from the second planting)
Turn cut	IBM tool	if "Time after planting = Cultivation turn" then 1 else 0	Boolean	Cut all the palms at the end of the cultivation turn
Death for disease	IBM tool	if "Ganoderma >=max ganoderma biomass" then 1 else 0	Boolean	Cut a single palm if Ganoderma biomass is too high
Fronds	State variable	0.01	t	Palm Fronds biomass
Trunk	State variable	0.002	t	Palm Trunk biomass
Roots	State variable	0.001	t	Palm Roots biomass
FFB production	flow	$\max(0, \text{Growth efficiency} * \text{FFB } g * (a - (\text{Fronds growth} + \text{Root growth} + \text{Trunk growth})))$	t/yr	Annual FFB production per i palm

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Fronds growth	flow	$\text{Growth efficiency} * f * g * a * (1 - \text{Fronds} / f \text{ max})$	t/yr	Fronds growth per i palm
Trunk growth	flow	$\text{Fronds growth} * t \text{ g}$	t/yr	Trunk growth per i palm, directly related to Fronds growth
Root growth	flow	$\text{Growth efficiency} * r * g * a * (1 - \text{Roots} / r \text{ max})$	t/yr	Root growth per i palm
Pruning	flow	if Turn cut==1 then $\text{Fronds} / dt()$ else (if Death for disease==1 then $\text{Fronds} / dt()$ else $(\max(\text{Fronds} * f \text{ d}, \text{Fronds growth} * f \text{ p}))$)	t/yr	Annual pruning per i palm. Pruning of old fronds is related to the growth of new fronds, however also if the growth of new fronds is low a certain percentage of fronds keep dying for senescence and are pruned. When palm is cut all fronds are pruned.
Trunk cut	flow	if Turn cut==1 then $\text{Trunk} / dt()$ else (if Death for disease==1 then $\text{Trunk} / dt()$ else $\text{Ganoderma growth} * t \text{ d}$)	t/yr	Trunk cut at cultivation turn end or after palm death for disease. This flow also includes the consumption of trunk by Ganoderma
Root death	flow	if Turn cut==1 then $\text{Roots} / dt()$ else (if Death for disease==1 then $\text{Roots} / dt()$ else $\text{Roots} * r \text{ d}$)	t/yr	Root death for senescence. When palm is cut all roots die.
i Palm growth	output	$\text{Fronds growth} + \text{Trunk growth} + \text{Root growth} + \text{FFB production}$	t/yr	Total annual biomass production of each i palm
i Palm biomass	output	$\text{Fronds} + \text{Trunk} + \text{Roots}$	t	Total biomass of each palm
p a	fixed parameter	4.6	-	Potential amount of photosynthates produce by fronds per year. Considered as tons of photosynthates yearly produced for each ton of fronds.

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
p	variable	$\text{Fronds} * p$ $a * \text{rand_const}(0.97.1.03) * \text{Nutrient}$ effect on palm growth*ganoderma effect on palm growth	t	Amount of photosynthates produced by i palm. Variable affected by nutrients availability and disease presence and severity. This variable also includes a randomized parameter that describes individual physiological differences or spatial discontinuity of resources availability in the field.
n f	fixed parameter	2	-	Rate of consumption of photosynthates by Fronds. Considered as tons of photosynthates yearly consumed by each ton of Fronds. Mainly related to respiration.
n t	fixed parameter	0.1	-	Rate of consumption of photosynthates by Trunk. Considered as tons of photosynthates yearly consumed by each ton of Trunk. Mainly related to respiration.
n r	fixed parameter	1	-	Rate of consumption of photosynthates by Roots. Considered as tons of photosynthates yearly consumed by each ton of Roots. Mainly related to respiration.
n	variable	$\text{Fronds} * n_f + \text{Trunk} * n_t + \text{Roots} * n_r$	t	Amount of photosynthates consumed by palm biomass, except fruits.

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
a	variable	$\max(0, p-n)$	t	Available photosynthates for growth and fruit production
N v	fixed parameter	1	-	Michaelis mentem v parameter for "Nutrient effect on palm growth"
N k	variable	3*plot size	-	Michaelis mentem k parameter for "Nutrient effect on palm growth"
Nutrients effect on palm growth	variable	$(N v * \text{Nutrients}) / (N k + \text{Nutrients})$	-	Michaelis mentem equation to define Nutrient effect on palm growth based on nutrient availability in soil.
Growth efficiency	variable	1-Palm soil-sickness	-	Growth efficiency of palm depending on soil-sickness
Palm nutrients uptake	variable	Palm growth*SOM nutrients content	t/yr	Nutrients uptake by i palm
sensibility to disease	random parameter	rand_const(0.7,1.3)	-	i palm sensibility to Ganoderma
ganoderma effect on palm growth	variable	$\min(1, \text{trunk:ganoderma}/80)$	-	Negative effect of Ganoderma on palm growth. The negative effect begin when "trunk:ganoderma" is ≥ 80
max ganoderma	variable	Trunk/30	-	Max "trunk:ganoderma" before palm death for disease
trunk:ganoderma	variable	Trunk/Ganoderma	-	Trunk and pathogen biomass ratio for i palm
FFB g	fixed parameter	0.8	-	Potential FFB production rate
f g	fixed parameter	0.7	-	Potential palm fronds growth rate
f max	fixed parameter	0.25	t	Maximum potential biomass value of fronds

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
f p	fixed parameter	5.5	-	Fronds pruning rate. Percentage of fronds that are pruned each year
f d	fixed parameter	3.5	-	Fronds death rate. Percentage of fronds that naturally die each year
t g	fixed parameter	0.28	-	Parameter that indicates the amount of trunk biomass that growth per mass unit of growing fronds
t d	fixed parameter	4	-	Parameter that indicates the amount of trunk biomass that is consumes by the pathogen per mass unit of growing pathogen
r g	fixed parameter	0.2	-	Potential palm roots growth rate
r max	fixed parameter	0.2	t	Maximum potential biomass value of roots
r d	fixed parameter	4	-	Root death rate. Percentage of roots that naturally die each year

Tabella S 7 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "GANODERMA"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Ganoderma	State variable		t	Ganoderma biomass for i palm

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Ganoderma growth	flow	$(1 - \text{biocides}) * \text{on-off ganoderma} * \text{Palm soil sickness} * \text{sensibility to disease} * (\text{Ganoderma} * \text{ganoderma} - \text{g} * \text{Trunk} + \text{ganoderma inoculum} * \text{palm biomass} / \text{palms count} * \text{plot size})$	-	Disease increases in i palm, measured as pathogen biomass increase inside the palm. Disease increase is related to several factors, it is strictly dependent to soil-sickness
Ganoderma death	flow	$\text{Ganoderma} * \text{Ganoderma d}$	t/yr	Disease decrease, measured as pathogen death inside the palm
Ganoderma g	fixed parameter	10	-	Ganoderma potential growth rate
Ganoderma d	fixed parameter	0.5	-	Ganoderma death rate

Tabella S 8 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodello “MICROBIOME”

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Ganoderma inoculum	State variable	$0,01 * \text{plot size}$	t	Amount of Ganoderma inoculum in the field
Other microorganisms	State variable	$5 * \text{plot size}$	t	Amount of soil microbial biomass (not including Ganoderma)
Ganoderma inoculum increase	flow	$\text{sum}(\{\text{Ganoderma}\}) * \text{Gi g} + \text{plot size} * 0.001$	t/yr	Increase of Ganoderma inoculum in the field, related to the spread of the disease. A very low quantity of inoculum constantly reach the field from outside, independently to field dynamics
Ganoderma inoculum decrease	flow	$\text{Ganoderma inoculum} / \text{Gi d}$	t/yr	Decrease of Ganoderma inoculum in the field

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Other microorganisms growth	flow	if biocides == 0 then "om g*(1-Other microorganisms/om max)" else "om g with biocides*(1-Other microorganisms/om max)"	t/yr	Soil microbial biomass increase. Drastically reduced in presence of biocides (fungicides, antibiotics)
Other microorganisms death	flow	Other microorganisms*om d	t/yr	Soil microbial biomass decrease.
Gi g	fixed parameter	0.05	-	Ganoderma inoculum increase rate
Gi d	fixed parameter	0.1	-	Ganoderma inoculum decrease rate
om g	fixed parameter	10	-	Microbial biomass potential increase rate
om max	variable	Total SOM/0.25	t	Maximum potential microbial biomass in the soil
om d	fixed parameter	1	-	Microbial biomass decrease rate
om nutrients uptake	variable	Other microorganisms growth*SOM nutrients content	t/yr	Uptake of nutrients by soil microbial population
om g with biocides	fixed parameter	0.05	-	Microbial biomass potential increase rate in presence of biocides

Tabella S 9 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "SOIL NUTRIENTS"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Nutrients	State variable	Initial nutrients*plot size	t	Amount of macronutrients in the first 50 centimetres of soil
Nutrients uptake	flow	sum({palm nutrients uptake})+om nutrients uptake	t/yr	Sum nutrients uptake by plants and microorganisms

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Nutrients increase	flow	(Natural nutrients increase+Mineral fertilization)*plot size+(No self SOM mineralization+Palm SOM mineralization)*SOM nutrients content	t/yr	Increase of nutrients due to mineral fertilization and mineralization of SOM
Nutrients leaching	flow	Nutrients*Nutrients leaching rate	t/yr	Leaching of nutrients
Natural nutrients increase	fixed parameter	0.1	t/Ha/yr	Increase of nutrients mainly due to rain
OM nutrients content	fixed parameter	5	%	Nutrients content of organic matter
Nutrients leaching rate	variable	$N I v * \text{Nutrients} / (N I K + \text{Nutrients})$	-	Michaelis mentem equation to define leaching dynamics. If nutrients are low leaching rate is lower, while if nutrients are abundant leaching rate is higher
N I K	fixed parameter	10*plot size	-	Michaelis mentem K parameter for "Nutrient leaching rate"
N I v	fixed parameter	0.01	-	Michaelis mentem v parameter for "Nutrient leaching rate"

Tabella S 10 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "SOIL ORGANIC MATTER"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
No-self SOM	State variable	Initial Noself SOM*plot size	t	Heterologous soil organic matter in the simulation plot
Palm SOM	State variable	0	t	Palm soil organic matter

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
No-self SOM accumulation	flow	Noself organic fertilization*plot size+other organisms death	t/yr	Accumulation of heterologous soil organic matter due to organic non-self fertilization and microbial death
No-self SOM mineralization	flow	Noself SOM*Noself SOM m	t/yr	Mineralization of No-self SOM
Palm SOM accumulation	flow	sum({Pruning})*Fertilization with pruned fronds+sum({Trunk cut})*Fertilization with cut trunks +sum({Root death})+sum({FFB production})*Oil production residues*Fertilization with FFB residues	t/yr	Accumulation of palm SOM related to reuse of palm residues in the field, roots turnover and litter production
Palm SOM mineralization	flow	Palm SOM*Palm SOM m	t/yr	Mineralization of Palm SOM
No-self SOM m	fixed parameter	0.8	-	Mineralization rate of Noself SOM
Palm SOM m	fixed parameter	0.8	-	Mineralization rate of Palm SOM
Total SOM	variable	Palm SOM+Noself SOM	t	Total SOM in the soil

Tabella S 11 Descrizione degli elementi che compongono il modulo/sottomodulo "SOIL SICKNESS"

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
No-self DNA	State variable	initial Noself DNA*simulation plot size	kg	Heterologous extracellular DNA in the soil
Palm DNA	State variable	0	kg	Palm extracellular DNA in the soil
Noself DNA accumulation	Flow	Noself DNA content in Noself SOM*Noself SOM mineralization	kg/yr	Accumulation of heterologous extracellular DNA

Element	Type	Equation / Initial value	Unit	Notes
Noself DNA decay and leaching	Flow	Noself DNA*DNA d	kg/yr	Decay and leaching of heterologous extracellular DNA
Palm DNA accumulation	flow	DNA content Palm SOM*Palm SOM mineralization	kg/yr	Accumulation of Palm extracellular DNA
Palm DNA decay and leaching	flow	Palm DNA*DNA d	kg/yr	Decay and leaching of Palm extracellular DNA
No-self DNA content in No-self SOM	fixed parameter	0.01	kg/t	DNA content in heterologous SOM
Palm sensibility to Self DNA	fixed parameter	0.28	-	Sensibility of palm to self-DNA autoinhibition
Palm soil-sickness	variable	min(1,Palm DNA/Noself DNA*Palm sensibility to Self DNA)	-	Soil sickness
DNA content in Palm SOM	fixed parameter	0.005	kg/t	DNA content in Palm SOM
DNA d	fixed parameter	0.05	-	Extracellular DNA decay and leaching rate

4 Morfogenesi di anelli ed archi nei Fairy Rings

F. Carteni, N. Salvatori, M. Moreno, M. Zotti, A. Iuorio, G. Bonanomi, S. Mazzoleni, F. Giannino. Modeling spatial patterns of Fairy Rings. (*in fase di sottomissione ad OIKOS*)

4.1 Introduzione

I *Fairy Rings* (FR), anche noti in italiano come “cerchi delle streghe”, sono pattern di micelio fungino con forme diverse, la più comune delle quali è ad anello. Sono osservabili in superficie grazie all’effetto del micelio sulla vegetazione circostante e/o durante la fruttificazione del fungo stesso (Shantz, H. L. & Piemeisel, R. L., 1917; Gregory, 1982; Edwards, 1988). I FR sono associati ad un gran numero di specie diverse di funghi, principalmente Basidiomiceti (Halisky & Peterson, 1970) sia saprofiti che micorrizici (Gregory, 1982). Queste formazioni possono essere osservate in una grande varietà di ecosistemi naturali e antropizzati come foreste, prati e pascoli, dune costiere, giardini e più raramente in campi agrari (Shantz, H. L. & Piemeisel, R. L., 1917; Cosby, 1960; Dowson *et al.*, 1989b; Abesha *et al.*, 2003; Zotti *et al.*, 2020). Le dimensioni dei FR variano da poche decine di centimetri a centinaia di metri di diametro (Gregory, 1982), con una variabilità dimensionale che testimonia la longevità di queste formazioni, che in alcuni casi si stima possano raggiungere alcune centinaia di anni (Parker-Rhodes, 1955; Burnett & Evans, 1966).

