

10 Sviluppo e crescita delle colture

Lo sviluppo delle colture corrisponde alla sequenza temporale di stadi o eventi nel ciclo vitale di una pianta; per esempio, il progredire di una coltura dall'emergenza alla fioritura, o dallo stadio a n foglie a quello di $n+1$ foglie. Lo sviluppo di una coltura è quindi concettualmente differente dall'accrescimento, in quanto quest'ultimo è definito come incremento di massa, volume o lunghezza di piante o porzioni di piante.

Sviluppo delle colture

Lo sviluppo di una coltura come, ad esempio, il grano, può includere stadi come semina, germinazione, emergenza, fine dell'accrescimento fogliare, antesi, granigione e maturazione fisiologica. Poter predire le fasi di sviluppo di una coltura è importante per diverse ragioni, quali: *a*) definire l'adattamento di colture ad un determinato ambiente, che è determinato dalla relazione fra la lunghezza della stagione adatta per la crescita e la durata del ciclo delle colture; *b*) stabilire la produzione potenziale di biomassa, che è direttamente correlata con la durata del ciclo della coltura (e il tasso di accrescimento durante il periodo); *c*) determinare la separazione fra fasi riproduttive e vegetative, in quanto ad esse corrispondono differenze in termini di processi da simulare; *d*) definire l'incidenza di fattori di stress i quali causano effetti diversi a seconda dello stadio in cui interessano la coltura; *e*) simulare quelle pratiche agricole che sono normalmente applicate facendo riferimento allo stadio di sviluppo della coltura.

Lo sviluppo della coltura può essere caratterizzato in termini di eventi come l'apparizione di foglie (Ritchie and NeSmith, 1991), oppure come le ramificazioni dello stelo principale o delle radici. Il tasso di apparizione delle foglie, combinato con il numero totale delle foglie, può essere usata con buoni risultati come variabile per la stima della durata del ciclo.

Come già visto nel capitolo 3, il tasso di sviluppo di una coltura è descritto con maggior precisione in termini di tempo fisiologico piuttosto che in termini di giorni. Un approccio molto comune nel determinare il tempo fisiologico è quello di accumulare gradi giorno (tempo termico). Con questo metodo, l'accumulazione di gradi giorno comincia alla semina della coltura e i valori cumulati sono confrontati con quelli richiesti per raggiungere un particolare stadio di sviluppo (parametro di input richiesto per la coltura). Similmente, il tasso di apparizione delle foglie (apice, collare, lamina arrotolata o dimensione piena della lamina) è risultato linearmente correlato con la temperatura. La quantità di gradi giorno necessaria per l'apparizione di una foglia è piuttosto costante nelle colture a ciclo primaverile-estivo (per esempio, da 38 a 45 GDD per mais). In questo caso, la durata del ciclo vegetativo della pianta può essere stimata se è conosciuto il numero di foglie totale. Sfortunatamente, il tempo tra l'emissione di foglie dei cereali autunno-vernini è funzione anche di altre variabili oltre alla temperatura (Ritchie and NeSmith, 1991), quindi l'uso della sola temperatura per stimare la durata del ciclo di queste colture può produrre risultati non del tutto validi. Il tempo termico non è quindi sufficiente per predire lo sviluppo in alcune colture; altri fattori, come fotoperiodo e vernalizzazione, possono essere infatti importanti e devono essere tenuti in considerazione.

Piante e animali sono capaci di rendersi conto della lunghezza del giorno in rapporto a quella del giorno (fotoperiodo). Anche se la risposta fotoperiodica può sembrare poco importante per varietà o ibridi ben adattati ad un determinato ambiente, per contro essa è particolarmente importante per valutare il possibile trasferimento di genotipi a latitudini differenti di quelle di origine, per studiare differenti date di semina nella stessa località, oppure ancora per analizzare l'interazione tra accumulo di gradi giorno e fotoperiodo quando in annate diverse ci può essere

una variabilità di temperature in concomitanza a periodi durante i quali il fotoperiodo è critico per la coltura (ad esempio, durante la fine dell'inverno-inizio della primavera per colture invernali).