All’inizio del loro sviluppo, i FR sono caratterizzati da una forma circolare scaturita dalla crescita centrifuga del micelio da un punto centrale (Stevenson & Thompson, 1976; Karst *et al.*, 2016a). Dopo un certo periodo di crescita, la parte centrale e più vecchia del micelio muore, lasciando un anello esterno di micelio giovane e compatto, comunemente detto “fronte fungino” (*Fungal front*) che continua ad espandersi verso l’esterno. Durante la sua crescita il FR può collassare in alcune porzioni o incontrare ostacoli assumendo forme diverse che includono archi e rotondi (Allegrezza *et al.*, 2022). Già nel 1911 Bayliss sosteneva che uno degli obiettivi dello studio dei FR doveva essere quello di comprendere perché il micelio si sviluppasse in forma di anello e non di “cerchio pieno”. La morte del micelio nella parte interna dell’anello e l’incapacità del fungo di ricolonizzare quella stessa area, è stata associata all’accumulo nel suolo di composti chimici auto-tossici, prodotti dallo stesso fungo (Schreiner, Oswald & Reed, Howard Sprague, 1907; Bayliss, 1911; Dowson *et al.*, 1989a) oppure al

depauperamento delle risorse necessarie al fungo (Wollaston, 1807; Smith & Rupps, 1978). In contrasto con questa seconda ipotesi però, in un esperimento mirato, è stato osservato porzioni di micelio di *Agaricus tabularis*, non riuscivano a ricolonizzare la porzione interna dell'anello nonostante l'abbondanza di risorse (Shantz, Homer L. & Piemeisel, R. L., 1917). In un esperimento simile (Dowson *et al.*, 1989a) è stato riportato che invertendo delle zolle di suolo abbondantemente colonizzate da micelio giovane e attivo di *Clitocybe nebularis*, lo stesso micelio non era più in grado di crescere seguendo la sua naturale polarità, lasciando la zona interna dell'anello inesplorata nonostante l'abbondanza di sostanza organica. Questi studi spingono ad escludere l'ipotesi del depauperamento delle risorse come fattore principale alla base della formazione degli anelli. Altre osservazioni, d'altra parte, rafforzano l'ipotesi dell'accumulo di composti auto-tossici o auto-inibitori. Tra queste, l'osservazione più comune è che i FR che crescono in aree in pendenza collassano nel lato dell'anello più in basso, generando archi orientati parallelamente alle curve di livello con la concavità verso l'alto (Bayliss, 1911; Miller & Gongloff, 2021; Allegrezza *et al.*, 2022). La morte della zona più in basso dell'anello è in effetti compatibile con la lisciviazione e l'accumulo di sostanze auto-tossiche e idrosolubili verso il basso. L'ipotesi dell'auto-tossicità è inoltre compatibile con la scoperta del ruolo inibitorio del Self-DNA su una grande varietà di organismi, già associato alla formazione di pattern di vegetazione a forma di anello simili ai FR fungini (Carteni *et al.*, 2012). L'obbiettivo di questo lavoro è quello di testare, attraverso un approccio modellistico, la capacità del meccanismo dell'autoinibizione da self-DNA nel generare le diverse forme di FR osservate in natura.

4.2 Modello concettuale

Il micelio dei funghi che formano FR inizia a svilupparsi in modo centrifugo a partire da un punto centrale formando nelle prime fasi di sviluppo agglomerati circolari di micelio. Nel tempo il micelio più vecchio localizzato nella parte centrale del corpo miceliale inizia a morire e decomporsi determinando un accumulo di self-DNA nel terreno. Questo accumulo inibisce il micelio dal ricolonizzare la parte centrale del FR determinando quindi pattern di micelio ad anello. In pendenza, alle stesse dinamiche si sovrappone la lisciviazione del self-DNA (idrofilo) verso il basso, che provoca il deperimento della porzione di micelio collocata verso valle e la formazione dei FR a forma di arco. Alcuni fattori ambientali tra cui soprattutto la pendenza del versante e la tessitura del terreno influenzano localmente la lisciviazione del self-DNA nel suolo, determinando differenze nella forma finale degli anelli o degli archi.

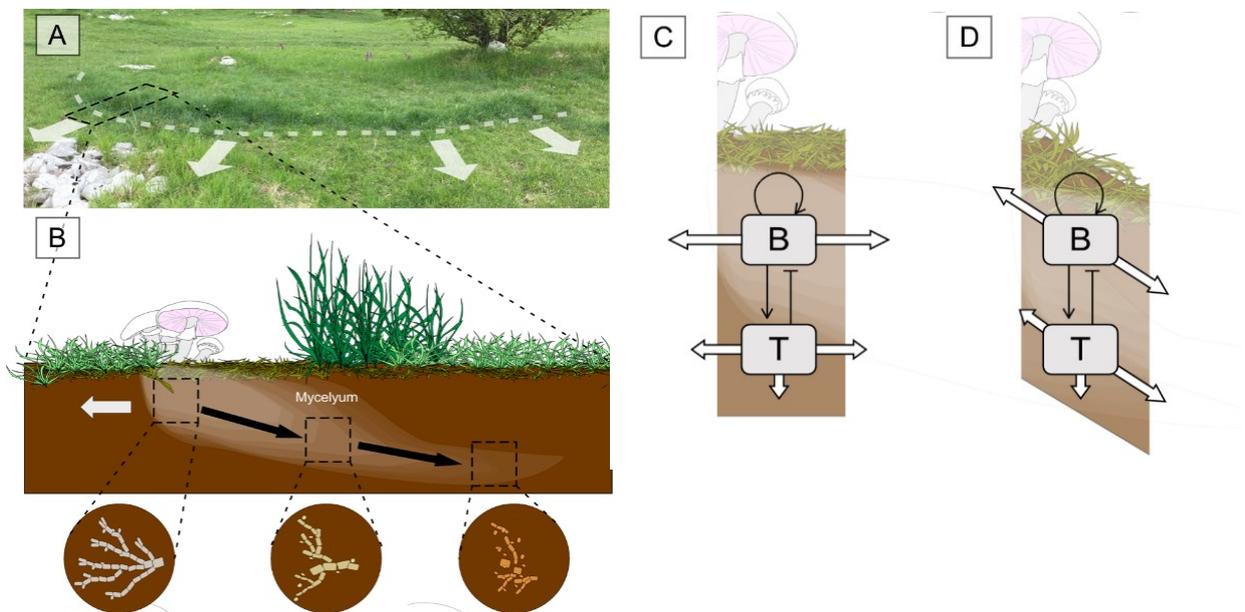


Figura 4.3 A) Foto di un Fairy ring di *Calocybe gambosa* in prateria (Foto di M. Zotti), la linea tratteggiata indica il fronte fungino, le frecce indicano la direzione in cui sta avanzando il fungo. B) Rappresentazione schematica di un transetto del Fairy Ring, con visualizzazione in dettaglio dello stato del micelio nei diversi punti del transetto. C-D) Schematizzazione concettuale delle dinamiche di espansione del Fairy Ring, dipendenti dalla biomassa del fungo (B) e dall'autotossicità (T). Le frecce bianche indicano la direzione in cui si muovono B e T, le stesse frecce hanno dimensioni maggiori coerentemente all'intensità di movimento in una certa direzione. Le frecce nere indicano le influenze positive (-->) e negative (--|).

4.3 Modello matematico

Per lo studio della morfogenesi delle diverse forme di FR è stato adattato ed utilizzato un modello originariamente ideato per lo studio di anelli ed archi di vegetazione in presenza di

autoinibizione da self-DNA (luorio et al. 2023 – in fase di revisione). Il modello consiste in due equazioni differenziali alle derivate parziali, che descrivono le dinamiche e le interazioni della biomassa della vegetazione o del fungo B ($kg \cdot m^2$) con il self-DNA auto-inibitorio T ($kg \cdot m^2$):

$$\begin{cases} \frac{\partial B}{\partial t} = gB(1 - sT) - dB^2 + D_B \Delta B \\ \frac{\partial T}{\partial t} = cdB^2 - kT + D_{Tox} \Delta T + Vm \partial_x T \end{cases}$$

La biomassa del fungo (B) cresce in funzione di un tasso di crescita g ed è influenzata negativamente dal self-DNA (T) il cui effetto inibitorio è regolato da un fattore di sensibilità s . Lo stesso self-DNA diminuisce nel tempo ad un tasso k . Sia la biomassa del fungo che il self-DNA si diffondono nel suolo rispettivamente in funzione dei parametri D_{tox} e D_b . Inoltre, il self-DNA si diffonde in funzione della pendenza del terreno (m) seguendo la direzione della pendenza stessa ad una velocità V . I parametri V e k permettono inoltre di regolare l'effetto della tessitura del terreno nello spostamento del self-DNA verso gli strati più profondi di suolo o viceversa lungo le linee di pendenza del versante.

4.4 Simulazioni

Il modello matematico è stato implementato utilizzando il software Matlab 2020 (Moler & Little, 2020), le simulazioni sono state eseguite con un timestep di 0.01 mesi. I valori della pendenza (m) ed i parametri riconducibili alla tessitura del suolo (k , D_{tox} e V) variano in funzione dello scenario simulato. Alcune specifiche simulazioni sono state inoltre effettuate inserendo ostacoli fisici nel dominio spaziale della simulazione, tali da impedire localmente la diffusione del fungo e del self-DNA. Infine, sono state effettuate simulazioni utilizzando come dominio spaziale dei modelli digitali di elevazione di formazioni orografiche reali relative in particolare al Monte Rogedano e al Monte Vettore, note per la presenza di un abbondante numero di FR ed utili quindi per un confronto tra i pattern reali e simulati.

Le simulazioni mostrano chiaramente che a parità di altre condizioni, la forma geometrica dei FR varia in funzione della pendenza. Così come osservato in natura anche nelle simulazioni emergono anelli in aree pianeggianti e archi, con convessità rivolta verso la sommità del versante, in aree in pendenza (Figura 4.2).

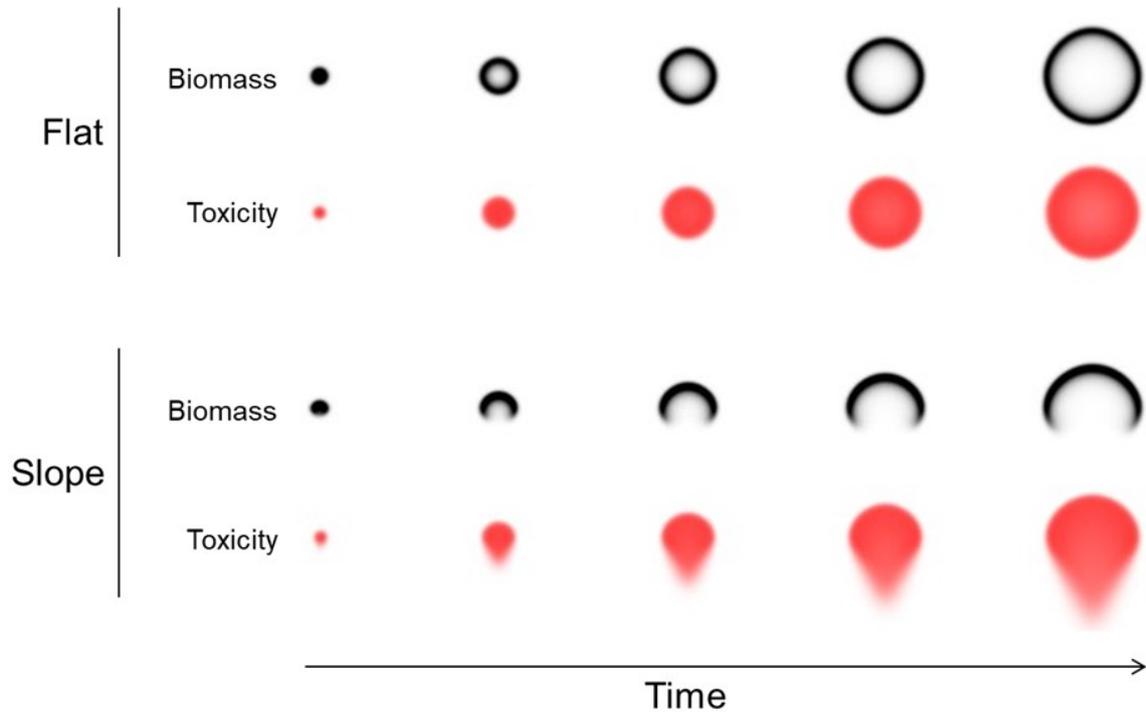


Figura 4.2 Visione dall'alto dello sviluppo di fairy ring in piano e in pendenza, con evidenza della rispettiva diffusione della tossicità nel suolo.

Variazioni nella tessitura invece, influenzando la diffusione e la lisciviazione del self-DNA determinano soprattutto variazioni nei tempi necessari al fungo per poter ricolonizzare le porzioni di suolo precedentemente occupate. Suoli molto permeabili (es. sabbiosi) agevolano l'allontanamento del self-DNA da parte dell'acqua meteorica, permettendo una più rapida ricolonizzazione delle aree interne dell'anello (Figura 4.3).

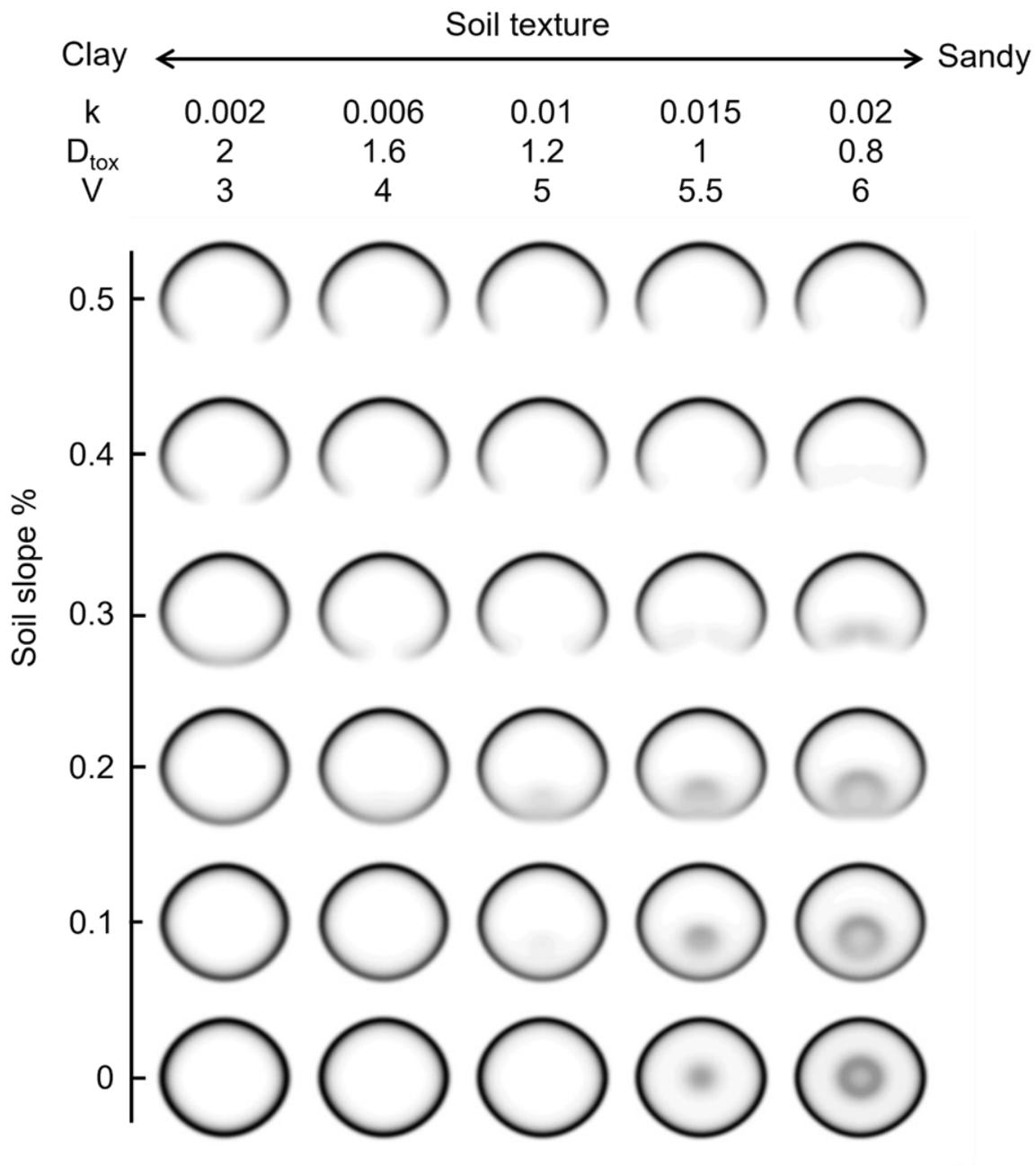


Figura 4.3 Visione dell'alto della forma di diversi Fairy Ring in base alla pendenza e alla tessitura del terreno . La tessitura determina variazioni di K (tasso di decomposizione della biomassa del fungo) D_{tox} (velocità di diffusione della tossicità) e V (velocità di movimento dell'acqua).

La presenza di ostacoli, invece, permette di simulare la morfogenesi di FR a forma di “rotore” (Figura 4.4).

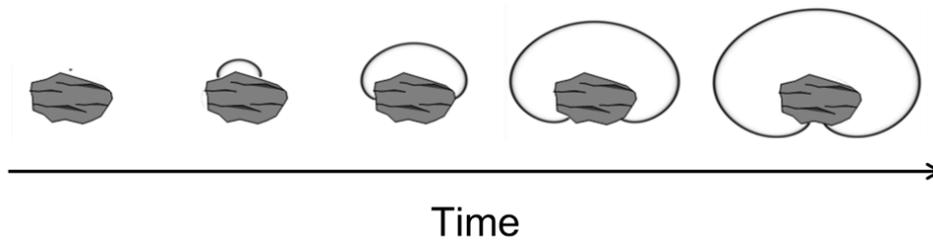


Figura 4.4 Sviluppo di un Fairy Ring a forma di “rotore” a causa della presenza di un ostacolo nel terreno.

Altre forme particolari, che pure sono state osservate in natura, emergono invece dalla coalescenza di più FR della stessa specie fungina tra di loro (Figura 4.5).

Le simulazioni su modelli orografici complessi, avviati collocando casualmente nel dominio spaziale un certo numero di FR permettono di ricreare i tipici pattern osservati a scala di paesaggio (Figura 4.6).

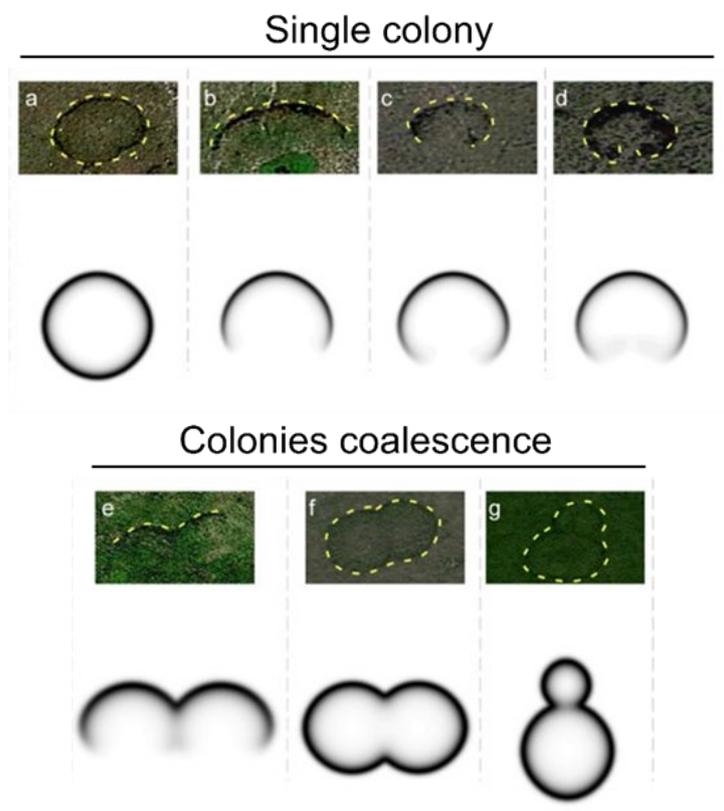


Figura 4.5 Foto e riproduzione attraverso il modello diverse forme di fairy ring osservate, oltre alle forme più comuni (a – anelli, b,c – archi, d – rotori), vi sono forme meno comuni dovute alla coalescenza di due fairy ring (e – ali o baffi, f – fiocco, g – caciocavallo).-

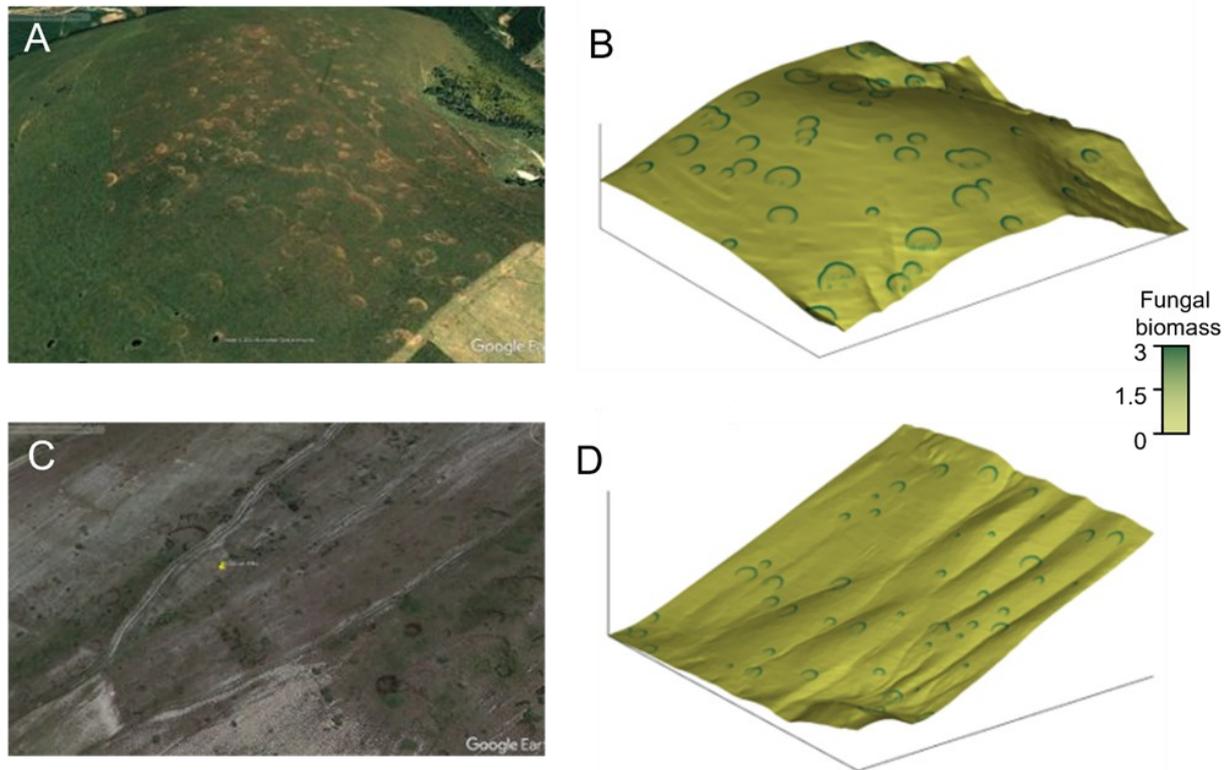


Figura 4.6 Comparazione tra immagini aeree (Google Earth) di due siti in cui sono visibili un gran numero di Fairy Ring (A – Monte Rogedano, C – Monte Vettore) e rispettive simulazioni realizzate utilizzando modelli digitali di elevazione delle stesse aree.

4.5 Conclusioni

Le simulazioni mostrano la capacità del modello, basato sulla teoria dell'auto-inibizione da self-DNA, di simulare la formazione dei diversi pattern geometrici che caratterizzano i Fairy Ring. I parametri delle simulazioni che determinano le diverse forme, rispecchiano le condizioni di pendenza, tessitura e la presenza di ostacoli osservabili in natura. In particolare, il modello spiega e permette di simulare in modo particolarmente robusto sia la formazione di anelli in piano, caratterizzati dalla morte e dall'incapacità di ricolonizzazione del micelio nell'area interna all'anello, sia la formazione di archi in condizioni di pendenza. La comprensione della morfogenesi delle forme geometriche che caratterizzano i FR, permette di affrontare in modo più solido la successiva analisi delle relazioni tra la vegetazione ed il micelio fungino (vedi capitolo successivo), da secoli oggetto di curiosità e speculazioni ecologiche.

5 Modellizzazione delle interazioni pianta-fungo nei *Fairy Rings*

Tradotto da:

N. Salvatori, M. Moreno, M. Zotti, A. Iuorio, F. Carteni, G. Bonanomi, S. Mazzoleni, F. Giannino. 2023. Process based modelling of plants-fungus interactions explains Fairy Rings types and dynamics. Scientific Report. (*In pubblicazione*)

5.1 Introduzione

Nelle Praterie, i Fairy Ring (FR) sono individuati e classificati attraverso l'effetto del micelio sulla vegetazione circostante (Shantz, H. L. & Piemeisel, R. L., 1917; Fidanza *et al.*, 2016) che può essere stimolata o inibita dalla presenza o dal passaggio del fungo (Edwards, 1984; Espeland *et al.*, 2013; Fidanza, 2017; Yang *et al.*, 2019). In molti casi, questi due effetti opposti possono essere osservati sullo stesso anello, in momenti diversi o anche simultaneamente in porzioni diverse dell'anello (Edwards, 1984; Gramss, G. *et al.*, 2005). Coerentemente al loro effetto sulla vegetazione, i FR sono stati classificati in tre tipi (Shantz, H. L. & Piemeisel, R. L., 1917)(Figura 22):

- tipo 1 – caratterizzato da una fascia circolare di vegetazione morta o fortemente inibita
- in corrispondenza del fronte fungino, seguita da un'altra fascia di vegetazione stimolata (Bonanomi *et al.*, 2012; Zotti *et al.*, 2020);
- tipo 2 – caratterizzato da una fascia circolare di vegetazione stimolata (Nelson, 2008);
- tipo 3 – senza particolari effetti sulla vegetazione, ma riconoscibile per la presenza stagionale dei carpofori (Miller *et al.*, 2011).

Oltre questa classificazione, sono stati osservati almeno altri tre tipi di FR, che essendo caratterizzati dalla presenza di una fascia di vegetazione inibita, possono essere considerati sotto-tipi del tipo 1:

- tipo 1.1 – la fascia di vegetazione inibita è sia preceduta che seguita da una fascia di vegetazione stimolata, la stimolazione è più evidente nella fascia più interna rispetto alla vegetazione inibita (Molliard, 1910; Hardwick & Heard, 1978);
- tipo 1.2 – è presente una fascia di vegetazione inibita ma nessuna fascia di vegetazione stimolata (Fidanza *et al.*, 2016);

- tipo 1.3 – molto raro, simile al tipo 1.1 ma caratterizzato da una stimolazione più evidente nella fascia più esterna rispetto alla vegetazione inibita. (osservazione di M. Zotti, vedi foto in figura 5.1)