La risposta al fotoperiodo non è unica per tutte le colture; alcune specie rispondono quando il numero di ore di luce è superiore ad una data soglia (piante a "giorno lungo": avena, barbabietola, orzo invernale, frumento invernale ecc.), altre cominciano ad accumulare tempo fisiologico quando il numero di ore di buio è inferiore ad una certa soglia (piante a "giorno corto": soia, mais, riso ecc.), e infine altre sono insensibili alla durata del giorno. Inoltre, in alcune colture la risposta fotoperiodica è attivata solo a regimi termici definiti, complicando ulteriormente il quadro.

La vernalizzazione nelle colture può essere definita come lo stimolo delle basse temperature per la fioritura (Salisbury e Ross, 1978). Le colture invernali richiedono un periodo di esposizione a temperature tra i 0 e i 12 °C di 10-60 giorni dalla germinazione affinché la fase riproduttiva inizi. Come nel caso della risposta al fotoperiodo, la risposta alla vernalizzazione varia anche notevolmente tra specie e varietà; inoltre, in alcune specie si ha de-vernalizzazione, che ritarda o impedisce la fioritura, se le piante sono sottoposte a temperature relativamente alte durante la vernalizzazione o immediatamente dopo.

Per modellare lo sviluppo è quindi necessario definire le relazioni tra tempo termico, fotoperiodo e vernalizzazione. Weir *et al.* (1984) e Ritchie (1991) hanno proposto relazioni numeriche per incorporare tempo termico, fotoperiodo e vernalizzazione per simulare lo sviluppo in frumento, mentre Kiniry (1991) e Jones *et al.* (1991) hanno proposto equazioni per simulare lo sviluppo di mais e soia in funzione di temperatura e fotoperiodo.

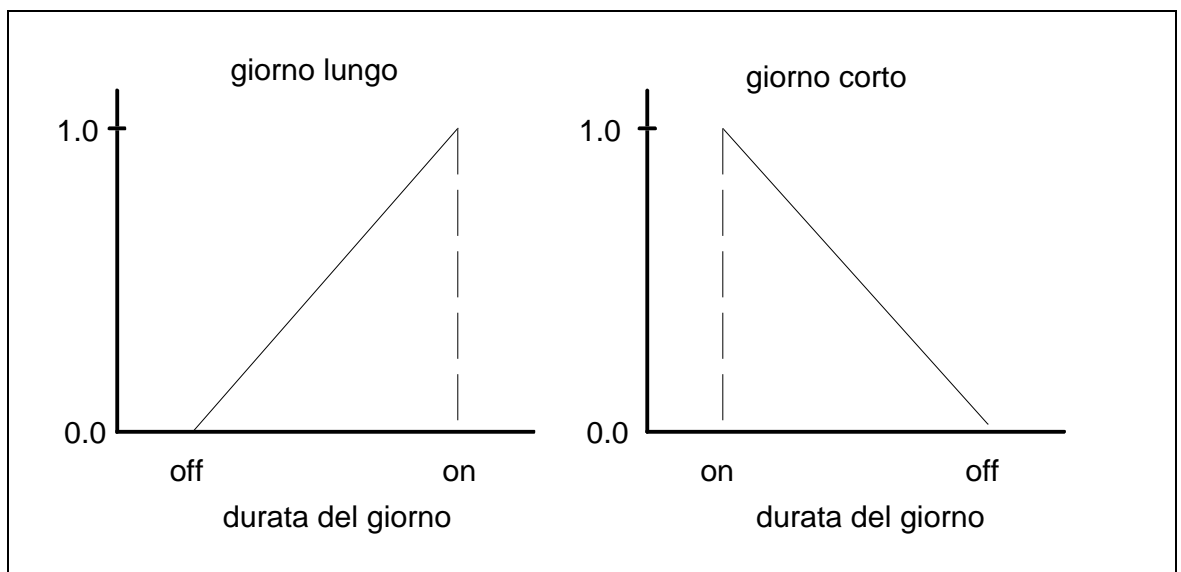


Figura 10.1 Risposta fotoperiodica di piante a "giorno lungo" e piante a "giorno corto".