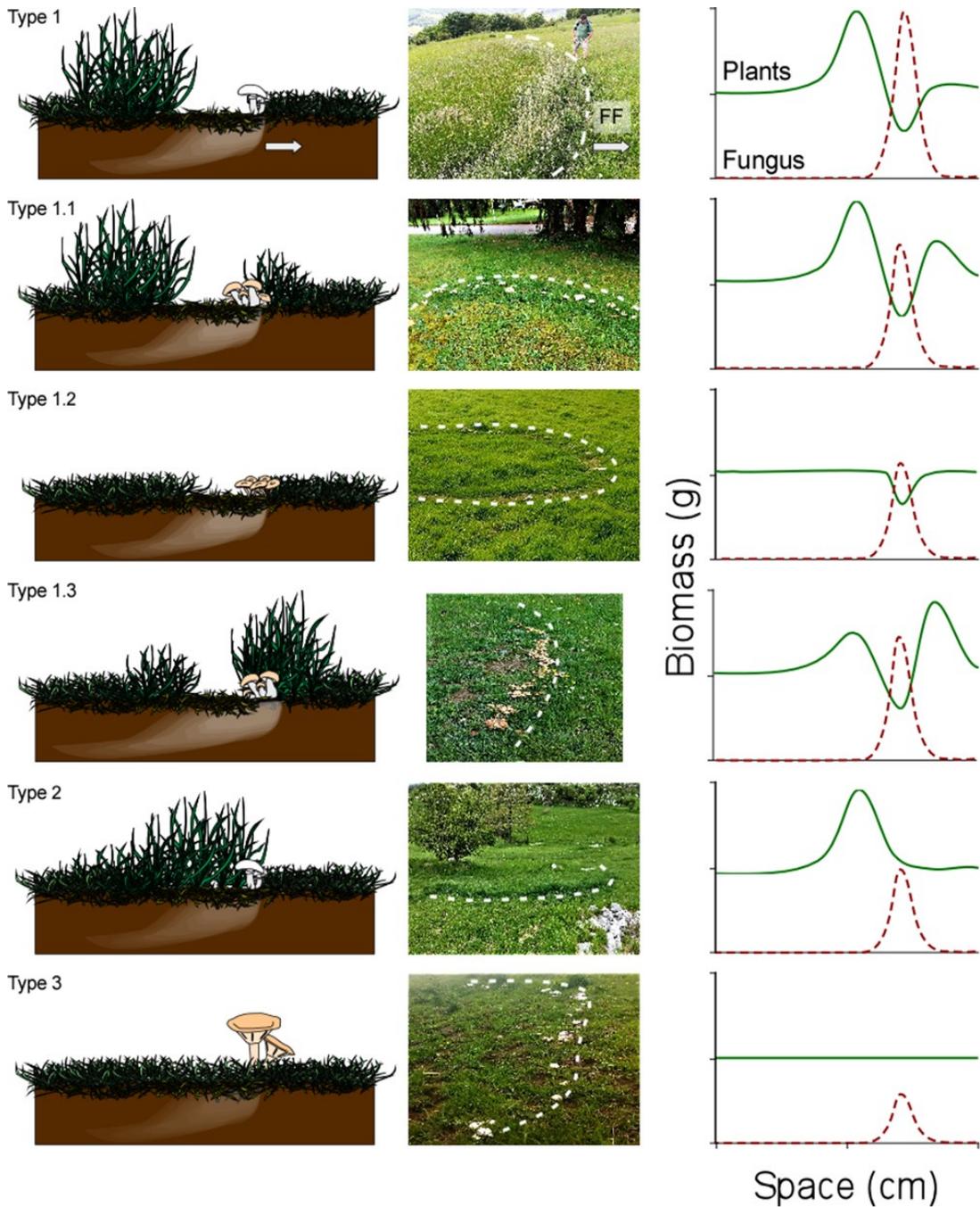


Figura 5.1 Rappresentazioni delle 5 tipologie di Fairy Ring osservate. A sinistra, rappresentazione grafica di un transetto di anello e di suolo sottostante, da notare la distribuzione del micelio, la posizione dei carpofori e l'inibizione o la stimolazione della vegetazione. Al centro foto di Fairy Ring in prateria, le linee tratteggiate corrispondono al fronte fungino (foto di Maurizio Zotti). A destra, ipotesi di distribuzione della biomassa di piante e fungo nel transetto dell'anello.

I meccanismi che determinano questi diversi effetti sulla vegetazione sono stati oggetto di molteplici ipotesi e speculazioni a partire dal XIX secolo. Tra queste le principali per quanto riguarda l'inibizione sono:

- *Ipotesi dell'idrofobicità* - Riduzione della permeabilità del suolo all'acqua causato dalla saturazione fisica della porosità del terreno da parte del micelio idrofobico (Shantz, H. L. & Piemeisel, R. L., 1917; Elliott, 1926; Gramss, Gerhard *et al.*, 2005; Fidanza, 2007; Fidanza, 2017). Questa ipotesi è supportata dalle ampie conoscenze sulla produzione di idrofobine prodotte da numerose specie di funghi filamentosi (Wösten & de Vocht, 2000; Wösten, 2001).
- *Ipotesi tossigena* - Rilascio di tossine da parte del fungo (es. Cianidrine) (Lebeau & Hawn, 1961; Blenis *et al.*, 2004; Caspar & Spiteller, 2015).

Oltre a queste sono state proposte diverse altre ipotesi, tra cui l'immobilizzazione dei nutrienti da parte del fungo (Fisher, 1977) oppure la patogenicità diretta (Bayliss, 1911; Elliott, 1926; Terashima *et al.*, 2004). Tali ipotesi hanno ricevuto scarso supporto da parte di altri autori.

Dal lato opposto, per quanto riguarda i meccanismi di stimolazione della vegetazione le principali ipotesi sono:

- *Ipotesi nutritiva* - Arricchimento di nutrienti nel suolo dovuto al mancato assorbimento e alla decomposizione della vegetazione morta (Lawes *et al.*, 1883; Edwards, 1984).
- *Ipotesi dei fitostimolanti* - Rilascio da parte del micelio di fitostimolanti ormonosimili, anche noti come *Fairy Chemicals* (Kawagishi, 2019; Takano *et al.*, 2019; Ito *et al.*, 2020), composti organici volatili (Cao *et al.*, 2021) o CO₂ (Kai & Piechulla, 2009).

Sebbene alcuni di questi meccanismi di interazione tra piante e fungo siano supportati da prove sperimentali, soprattutto per quanto riguarda i meccanismi di inibizione, non c'è ancora una visione comune rispetto all'importanza relativa di ognuno di essi nella morfogenesi dei diversi tipi di FR. Dal punto di vista sperimentale vi è infatti una certa difficoltà di analisi di questi meccanismi. La difficoltà nel replicare in ambiente controllato i FR con la relativa vegetazione, impongono di procedere quasi esclusivamente attraverso studi di campo, resi

però assai complicati dalla natura terricola dei funghi dalla loro stagionalità. Queste difficoltà unite alla grande variabilità di ecosistemi e specie fungine interessate hanno ostacolato la definizione, attraverso metodologie sperimentali, di una spiegazione generale delle interazioni tra funghi e vegetazione nei FR. In quest'ottica, questo lavoro ha avuto l'obiettivo di definire attraverso un approccio sistemico un modello concettuale univoco adatto a spiegare la formazione di tutti i tipi di FR osservati in natura. Per superare le difficoltà sperimentali, è stato utilizzato un approccio modellistico *process-based* per costruire un modello matematico di FR ring, in grado sia di simulare i più probabili meccanismi di interazione tra vegetazione e fungo. I meccanismi di inibizione, in particolare, sono stati quindi testati singolarmente per determinare quale dei due risultasse determinante nella formazione dei diversi tipi di FR noti. Il modello si basa, al netto delle varie ipotesi di interazione tra

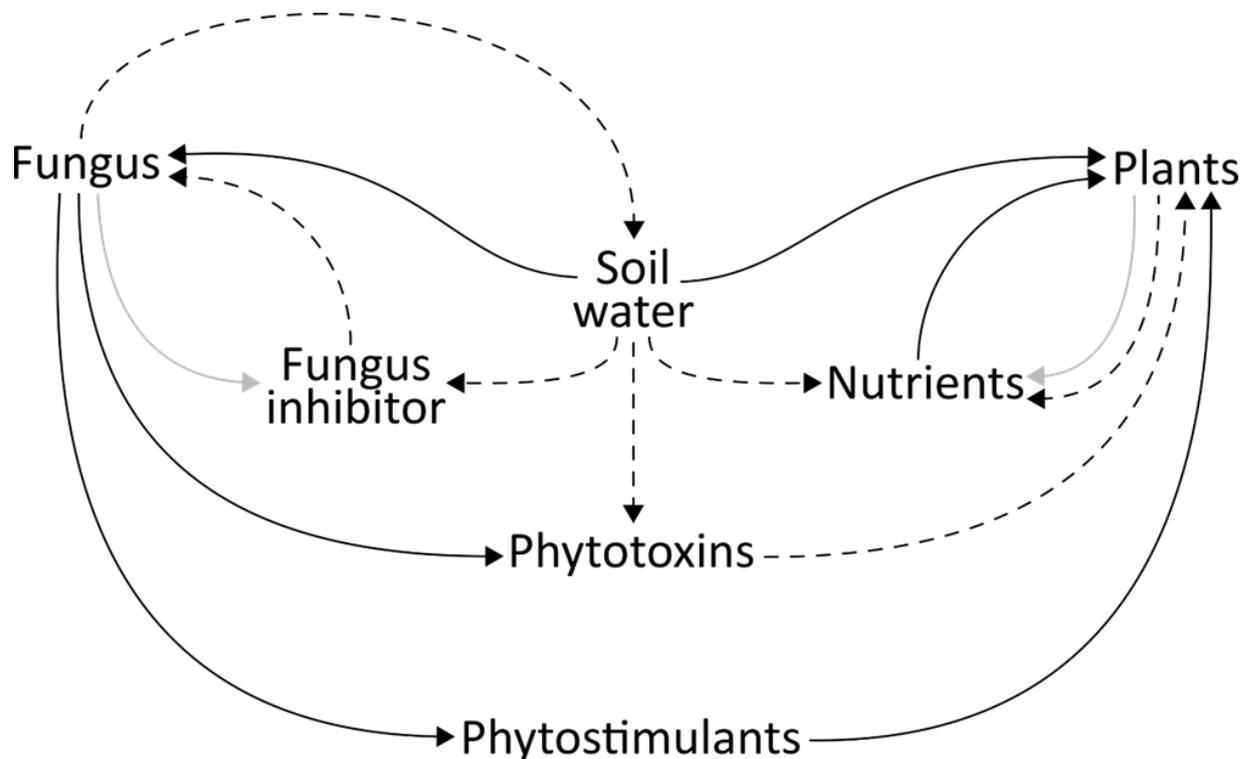


Figura 5.2 Rappresentazione schematica dei principali elementi che compongono il modello e delle reciproche interazioni. Le frecce continue rappresentano le interazioni positive, le frecce tratteggiate quelle negative. Le frecce in grigio indicano il rilascio dell'inibitore del fungo e dei nutrienti rispettivamente dopo la morte del fungo e delle piante.

vegetazione e fungo oggetto di analisi, sull'auto-inibizione da self-DNA come meccanismo di formazione delle caratteristiche forme ad anello o ad arco dei FR. Il modello concettuale di partenza è schematizzato in figura 5.2.

5.2 Modello matematico

Il modello matematico è costituito da sei equazioni differenziali alle derivate parziali che descrivono le interazioni tra la vegetazione ed il fungo. Le variabili utilizzate sono: F (fungo), I (inibitore del fungo), T (Fitotossine), P (Piante), PS (Fitostimolanti) e N (Nutrienti). Il fungo cresce ad un tasso di crescita costante (g_F), il cui valore può dipendere dalla specie fungina. La crescita del fungo è limitata dall'accumulo nel suolo del Self-DNA del fungo (inibitore del fungo). L'effetto inibitorio è applicato nel modello sia come fattore limitante per la crescita sia come causa di mortalità, come riportato da Carteni et al. (2012) per la formazione di anelli in specie vegetali. La crescita del fungo nello spazio è modellizzata come processo di diffusione. L'equazione 5.1 descrive le dinamiche della variabile di stato che rappresenta la biomassa del fungo (F):

$$\frac{\partial F}{\partial t} = g_F \cdot F \cdot (1 - s_I \cdot I) \cdot \left(\frac{W}{W+k_W} \right) - d_F \cdot F^2 - s_F \cdot F \cdot I + D_f \cdot \nabla^2 F \quad \text{Eq. 5.1}$$

Dove g_F è il tasso di crescita del fungo, s_i è la sensitività della crescita del fungo all'inibitore I , W è un parametro adimensionale che descrive gli input di acqua (principalmente pioggia, ma eventualmente anche irrigazione o scioglimento della neve) con valore variabile da 0 a 2 (valore ottimale per la crescita di fungo e piante), k_w è una costante, d_F è il tasso di morte del fungo e s_F è l'effetto dell'inibitore I sulla mortalità del fungo. Il coefficiente D_f rappresenta il tasso di diffusione del fungo nel suolo.

L'inibitore del fungo (Self-DNA) si accumula nel suolo contemporaneamente alla morte del fungo, si degrada ad un tasso costante e liscivia negli strati inferiori di suolo. Le dinamiche dell'inibitore I sono descritte dall'equazione 5.2:

$$\frac{\partial I}{\partial t} = c_I \cdot (d_F \cdot F^2 + s_F \cdot F \cdot I) - k_I \cdot I - l_I \cdot I \cdot \bar{W} \quad \text{Eq. 5.2}$$

Dove c_i è la quantità relativa di inibitore prodotto a seguito della morte del fungo, durante la decomposizione, k_i e l_i sono rispettivamente il tasso di degradazione e di lisciviazione dell'inibitore. Il termine \bar{W} rappresenta l'acqua disponibile per le piante nella rizosfera nel suolo e dipende dagli input idrici W e dalla biomassa del fungo F , calcolata secondo l'equazione 5.3:

$$\bar{W} = \begin{cases} 1 - b^{(a \cdot F - W)} & \text{if } a \cdot F < W \\ 0 & \text{if } a \cdot F \geq W \end{cases} \quad \text{Eq. 5.3}$$

Dove a è una variabile booleana con valore 0 o 2 che permette di disattivare o attivare il termine b che è un parametro di calibrazione. In termini generali il termine \bar{W} deriva dall'*ipotesi dell'idrofobicità*, secondo cui il micelio riduce l'infiltrazione di acqua nel suolo è quindi la disponibilità di acqua per le piante nelle porzioni di suolo abbondantemente colonizzate dal micelio. Quando il fungo è assente ($F=0$) il valore di acqua nella rizosfera (\bar{W}) aumenta in funzione degli input idrici W fino ad un valore massimo di saturazione 1. La

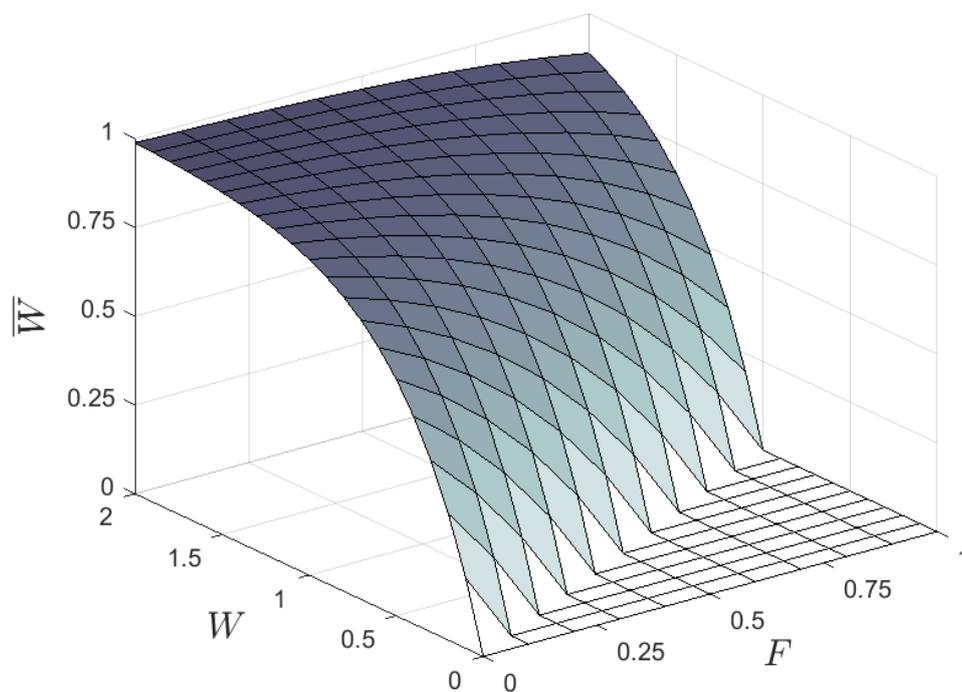


Figura 5.3 Relazione tra biomassa del fungo e acqua nel suolo, come descritta nell'equazione 5.3

presenza del fungo, invece, ($F > 0$) causa una diminuzione dell'infiltrazione di acqua nel suolo che raggiunge un minimo se la biomassa del fungo è massima ($F=1$) (Figura 5.3).