La risposta al fotoperiodo può essere approssimata con semplici relazioni lineari, come mostrato in fig. 10.1, definendo un fattore fotoperiodo (PF) che varia tra 0 e 1. Nella fig.10.1 il primo valore di soglia (OFF) rappresenta la lunghezza del giorno che inibisce completamente la fioritura mentre il secondo (ON) rappresenta il valore oltre il quale si ha insensibilità al fotoperiodo. Per piante a giorno-lungo PF è uguale a 0 per durate del giorno inferiori al valore OFF, PF è uguale a 1 per durate del giorno superiori al valore ON, e infine PF assume valori intermedi tra OFF e ON. Una logica opposta permette di interpretare nel secondo grafico la

risposta di piante a giorno-corto. Nelle specie o varietà non sensibili al fotoperiodo PF è sempre uguale a 1.

Un approccio semplice per tener conto della vernalizzazione richiede la definizione di un fattore vernalizzazione (V_{eff} , efficienza della vernalizzazione). Il contributo giornaliero alla vernalizzazione, che varia anch'esso tra 0 e 1, dipende dalla temperatura media dell'aria giornaliera come mostrato in fig. 10.2.

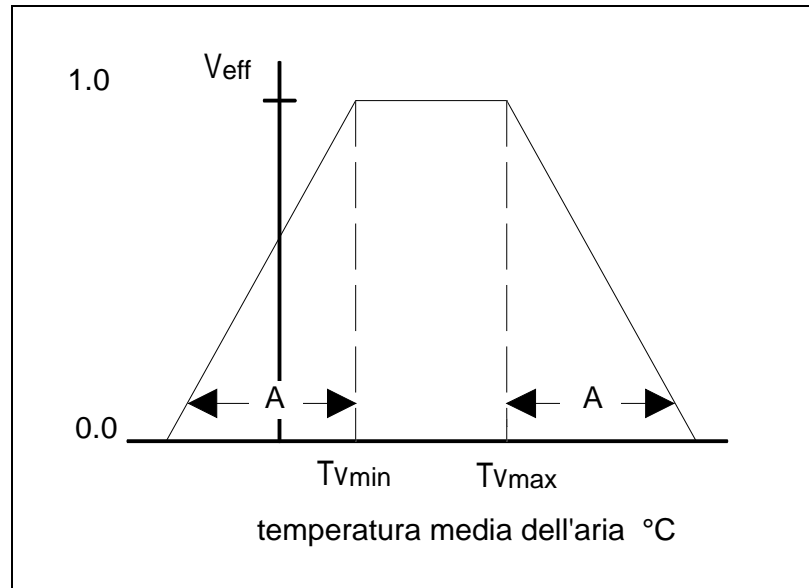


Figura 10.2 Risposta alla vernalizzazione.

La funzione dell'efficienza della vernalizzazione contiene tre parametri: la temperatura minima per una vernalizzazione ottimale ($T_{v_{min}}$, in °C), la temperatura massima per una vernalizzazione ottimale ($T_{v_{max}}$, in °C), e infine un parametro A (che si assume sia uguale per temperature sia inferiori che superiori all'intervallo ottimale) che definisce l'ampiezza dell'intervallo in temperature al di sotto del quale (per temperature inferiori a $T_{v_{min}}$) o al di sopra del quale (per temperature superiori a $T_{v_{max}}$) il fattore di efficienza alla vernalizzazione è uguale a 0. Il fattore di efficienza della vernalizzazione è quindi calcolato come funzione della temperatura media dell'aria secondo le seguenti equazioni:

$$V_{eff} = 1 - (T_{avg} - T_{v_{max}}) / A \quad \text{se } T_{avg} \geq T_{v_{max}} \quad [10.1]$$

$$V_{eff} = 1 - (T_{v_{min}} - T_{avg}) / A \quad \text{se } T_{avg} \leq T_{v_{min}} \quad [10.2]$$

$$V_{eff} = 1.0 \quad \text{se } T_{v_{max}} > T_{avg} > T_{v_{min}} \quad [10.3]$$