La seconda ipotesi modellizzata è l'*ipotesi tossigena*, che ipotizza una produzione diretta di fitotossine da parte del fungo. Queste fitotossine degradano ad un tasso costante e sono liscivate in funzione dell'acqua nel suolo, secondo l'equazione seguente (Eq 5.4):

$$\frac{\partial T}{\partial t} = c_T \cdot F - k_T \cdot T - l_T \cdot T \cdot \bar{W} \quad \text{Eq. 5.4}$$

dove c_T è il tasso di produzione di composti fitotossici, k_T è il tasso di degradazione e l_T il tasso di lisciviazione.

Per quanto riguarda i meccanismi di stimolazione causati da FR sulla vegetazione, l'*ipotesi dei fitostimolanti* è stata implementata considerando una produzione degli stessi da parte del fungo, e dipendente dalla biomassa del fungo, ed una degradazione ad un tasso costante (volatilizzazione, degradazione chimica o biologica) secondo l'equazione 5.5:

$$\frac{\partial PS}{\partial t} = c_{PS} \cdot F - k_{PS} \cdot PS \quad \text{Eq. 5.5}$$

Dove c_{PS} è il tasso di rilascio di fitostimolanti da parte del micelio e k_{PS} il relativo tasso di degradazione. Per quanto riguarda invece i nutrienti (*ipotesi nutritiva*) è stato considerato un arricchimento di Azoto nel terreno conseguente alla decomposizione della vegetazione morta, in questo caso sono stati considerati sia i processi di lisciviazione sia quelli di assorbimento da parte della vegetazione in vita. Secondo l'equazione seguente (Eq. 5.6)

$$\frac{\partial N}{\partial t} = g_N \cdot [(g_P \cdot P^2 + s_T \cdot P \cdot T)] \cdot \bar{W} - u_N \cdot (g_P \cdot \bar{W} \cdot P \cdot N) - l_N \cdot N \cdot \bar{W} \quad \text{Eq. 5.6}$$

Dove g_N il tasso di rilascio di azoto durante la decomposizione, u_N è il tasso di assorbimento da parte della vegetazione e l_N è il tasso di lisciviazione. Al netto delle equazioni descritte fino ad ora le dinamiche della vegetazione sono descritte dall'equazione 5.7:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = g_P \cdot P \cdot [(\bar{W} \cdot (1 + PS + N) - P)] - s_T \cdot T \cdot P + D_P \cdot \nabla^2 P \quad \text{Eq. 5.7}$$

Dove g_P è il tasso di crescita delle piante, influenzato dalla disponibilità di acqua (\bar{W}) e dalla presenza di fitostimolanti (PS) e nutrienti (N), e s_T la sensibilità delle piante alle tossine prodotte dal fungo (T). Inoltre, la diffusione della vegetazione nello spazio è regolata dal termine D_P . Va inoltre notato che in questo caso, l'auto-inibizione della vegetazione non è stata modellizzata in considerazione del fatto che la vegetazione, negli ambienti in cui sono più frequentemente osservati i FR, è costituita da più specie diverse.

Il modello ha una risoluzione spaziale nell'ordine dei decimetri e una risoluzione temporale giornaliera. Va inoltre notato che sono state esplicitamente modellizzate le dinamiche spaziali unicamente per Fungo e Vegetazione (Eq. 5.1 e 5.7). Per semplicità di analisi, non è stata invece modellizzata la diffusione orizzontale dei composti chimici, che vista anche la scala spaziale di riferimento, può essere considerata trascurabile.

Il modello è stato implementato ed eseguito in MATLAB 2020 (Moler & Little, 2020) per tempo di simulazione costante di 2000 giorni (circa 5 anni e mezzo)

5.3 Simulazioni

Le prime simulazioni sono state effettuate per testare la formazione dell'anello fungino mediante il meccanismo di auto inibizione da self-DNA. Queste simulazioni mostrano

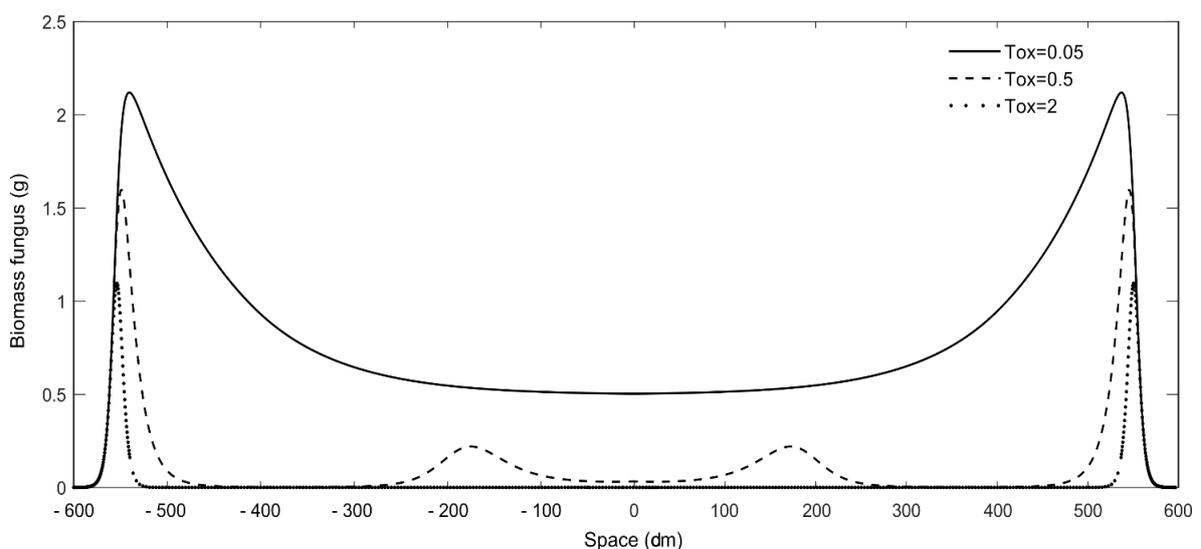


Figura 4.4 Grafico della biomassa del fungo in funzione dell'auto-inibizione.

chiaramente che la formazione dell'anello avviene unicamente se vi è la presenza dell'inibitore e se il fungo è sensibile allo stesso ($s_I > 0$); si osserva inoltre che la quantità massima e minima della biomassa di fungo nelle diverse aree dell'anello sono fortemente influenzate dall'auto-inibizione (Figura 5.4 con $Tox = s_I = s_F$).

Per testare autonomamente le ipotesi di inibizione della vegetazione (*ipotesi dell'idrofobicità* e *ipotesi tossigena*), sono stati alternativamente disattivati i parametri che regolano tali meccanismi ($a = 0$; $s_T = 0$). Le due ipotesi sono state quindi testate singolarmente in condizioni diverse, in particolare l'ipotesi dell'idrofobicità è stata testata al variare del tasso di crescita del fungo (g_F) e degli input idrici (W). In termini ecologici questi due parametri

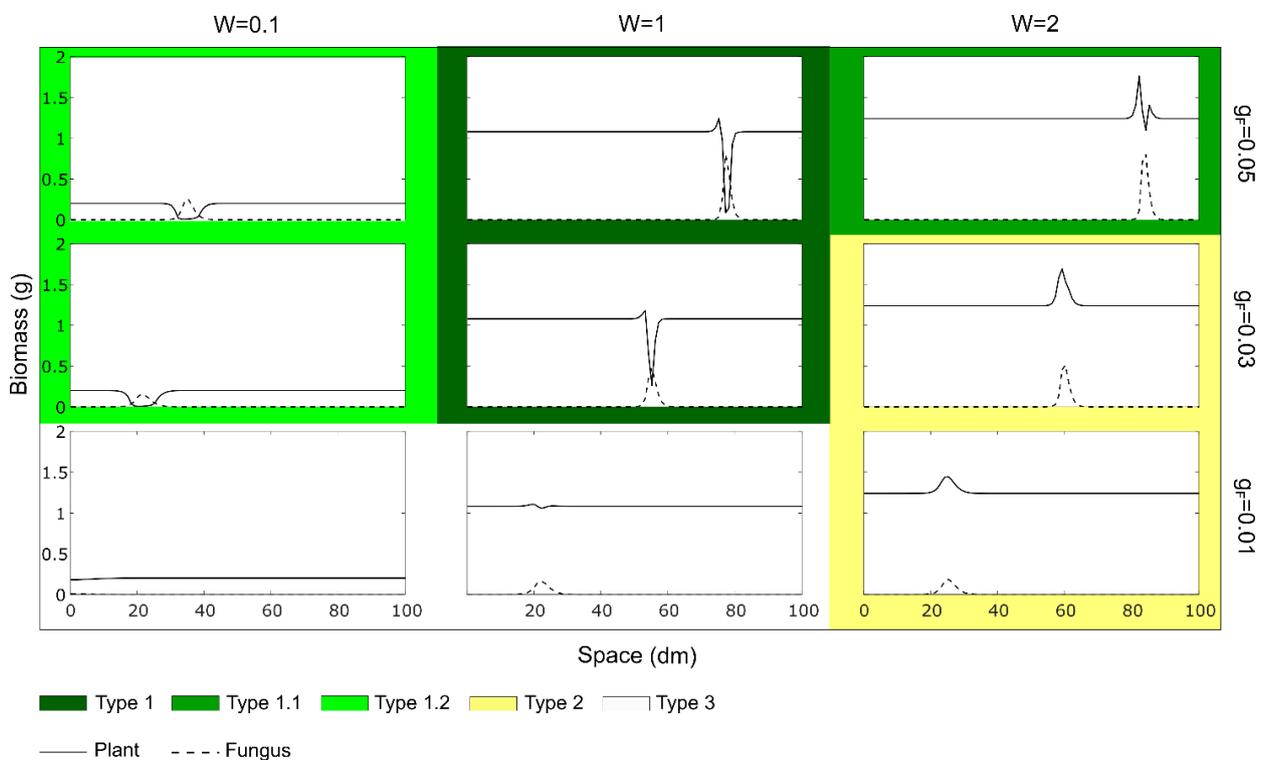


Figura 5.5 Risultati delle simulazioni relative all'ipotesi idrofobica. Ogni grafico riporta i risultati di biomassa del fungo e delle piante con valori diversi di input idrici (W) e tasso di crescita del fungo (g_F). I colori indicano le diverse tipologie di Fairy ring corrispondenti ai risultati delle simulazioni.

permettono di evidenziare differenze sostanziali nella morfogenesi dei FR dovute a variazioni di specie o di condizioni meteorologiche. Le simulazioni (Figura 5.5) mostrano che il meccanismo dell'idrofobicità è in grado di generare i 5 tipi di FR più comuni. L'aumento degli input idrici determina un aumento della biomassa di funghi e piante ed una diminuzione dell'area in cui la vegetazione è inibita.

Eseguendo un'esplorazione parametrica più profonda è stato inoltre possibile osservare anche il FR di tipo 1.3 (Figura 5.6 con $c_{PS} = 0.8$; $k_{PS} = 1$; $g_N = 0.2$; $W=2$; $g_F=0.05$) in questo caso sono stati modificati anche i parametri relativi ai fitostimolanti, con l'obiettivo di descrivere un fungo in grado di rilasciare molti composti con un alto tasso di volatilizzazione.

L'ipotesi tossigena è stata invece testata al variare dei parametri g_F ed s_T , rispettivamente il tasso

di crescita del fungo e la sensibilità della vegetazione alle fitotossine rilasciate dal fungo. Le simulazioni (Figura 5.7) mostrano che questa ipotesi, indipendentemente dai parametri scelti, non è in grado di simulare l'emergenza di FR di tipo 1.1 e 1.3, ovvero dei tipi in cui vi sono fasce adiacenti di vegetazione stimolata e inibita. La fitotossina, infatti, essendo un prodotto del metabolismo del fungo (Calvo *et al.*, 2002; Keller *et al.*, 2005) è rilasciata dal fungo proporzionalmente alla sua biomassa, così come accade per i fitostimolanti, determinando una sovrapposizione dei due effetti opposti. Questi effetti possono annullarsi a vicenda o predominare uno sull'altro ma questo, essendo questi meccanismi dipendenti in termini quantitativi dalla specie fungina o dalle condizioni ambientali, avviene indistintamente in tutte le zone dell'anello piuttosto che a fasce definite. L'idrofobicità invece aumenta in modo non lineare rispetto alla biomassa del fungo (Vogelmann *et al.*, 2013) determinando una asincronia tra soppressione e stimolazione della vegetazione.