Se V_{eff} delle eq.ni 10.1 e 10.2 è minore di 0, allora $V_{eff} = 0$. I giorni cumulativi di vernalizzazione (VD_{sum}) sono determinati dalla somma giornaliera dei valori di V_{eff} , e questa quantità è utilizzata per calcolare il fattore di vernalizzazione (VF). Il calcolo del fattore di vernalizzazione è basato su tre parametri: i giorni di vernalizzazione richiesti affinché la vernalizzazione abbia inizio (V_{start}), i giorni di vernalizzazione richiesti per completare la vernalizzazione (V_{end}), e il valore minimo del fattore di vernalizzazione all'inizio del processo (VF_{min}). Il valore di VF_{min} varia tra 0 e 1 quando V_{start} è uguale a 0; VF_{min} è posto uguale a 0 quando V_{start} è maggiore di 0. La combinazione tra valori per questi tre parametri determina la sensibilità della coltura alla vernalizzazione; il fattore di vernalizzazione è determinato come

funzione di questi parametri e il cumulo dei giorni di vernalizzazione secondo la seguente equazione:

$$VF = VF_{\min} + \frac{(1 - VF_{\min})(VD_{sum} - V_{start})}{V_{end} - V_{start}} \quad [10.4]$$

Relativamente alle colture non sensibili alla vernalizzazione, VF è posto uguale a 0. Per calcolare il tempo fisiologico i gradi giorno potenziali della giornata sono corretti moltiplicando il valore per il minimo tra i fattori fotoperiodo e vernalizzazione. Se tutti e due i fattori sono uguali a 1 i gradi giorno effettivi coincidono con quelli potenziali.

Per dare un esempio di come fotoperiodo e vernalizzazione possano essere importanti nel condizionare lo sviluppo, nella pagina successiva sono riportate in tabella 10.1 le previsioni della data di fioritura per due cultivar di frumento coltivate a Tolosa, Francia, per tre stagioni e con diverse date di semina. Si può notare come l'introduzione di fotoperiodo e vernalizzazione nel modello di sviluppo ha sostanzialmente migliorato le previsioni della data di fioritura.

Tabella **10.1** Previsione del giorno dell'anno (GDA) in cui ha inizio la fioritura per due cultivar di frumento coltivate a Tolosa, Francia, utilizzando i soli gradi giorno (stima non aggiustata) e i gradi giorno corretti utilizzando un fattore per il fotoperiodo e uno per la vernalizzazione (stima aggiustata).

cultivar	fioritura osservata (GDA)	stimata, non agg. (GDA)	errore (giorni)	stimata, aggiustata (GDA)	errore (giorni)
Talent	145	129	-16	140	-5
	141	131	-10	140	-1
	142	145	3	142	0
	146	158	12	145	-1
	136	116	-20	138	2
	137	124	-13	138	1
	138	134	-4	138	0
	144	149	5	142	-2
	141	144	3	142	1
	142	153	11	143	1
	142	155	13	144	2
Vizir	136	128	-8	140	4
	139	142	3	140	1
	144	154	10	141	-3
	132	139	7	133	1
	135	142	7	134	-1
	132	143	11	134	2
	130	101	-29	129	-1
	130	119	-11	129	-1

Accrescimento delle colture

La modellazione dell'accrescimento di una coltura in termini di accumulo di biomassa è un processo abbastanza complesso che include diversi sub modelli come quelli che permettono la stima della fissazione del carbonio, la respirazione e la partizione dei fotosintati. Nel definire l'accrescimento della coltura sono inoltre presi in considerazione processi come l'espansione dell'area fogliare e l'approfondimento dell'apparato radicale nel profilo del suolo. Per la stima di questi processi sono disponibili approcci a diverso livello di complessità.

Fissazione del carbonio

In un capitolo precedente è stata discussa la fotosintesi; in questo paragrafo riprenderemo alcuni concetti in rapporto ai modelli di crescita delle colture. La fotosintesi può essere stimata al livello di foglia; tale stima può essere associata a modelli che descrivono la quantità di luce intercettata da diversi strati del manto vegetale. Il contributo di ogni strato può essere sommato per determinare la fissazione di carbonio dell'intero manto vegetale. Dal momento che la posizione del sole nel cielo cambia durante la giornata e le foglie hanno una angolazione diversificata nel manto vegetale, c'è una variazione spaziale e temporale dell'irraggiamento delle foglie che, associata alla risposta non lineare della fotosintesi alla luce, suggerisce l'uso di intervalli d'integrazione piuttosto brevi (in genere un'ora o meno).