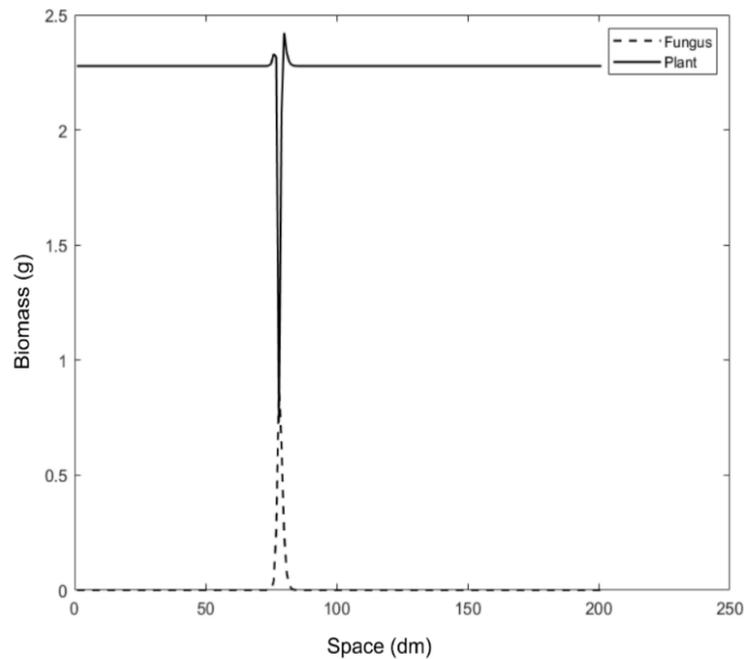


Figura 5.6 Risultati della simulazione dell'ipotesi idrofobica con $c_{PS} = 0.8$; $k_{PS} = 1$; $g_N = 0.2$; $W=2$; $g_F=0.05$. Il Fairy ring ottenuto è identificabile come tipo 1.3

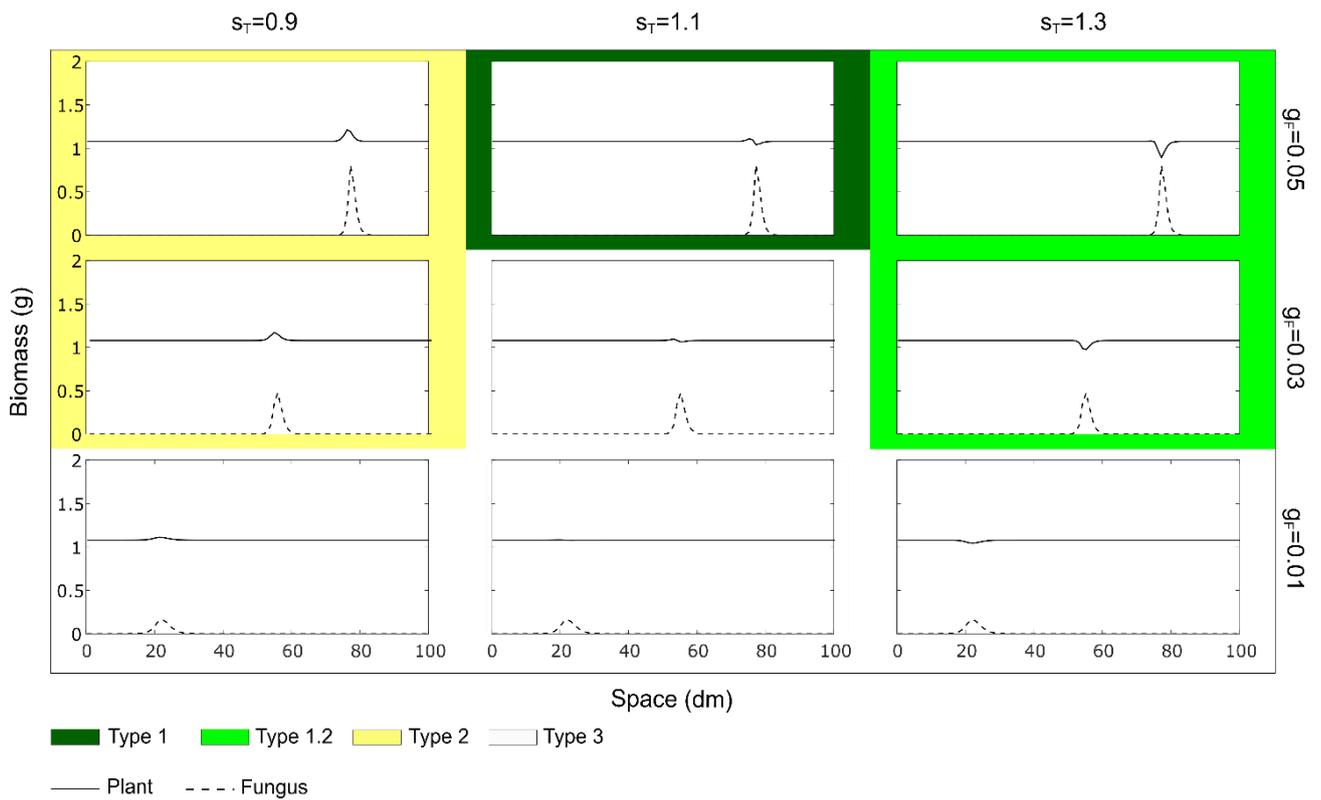


Figura 5.7 Risultati delle simulazioni relative all'ipotesi tossigena. Ogni grafico riporta i risultati di biomassa del fungo e delle piante con valori diversi di sensibilità della pianta alla tossicità (s_T) e tasso di crescita del fungo (g_F). I colori indicano le diverse tipologie di Fairy Ring corrispondenti ai risultati delle simulazioni.

La figura 5.8 mostra invece i risultati delle simulazioni in cui sono attivi entrambi i meccanismi di inibizione al variare dei parametri g_F , s_T e W .

Come nel caso dell'ipotesi dell'idrofobicità da sola, anche in questo caso il modello è in grado di generare i diversi tipi di FR osservati in natura. Con il tipo 1.3 osservabile attraverso

un'esplorazione più consistente dei parametri (Figura 5.9 con $c_{PS} = 0.8$; $k_{PS} = 1$; $g_N = 0.2$; $W=2$; $g_F = 0.05$; $s_T = 1$).

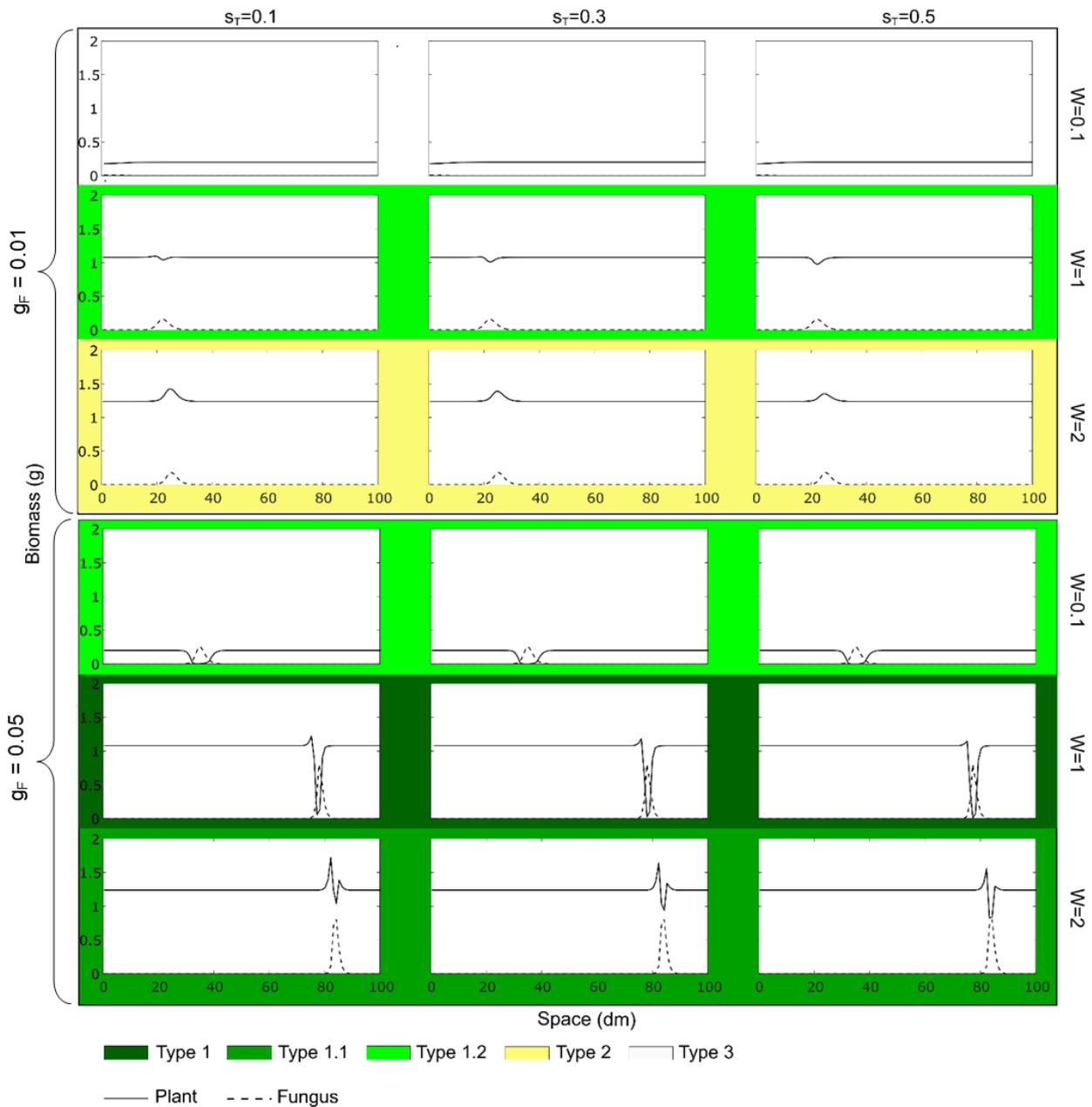


Figura 5.8 Risultati delle simulazioni relative all'ipotesi combinata. Ogni grafico riporta i risultati di biomassa del fungo e delle piante con valori diversi di input idrici (W), sensibilità della pianta alla tossicità (s_T) e tasso di crescita del fungo (g_F). I colori indicano le diverse tipologie di Fairy Ring corrispondenti ai risultati delle simulazioni.

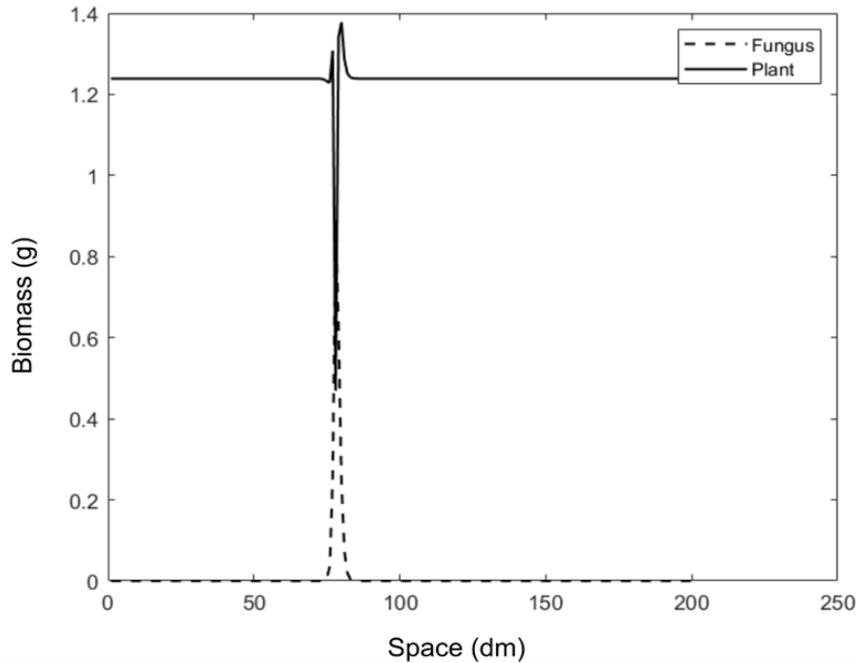


Figura 5.9 Risultati della simulazione dell'ipotesi idrofobica con $c_{PS} = 0.8$; $k_{PS} = 1$; $g_N = 0.2$; $W = 2$; $g_F = 0.05$; $s_T = 1$. Il Fairy ring ottenuto è identificabile come tipo 1.3

5.4 Conclusioni

In passato sono stati sviluppati alcuni modelli matematici in grado di riprodurre alcune delle dinamiche dei FR. Questi lavori sono stati indirizzati principalmente all'analisi della morfogenesi delle colonie fungine, concentrandosi in particolare sull'espansione del micelio nel suolo (Parker-Rhodes, 1955; Karst *et al.*, 2016b; Karst *et al.*, 2016a) e non analizzando le interazioni tra il fungo e la vegetazione circostante. Queste interazioni però rappresentano uno degli aspetti più interessanti dei FR. Inoltre, considerando che il fungo è raramente visibile direttamente in superficie (durante la fruttificazione) ma è di solito visibile solo attraverso i suoi effetti sulla vegetazione, l'analisi e la comprensione complessiva del sistema vegetazione-fungo dei FR assume una forte rilevanza.

Il modello descritto nei paragrafi precedenti tiene conto non solo delle dinamiche del fungo, ed in particolare dell'auto-inibizione che determina la tipica forma ad anello, ma anche di quelle della vegetazione in funzione del fungo. Questo tipo di modellizzazione integrata permette di generare tutte le tipologie di FR osservate in natura aiutando a valutare

l'importanza relativa dei principali meccanismi di interazione tra vegetazione e fungo ipotizzati a partire dal XIX secolo.

Riguardo la soppressione della vegetazione, le simulazioni condotte mostrano che l'ipotesi dell'idrofobicità è in grado, da sola, di generare tutti i tipi di FR noti. Al contrario, quella tossigena non è adatta a generare i FR in cui sono simultaneamente visibili effetti sia soppressivi sia di stimolazione da parte del fungo sulle piante (tipi 1.1 e 1.3). Le simulazioni proposte suggeriscono che il meccanismo dell'idrofobicità sia preponderante rispetto a quello tossigeno nel determinare la soppressione della vegetazione, ma non escludono comunque che questi meccanismi possano coesistere.

Rispetto ai meccanismi di stimolazione della vegetazione, l'ipotesi suggerita dalle simulazioni è che, se pure entrambi i meccanismi analizzati (rilascio di fitostimolanti e nutrienti) siano presenti nei FR, la stimolazione causata dal rilascio di fitostimolanti da parte del fungo sia più rilevante di quanto precedentemente immaginato. A livello logico, infatti, l'arricchimento dei nutrienti dovuto al mancato assorbimento e alla decomposizione della vegetazione soppressa, non può spiegare la stimolazione della vegetazione "prima" del passaggio del fungo e della soppressione delle piante stesse (FR tipi 1.1 e 1.3).

Sia l'ipotesi dell'idrofobicità che quella della produzione di fitostimolanti, identificate come preponderanti nel determinare i diversi tipi di FR, sono strettamente legate alla quantità di biomassa del fungo e più precisamente alla densità del micelio nel suolo. Questo concetto suggerisce che il tipo di FR osservato dipende in larga parte dalla specie di fungo che determina il FR e dall'ambiente in cui questo si sta sviluppando ed è osservato in un preciso momento. In condizioni ambientali ideali le diverse specie fungine produrranno masse miceliari più dense, con un effetto sulla vegetazione più evidente. Al contrario, in condizioni ambientali sub-ottimali, ad esempio al limite della propria nicchia ecologica, queste specie potrebbero produrre masse di micelio più rade, determinando FR di tipo 3 (senza effetti sulla vegetazione).

6 Conclusioni

Nel lavoro qui presentato l'approccio System Dynamics è stato utilizzato per l'analisi di alcuni particolari sistemi agrari ed ecologici fortemente influenzati dall'auto-inibizione da Self-DNA. Questi casi studio sono stati scelti in quanto rappresentativi dell'impatto del fenomeno in contesti differenti, in particolare: nell'agricoltura di sussistenza in epoca romana (capitolo 2), nell'agricoltura industriale contemporanea (capitolo 3) e in sistemi ecologici, relativamente a funghi anziché piante (capitolo 4 e 5). Questi modelli aiutano a comprendere più a fondo i relativi sistemi fornendo allo stesso un tempo uno strumento utile a valutare l'impatto di eventuali variazioni di variabili esterne sul sistema stesso. Sia nel caso dei sistemi agrari che nel caso dei sistemi ecologici, questo può servire sia a valutare l'impatto di diversi metodi di gestione, sia a stimare l'impatto di eventuali variazioni nelle condizioni ambientali sui sistemi analizzati.

I diversi modelli e le diverse simulazioni relative ai sistemi agrari, evidenziano, l'utilità di pratiche colturali note da migliaia di anni, tra cui la rotazione colturale, la fertilizzazione organica eterologa, l'allontanamento dei residui colturali o le consociazioni. Così come i rischi legati all'abuso di pratiche e mezzi la cui diffusione è recente: riutilizzo sistematico dei residui colturali in campo, uso di biocidi, sostituzione della fertilizzazione organica con la sola concimazione minerale. Le simulazioni, oltre ad analizzare l'impatto di pratiche colturali note, suggeriscono l'elaborazione e l'utilizzo di pratiche innovative. La più semplice tra queste è probabilmente lo scambio di residui colturali tra campi coltivati con specie diverse. Altre pratiche potrebbero mirare a ricreare condizioni di biodiversità controllata in campo, attraverso l'uso di inerbimenti e microorganismi. L'utilizzo combinato di pratiche virtuose può risolvere il problema della stanchezza del terreno anche nell'ambito delle monocolture perenni, il cui impatto ambientale è in molti casi oggetto di grande preoccupazione. Nel caso della Palma da Olio in particolare, la risoluzione della SDT permetterebbe di risolvere la più nota criticità di questa coltivazione, legata alla necessità di disboscare grosse porzioni di foresta tropicale per sostituire suoli ormai improduttivi proprio a causa della SDT. In definitiva, le simulazioni sottolineano quanto la sostenibilità dei sistemi agrari dipenda fortemente dalla prevenzione e dalla gestione della SDT.

Riguardo lo studio dei FR, il modello mostra la capacità di simulare la formazione dei diversi pattern geometrici osservati in natura attraverso l'implementazione matematica del concetto di

inibizione da Self-DNA. Tale implementazione pone inoltre basi più solide per l'analisi delle dinamiche tra funghi e vegetazione negli stessi FR.

7 Bibliografia

Abesha E, Caetano-Anollés G, Høiland K. 2003. Population genetics and spatial structure of the fairy ring fungus *Marasmius oreades* in a Norwegian sand dune ecosystem. *Mycologia* **95**(6): 1021-1031.

Agrios GN. 2005. *Plant pathology*: Elsevier.

Allegrezza M, Bonanomi G, Zotti M, Carteni F, Moreno M, Olivieri L, Garbarino M, Tesei G, Giannino F, Mazzoleni S. 2022. Biogeography and shape of fungal fairy rings in the Apennine mountains, Italy. *Journal of Biogeography* **49**(2): 353-363.

Barbero F, Guglielmotto M, Capuzzo A, Maffei ME. 2016. Extracellular self-DNA (esDNA), but not heterologous plant or insect DNA (etDNA), induces plasma membrane depolarization and calcium signaling in lima bean (*Phaseolus lunatus*) and maize (*Zea mays*). *International Journal of Molecular Sciences* **17**(10).

Bastan M, Khorshid-Doust RR, Sisi SD, Ahmadvand A. 2017. Sustainable development of agriculture: a system dynamics model. *Kybernetes* **47**(1): 142-162.

Bayliss JS. 1911. Observations on *Marasmius oreades* and *Clitocybe gigantea* as parasitic fungi causing fairy rings. *Journal of Economic Biology* **6**: 111-132.

Beadnell HJL. 1909. *An Egyptian oasis: an account of the oasis of Kharga in the Libyan desert, with special reference to its history, physical geography, and water-supply*: London: J. Murray.

Bennett JA, Klironomos J. 2019. Mechanisms of plant–soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist* **222**(1): 91-96.

Blenis PV, Chow PS, Duncan I, Knowles NR. 2004. Cyanide levels near fairy rings affect the growth of grasses and fungi. *Canadian Journal of Botany* **82**(9): 1324-1329.

Bonanomi G, Mingo A, Incerti G, Mazzoleni S, Allegrezza M. 2012. Fairy rings caused by a killer fungus foster plant diversity in species-rich grassland. *Journal of Vegetation Science* **23**(2): 236-248.

Bonanomi G, Zotti M, Idbella M, Termolino P, De Micco V, Mazzoleni S. 2022. Field evidence for litter and self-DNA inhibitory effects on *Alnus glutinosa* roots. *New Phytologist* **236**(2): 399-412.

Bosch OJH, King CA, Herbohn JL, Russell IW, Smith CS. 2007. Getting the big picture in natural resource management-systems thinking as ‘method’ for scientists, policy makers and other stakeholders. *Systems Research and Behavioral Science* **24**(2): 217-232.

Burnett JH, Evans EJ. 1966. Genetical Homogeneity and the Stability of the Mating-type Factors of 'Fairy Rings' of *Marasmius oreocetes*. *Nature* **210**(5043): 1368.

Börner H. 1960. Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. *The Botanical Review* **26**(3): 393-424.

Calvo AM, Wilson RA, Bok JW, Keller NP. 2002. Relationship between secondary metabolism and fungal development. *Microbiology and molecular biology reviews* **66**(3): 447-459.

Cao M, Liu F, Sun L, Wang Y, Wan J, Wang R, Zhou H, Wang W, Xu J. 2021. *Floccularia luteovirens* modulates the growth of alpine meadow plants and affects soil metabolite accumulation on the Qinghai-Tibet Plateau. *Plant and Soil* **459**(1): 125-136.

Carini P, Marsden PJ, Leff JW, Morgan EE, Strickland MS, Fierer N. 2016. Relic DNA is abundant in soil and obscures estimates of soil microbial diversity. *Nature Microbiology* **2**(3): 16242.

Carteni F, Marasco A, Bonanomi G, Mazzoleni S, Rietkerk M, Giannino F. 2012. Negative plant soil feedback explaining ring formation in clonal plants. *Journal of Theoretical Biology* **313**: 153-161.

Carteni F, Bonanomi G, Giannino F, Incerti G, Vincenot CE, Chiusano ML, Mazzoleni S. 2016. Self-DNA inhibitory effects: Underlying mechanisms and ecological implications. *Plant Signaling & Behavior* **11**(4): e1158381-e1158381.

Caspar J, Spiteller P. 2015. A free cyanohydrin as arms and armour of *marasmius oreocetes*. *ChemBioChem* **16**(4): 570-573.

Caton-Thompson G, Gardner EW. 1932. The prehistoric geography of Kharga Oasis. *The Geographical Journal* **80**(5): 369-406.

Cesarano G, Zotti M, Antignani V, Marra R, Scala F, Bonanomi G. 2017. Soil sickness and negative plant-soil feedback: A reappraisal of hypotheses. *Journal of Plant Pathology* **99**(3): 545-570.

Cheng F, Cheng Z. 2015. Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy. *Frontiers in plant science* **6**: 1020.

Chiusano ML, Incerti G, Colantuono C, Termolino P, Palomba E, Monticolo F, Benvenuto G, Foscari A, Esposito A, Marti L, et al. 2021. *Arabidopsis thaliana* Response to Extracellular DNA: Self Versus Nonself Exposure. *Plants* **10**(8): 1744-1744.

Collina F, Zucchini F. 1967. Contributo allo studio dell'azione di residui di colture diverse sullo sviluppo del pesco. *Rivista di ortoflorofrutticoltura italiana* **51**(5): 386-406.

Combres JC, Pallas B, Rouan L, Mialet-Serra I, Caliman JP, Braconnier S, Soulié JC, Dingkuhn M. 2013. Simulation of inflorescence dynamics in oil palm and estimation of environment-sensitive phenological phases: A model based analysis. *Functional Plant Biology* **40**(3): 263-279.

Corley RHV, Tinker PBH. 2015. *The Oil Palm*: Wiley-Blackwell.

Cosby HE. 1960. Rings on the range. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* **13.6**. 283-288.

Daubeny C. 1845. Memoir on the Rotation of Crops, and on the Quantity of Inorganic Matters Abstracted from the Soil by Various Plants under Different Circumstances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **135**: 179-252.

De Candolle AP 1832. Physiologie vegetale III.

De Long JR, Heinen R, Heinze J, Morriën E, Png GK, Sapsford SJ, Teste FP, Fry EL. 2023. Plant-soil feedback: incorporating untested influential drivers and reconciling terminology. *Plant and Soil*.

Dowson CG, Rayner ADM, Boddy L. 1989a. Spatial dynamics and interactions of the woodland fairy ring fungus, *Clitocybe nebularis*. *New Phytologist* **111**(4): 699-705.

Dufrene E, Ochs R, Saugier B. 1990. Oil palm photosynthesis and productivity linked to climatic factors. *Oleagineux* **45**(8-9): 345-355.

Duran-Flores D, Heil M 2015. Growth inhibition by self-DNA: A phenomenon and its multiple explanations. *New Phytologist* **207**(3) 482-485.

Edwards PJ. 1984. The growth of fairy rings of *Agaricus arvensis* and their effect upon grassland vegetation and soil. *The Journal of Ecology*: 505-513.

Edwards PJ. 1988. Effects of the fairy ring fungus *Agaricus arvensis* on nutrient availability in grassland. *New Phytologist* **110**(3): 377-381.

Elliott JSB. 1926. Concerning "fairy rings" in pastures. *Annals of Applied Biology* **13**(2): 277-288.

Espeland E, Caesar AJ, Sainju UM, Lartey RT, Gaskin JF. 2013. Effects of *Agaricus liliceps* fairy rings on soil aggregation and microbial community structure in relation to growth stimulation of western wheatgrass (*Pascopyrum smithii*) in Eastern Montana rangeland. *Microbial ecology* **66**(1): 120-131.

Fidanza M. 2017. Fairy ring: are we drying the soil too much? *Greenkeeping* **6**(6): 22-23.

Fidanza M, Settle D, Wetzel H. 2016. An Index for Evaluating Fairy Ring Symptoms in Turfgrass. *HortScience* **51**(9): 1194-1196.

Fidanza MA. 2007. Characterization of soil properties associated with type-I fairy ring symptoms in turfgrass. *Biologia* **62**(5): 533-536.

Fisher RF. 1977. Nitrogen and phosphorus mobilization by the fairy ring fungus, *Marasmius oreades* (Bolt.) Fr. *Soil Biology and Biochemistry* **9**(4): 239-241.

Ford FA. 1999. *Modeling the environment: an introduction to system dynamics models of environmental systems*: Island press.

Forrester JW. 2007. System dynamics—a personal view of the first fifty years. *System Dynamics Review* **23**(2-3): 345-358.

Genpan L. 2019. *A Brief History of Agricultural Technique in China*: 社会科学文献出版社.

Germoglio M, Adamo A, Incerti G, Carteni F, Gigliotti S, Storlazzi A, Mazzoleni S. 2022. Self-DNA Exposure Induces Developmental Defects and Germline DNA Damage Response in *Caenorhabditis elegans*. *Biology* **11**(2): 1-19.

Gramss G, Voigt KD, Bergmann H. 2005. Factors influencing water solubility and plant availability of mineral compounds in the tripartite fairy rings of *Marasmius oreades* (BOLT.: FR.) FR. *Journal of Basic Microbiology: An International Journal on Biochemistry, Physiology, Genetics, Morphology, and Ecology of Microorganisms* **45**(1): 41-54.

Gregory PH. 1982. Fairy rings; free and tethered. *Bulletin of the British Mycological Society* **16**: 161-163.

Gupta AK. 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Current Science* **87**(1): 54-59.

Hag Husein H, Lucke B, Bäumler R, Sahwan W. 2021. A contribution to soil fertility assessment for arid and semi-arid lands. *Soil Systems* **5**(3): 42.

Halisky PM, Peterson JL. 1970. Basidiomycetes associated with fairy rings in turf. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **97**(4): 225-227.

Hardwick NV, Heard AJ. 1978. The effect of *Marasmius oreades* in pasture. *Plant Pathology* **27**(2): 53-57.

Henson IE. 1990. Photosynthesis and source-sink relationships in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Trans. Malaysian Soc. Plant Physiol.* **1**: 165-171.

Henson IE. 2009. Modelling Dry Matter Production, Partitioning and Yield of Oil Palm. OPRODSIM: A Mechanistic Simulation Model for Teaching and Research. *Modelling dry matter*

production, partitioning and yield of oil palm. OPRODSIM, A mechanistic simulation model for teaching and research. Technical Manual and Users Guide.

Hoestra H. 1968. Replant Diseases of Apple in The Netherlands. *Wageningen University and Research* (13).

Hoffmann M, Vera A, van Wijk M, Giller K, Oberthur T, Donough C, Whitbread A. 2014. Simulating potential growth and yield of oil palm (*Elaeis guineensis*) with PALMSIM: Model description, evaluation and application. *Agricultural Systems* **131**: 1-10.

Huang L-F, Song L-X, Xia X-J, Mao W-H, Shi K, Zhou Y-H, Yu J-Q. 2013. Plant-soil feedbacks and soil sickness: from mechanisms to application in agriculture. *Journal of Chemical Ecology* **39**(2): 232-242.

Huth N, Banabas M, Nelson P, Webb M. 2014. Development of an oil palm cropping systems model: Lessons learned and future directions. *Environmental Modelling & Software* **62**: 411-419.

Ikram S, Rossi C. 2018. *North Kharga Oasis Survey: Explorations in Egypt's Western Desert*: ISD LLC.

Ito A, Choi J-H, Takemura H, Kotajima M, Wu J, Tokuyama S, Hirai H, Asakawa T, Ouchi H, Inai M. 2020. Biosynthesis of the fairy chemicals, 2-azahypoxanthine and imidazole-4-carboxamide, in the fairy ring-forming fungus *Lepista sordida*. *Journal of Natural Products* **83**(8): 2469-2476.

Kai M, Piechulla B. 2009. Plant growth promotion due to rhizobacterial volatiles—an effect of CO₂? *FEBS letters* **583**(21): 3473-3477.

Karst N, Dralle D, Thompson S. 2016b. Spiral and rotor patterns produced by fairy ring fungi. *PLoS ONE* **11**(3): 1-14.

Kato H, Kimura R, Elbeih S, Iwasaki E, Zaghloul E. 2012. Land use change and crop rotation analysis of a government well district in Rashda village—Dakhla Oasis, Egypt based on satellite data. *The Egyptian Journal of Remote Sensing and Space Science* **15**(2): 185-195.

Kawagishi H. 2019. Are fairy chemicals a new family of plant hormones? *Proceedings of the Japan Academy, Series B* **95**(1): 29-38.

Keller NP, Turner G, Bennett JW. 2005. Fungal secondary metabolism—from biochemistry to genomics. *Nature Reviews Microbiology* **3**(12): 937.

Kelly RA, Jakeman AJ, Barreteau O, Borsuk ME, ElSawah S, Hamilton SH, Henriksen HJ, Kuikka S, Maier HR, Rizzoli AE, et al. 2013. Selecting among five common modelling approaches for integrated environmental assessment and management. *Environmental Modelling & Software* **47**: 159-181.

Lanzotti V, Grauso L, Mangoni A, Termolino P, Palomba E, Anzano A, Incerti G, Mazzoleni S. 2022. Metabolomics and molecular networking analyses in *Arabidopsis thaliana* show that extracellular self-DNA affects nucleoside/nucleotide cycles with accumulation of cAMP, cGMP and N6-methyl-AMP. *Phytochemistry* **204**(August): 113453-113453.

Lawes JB, Gilbert JH, Warington R. 1883. XXXI. - Contribution to the chemistry of "Fairy Rings". *Journal of the Chemical Society, Transactions* **43**: 208-223.

Lebeau JB, Hawn EJ. 1961. Fairy rings in Alberta. *Canadian Plant Dis Surv* **41**: 317-320.

Li FJ, Dong SC, Li F. 2012. A system dynamics model for analyzing the eco-agriculture system with policy recommendations. *Ecological Modelling* **227**: 34-45.

Li X, Zhang Y, Ding C, Jia Z, He Z, Zhang T, Wang X. 2015. Declined soil suppressiveness to *Fusarium oxysporum* by rhizosphere microflora of cotton in soil sickness. *Biology and Fertility of Soils* **51**(8): 935-946.

Li-Feng H, Liu-Xia S, Xiao-Jian X, Wei-Hua M, Kai S, Yan-Hong Z, Jing-Quan Y. 2013. Plant-soil feedbacks and soil sickness: From mechanisms to application in agriculture. *Journal of Chemical Ecology* **39**: 232242.

Mai WF, Abawi GS. 1978. Determining the cause and extent of apple, cherry and pear replant diseases under controlled conditions. *Phytopathology* **68**(11): 1540-1544.

Maitra S, Hossain A, Brestic M, Skalicky M, Ondrisik P, Gitari H, Brahmachari K, Shankar T, Bhadra P, Palai JB. 2021. Intercropping—A low input agricultural strategy for food and environmental security. *Agronomy* **11**(2): 343.

Marasco A, Iuorio A, Carteni F, Bonanomi G, Tartakovsky DM, Mazzoleni S, Giannino F. 2014. Vegetation pattern formation due to interactions between water availability and toxicity in plant–soil feedback. *Bulletin of mathematical biology* **76**(11): 2866-2883.

Mazzoleni S, Bonanomi G, Incerti G, Chiusano ML, Termolino P, Mingo A, Senatore M, Giannino F, Carteni F, Rietkerk M. 2015(a). Inhibitory and toxic effects of extracellular self-DNA in litter: a mechanism for negative plant–soil feedbacks? *New Phytologist* **205**(3): 1195-1210.

Mazzoleni S, Carteni F, Bonanomi G, Senatore M, Termolino P, Giannino F, Incerti G, Rietkerk M, Lanzotti V, Chiusano M. 2015(b). Inhibitory effects of extracellular self-DNA: a general biological process? *New Phytologist* **206**(1): 127-132.

Meadows DH. 2008. *Thinking in systems: A primer*. Chelsea green publishing.

Miller GL, Grand LF, Tredway LP. 2011. Identification and distribution of fungi associated with fairy rings on golf putting greens. *Plant disease* **95**(9): 1131-1138.

Miller SL, Gongloff A. 2021. Fairy rings, associated fungi, and assessment of their distribution across environmental variables using GIS. *Fungal Ecology* **50**.

Moler C, Little J. 2020. A history of MATLAB. *Proceedings of the ACM on Programming Languages* **4**(HOPL): 1-67.

Molisch H. 1937. Einfluss einer pflanze auf die andere, allelopathie.

Molliard MM. 1910. De l'action du Marasmius Oreades Fr. sur la végétation. *Bulletin De La Societe Botanique De France* **57**(1): 62-69.

Muetzelfeldt R, Massheder J. 2003. The Simile visual modelling environment. *European Journal of Agronomy* **18**(3-4): 345-358.

Needham J, Bray F. 1984. *Science and Civilisation in China, Part 2, Agriculture*: Cambridge University Press.

Nelson S. 2008. Fairy rings: toadstools, stinkhorns, and puffballs.

Pacheco P, Schoneveld G, Dermawan A, Komarudin H, Djama M. 2020. Governing sustainable palm oil supply: Disconnects, complementarities, and antagonisms between state regulations and private standards. *Regulation & Governance* **14**(3): 568-598.

Palomba E, Chiaiese P, Termolino P, Paparo R, Filippone E, Mazzoleni S, Chiusano ML. 2022. Effects of Extracellular Self-and Nonself-DNA on the Freshwater Microalga *Chlamydomonas reinhardtii* and on the Marine Microalga *Nannochloropsis gaditana*. *Plants* **11**(11).

Papanastasis V, Arianoutsou M, Lyrantzis G 2004. Management of biotic resources in ancient Greece. *Proceedings of the 10th Mediterranean Ecosystems (MEDECOS) Conference*. 1-11.

Parker-Rhodes AF. 1955. Fairy ring kinetics. *Transactions of the British Mycological Society* **38**(1): 59-72.

Paterson RRM. 2022. Future scenarios for Fusarium wilt disease and mortality of oil palm in Nigeria, Ghana and Cameroon, extrapolated to Malaysia and Indonesia. *European Journal of Plant Pathology* **162**(1): 105-117.

Pulingam T, Lakshmanan M, Chuah J-A, Surendran A, Zainab-L I, Foroozandeh P, Uke A, Kosugi A, Sudesh K. 2022. Oil palm trunk waste: Environmental impacts and management strategies. *Industrial Crops and Products* **189**: 115827.

Rainaldi G, Zucconi F. 1967. Reazioni del pesco al trapianto in rapporto alla presenza di residui di pesco stesso nel substrato. *Rivista di ortoflorofrutticoltura italiana* **51**(6): 501-516.

Rice EL. 2012. *Allelopathy*.

Ritchie H, Roser M. 2021. Forests and deforestation. *Our World in Data*.

Rossi C. 2000. Umm el-Dabadib, Roman settlement in the Kharga Oasis: Description of the visible remains. With a note on 'Ayn Amur. *Mitteilungen des Deutschen Archäologischen Instituts. Abteilung Kairo* **56**: 235-252.

Rossi C. 2016. Italian mission to Umm al-Dabadib (Kharga Oasis): season 2014: preliminary report. *Mitteilungen des Deutschen Archäologischen Instituts, Abteilung Kairo* **72**: 149-168.

Rossi C. 2018. Italian mission to Umm al-Dabadib (Kharga Oasis): season 2015-Preliminary report. *MITTEILUNGEN DES DEUTSCHEN ARCHÄOLOGISCHEN INSTITUTS. ABTEILUNG KAIRO* **74**: 149-161.

Rossi C, IkRAM S. 2006. North Kharga Oasis Survey 2003. Preliminary Report: Umm el-Dabadib. *Mitteilungen des Deutschen Archäologischen Instituts. Abteilung Kairo* **62**: 279-306.

Savory BM. 1966. Specific replant diseases causing root necrosis and growth depression in perennial fruit and plantation crops. Research Review No. 1. *Specific Replant Diseases*.

Saysel AK, Barlas Y, Yenigün O. 2002. Environmental sustainability in an agricultural development project: a system dynamics approach. *Journal of environmental management* **64**(3): 247-260.

Schreiner O, Reed HS. 1907. The production of deleterious excretions by roots. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **34**(6): 279-303.

Schumann GL, D'Arcy CJ. 2010. *Essential plant pathology*: Am Phytopath Society.

Shantz HL, Piemeisel RL. 1917. *Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effects on vegetation*: Journal of Agricultural Research. **11**(5): 191-245.

Sinclair TR. 1998. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Science* **38**(3): 638-643.

Singh HP, Batish DR, Kohli RK. 1999. Autotoxicity: Concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Sciences* **18**(6): 757-772.

Singh R, Ong-Abdullah M, Low ETL, Manaf MAA, Rosli R, Nookiah R, Ooi LCL, Ooi SE, Chan KL, Halim MA, et al. 2013. Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in Old and New worlds. *Nature* **500**(7462): 335-339.

Smith JD, Rupps R. 1978. Antagonism in *Marasmius oreades* fairy rings [on turf]. *Journal of the Sports Turf Research Institute (UK)*.

Sterman J. 2010. *Business dynamics*: Irwin/McGraw-Hill c2000.

- Stevenson DR, Thompson CJ. 1976.** Fairy ring kinetics. *Journal of theoretical biology* **58**(1): 143-163.
- Supramani S, Rejab NA, Ilham Z, Wan-Mohtar WAAQI, Ghosh S. 2022.** Basal stem rot of oil palm incited by Ganoderma species: A review. *European Journal of Plant Pathology* **164**(1): 1-20.
- Takano T, Yamamoto N, Suzuki T, Dohra H, Choi J-H, Terashima Y, Yokoyama K, Kawagishi H, Yano K. 2019.** Genome sequence analysis of the fairy ring-forming fungus *Lepista sordida* and gene candidates for interaction with plants. *Scientific reports* **9**(1): 5888.
- Teh C, Cheah S. 2018.** Modelling crop growth and yield in palm oil cultivation. *Achieving sustainable cultivation of oil palm* **1**: 1-45.
- Terashima Y, Fukiharu T, Fujiie A. 2004.** Morphology and comparative ecology of the fairy ring fungi, *Vascellum curtisii* and *Bovista dermoxantha*, on turf of bentgrass, bluegrass, and Zoysiagrass. *Mycoscience* **45**(4): 251-260.
- Tilly B. 1973.** *Varro the Farmer: A Selection from the Res Rusticae*: University Tutorial Press.
- Turner PD. 1981.** *Oil palm diseases and disorders*: Oxford Univ. Press.
- Van der Putten WH, Bardgett RD, Bever JD, Bezemer TM, Casper BB, Fukami T, Kardol P, Klironomos JN, Kulmatiski A, Schweitzer JA. 2013.** Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology* **101**(2): 265-276.
- Van der Putten WH, van Dijk C, Peters BAM. 1993.** Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* **362**(6415): 53-56.
- Van Kraalingen DWG. 1985.** Simulation of oil palm growth and yield. *Doctoral thesis*.
- Van Kraalingen DWG, Breure CJ, Spitters CJT. 1989.** Simulation of oil palm growth and yield. *Agricultural and Forest Meteorology* **46**(3): 227-244.
- Van Noordwijk M, Lusiana B 1998.** WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*. 217-242.
- Vanclay JK. 2002.** *An introduction to Simile*.
- Vega-Muñoz I, Feregrino-Pérez A, Torres-Pacheco I, Guevara-Gonzalez R. 2018.** Exogenous fragmented DNA acts as damage associated molecular pattern (DAMP) inducing changes in CpG DNA methylation and defense-related responses in *Lactuca sativa* L. *Functional Plant Biology* **45**(10): 1065-1072.

Vijay V, Pimm SL, Jenkins CN, Smith SJ. 2016. The impacts of oil palm on recent deforestation and biodiversity loss. *PloS one* **11**(7): e0159668.

Vincenot CE, Cartenì F, Bonanomi G, Mazzoleni S, Giannino F. 2017. Plant–soil negative feedback explains vegetation dynamics and patterns at multiple scales. *Oikos* **126**(9): 1319-1328.

Vogelmann ES, Reichert JM, Prevedello J, Consensa COB, Oliveira A, Awe GO, Mataix-Solera J. 2013. Threshold water content beyond which hydrophobic soils become hydrophilic: The role of soil texture and organic matter content. *Geoderma* **209**: 177-187.

Von Liebig J. 1855. *Principles of agricultural chemistry with special reference to the late researches made in England: By Justus von Liebig. (Ed. by William Gregory):* Walton & Maberly.

Von Loeper W, Musango J, Brent A, Drimie S. 2016. Analysing challenges facing smallholder farmers and conservation agriculture in South Africa: A system dynamics approach. *South African Journal of Economic and Management Sciences* **19**(5): 747-773.

White KD. 1970. Following, crop rotation, and crop yields in Roman times. *Agricultural History* **44**(3): 281-290.

Wiener N, von Neumann J. 1949. Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine. *Physics Today* **2**(5): 33-34.

Winkelmann T, Smalla K, Amelung W, Baab G, Grunewaldt-Stöcker G, Kanfra X, Meyhöfer R, Reim S, Schmitz M, Vetterlein D, et al. 2019. Apple Replant Disease: Causes and Mitigation Strategies. *Current Issues in Molecular Biology*: 89-106.

Wollaston WH. 1807. VII. On Fairy-rings. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **97**: 133-138.

Wösten HAB. 2001. Hydrophobins: multipurpose proteins. *Annual Reviews in Microbiology* **55**(1): 625-646.

Wösten HAB, de Vocht ML. 2000. Hydrophobins, the fungal coat unravelled. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Reviews on Biomembranes* **1469**(2): 79-86.

Xenophon. 1914. *The Oeconomicus.* Cambridge, MA: Loeb Classical Library, Harvard University Press.

Yang C, Li J, Liu N, Zhang Y. 2019. Effects of fairy ring fungi on plants and soil in the alpine and temperate grasslands of China. *Plant and Soil* **441**(1-2): 499-510.

Zotti M, De Filippis F, Cesarano G, Ercolini D, Tesei G, Allegranza M, Giannino F, Mazzoleni S, Bonanomi G. 2020. One ring to rule them all: an ecosystem engineer fungus fosters plant and microbial diversity in a Mediterranean grassland. *New Phytologist* **227**(3): 884-898.

Zucconi F. 2003. *Declino del suolo e stanchezza del terreno.* Bologna: Pitagora.