Norman (1979) ha suggerito che lo spessore dello strato del manto vegetale adatto per stime accurate dell'intercettazione uni-dimensionale del manto vegetale dovrebbe essere uguale a $0.1 \cdot \text{LAI}$ e mai superiore a $0.5 \cdot \text{LAI}$, dove LAI è l'indice totale di superficie fogliare. Le foglie di ogni manto vegetale sono in genere divise in nove classi di inclinazione e di angolo all'azimut (de Wit, 1965). Questa complessità, unita alla necessità di utilizzare un intervallo d'integrazione di un'ora, porta ad un calcolo della fissazione del carbonio da parte dei manti vegetali poco pratico, anche in funzione del tempo richiesto, per molti modelli di simulazione in rapporto al loro uso applicativo. Sono possibili alcune semplificazioni, che devono essere valutate in rapporto alla perdita di capacità previsionale rispetto a modelli più dettagliati. È stato dimostrato che l'uso di tre classi di inclinazione e di azimut, e strati del manto vegetale uguali a $0.25 \cdot \text{LAI}$ introduce un errore minore dell'1% nella stima giornaliera integrata della fotosintesi (Stockle, 1992). Un'ulteriore semplificazione, con due classi di foglie (soleggiate e ombreggiate), considerando un'irraggiamento medio per ogni classe, ha determinato errori tra l'1 e il 4%. Infine, considerare il manto vegetale come un'unico strato ha causato errori intorno al 5%, a seconda delle condizioni. Errori di questa grandezza (comparati a quelli risultanti da approcci più dettagliati), non hanno probabilmente conseguenze importanti in quanto comparabili o addirittura inferiori agli errori causati dalla simulazione di molti altri processi coinvolti nell'accrescimento delle colture per l'intero ciclo. Al tempo stesso, il tempo richiesto per i calcoli in modelli in cui il manto vegetale è rappresentato come un unico strato è circa 1/60 di quello richiesto da approcci più dettagliati (Stockle, 1992).

Un altro approccio per semplificare il calcolo giornaliero della fotosintesi considerando differenze nell'irraggiamento durante il giorno e nel manto vegetale è stata presentata da Spitters *et al.* (1989). Anche in questo approccio le foglie sono divise in frazioni soleggiate e ombreggiate. Per integrare il tasso istantaneo fotosintetico per strato fogliare in tutta il manto vegetale, è stata proposta un'integrazione gaussiana con un metodo a tre punti. Ciò comporta il calcolo di tassi d'assimilazione solo per tre livelli nel manto vegetale e per tre volte al giorno;

l'approssimazione è eccellente e questo tipo di calcolo dovrebbe essere preferito alle semplificazioni già accennate per i modelli di stima della fotosintesi.

Possono essere costruiti semplici modelli che non includano un calcolo esplicito della fotosintesi (o della respirazione) per stimare l'accumulo giornaliero di biomassa. A dispetto della notevole semplificazione, questi modelli possono essere efficacemente utilizzati nella ricerca applicata e operativamente nella gestione delle colture. E' importante chiarire che, in molte situazioni, l'uso di modelli semplificati non comporta un peggioramento delle capacità previsionali, ma piuttosto provoca una perdita di dettaglio nella rappresentazione dei processi, problema questo molto rilevante se i modelli sono utilizzati per la ricerca.

Respirazione

Parte del carbonio acquisito attraverso il processo di fotosintesi è consumato attraverso la respirazione per produrre quell'energia necessaria a mantenere la biomassa della coltura (respirazione di mantenimento) e per la biosintesi di nuova biomassa (respirazione di crescita). Questi processi sono stati discussi nei capitoli precedenti. In alcuni modelli semplificati la respirazione non è calcolata esplicitamente; al carbonio fissato quotidianamente viene invece sottratta una quota fissa. Monteith (1981) indica una frazione da 0.5 a 0.6 del carbonio totale fissato come media stagionale come necessaria per tener conto di perdite dovute alla respirazione di mantenimento e quella di crescita. Certamente questa può essere una semplificazione eccessiva da utilizzare con cautela.

Produzione di biomassa

Come anticipato nei paragrafi precedenti, sono disponibili approcci semplici ma efficaci per stimare la produzione giornaliera di biomassa che non tengono conto esplicitamente di fotosintesi e respirazione. Di seguito, vedremo un semplice schema per stimare la produzione giornaliera di biomassa basato su quattro fattori: radiazione, temperatura, traspirazione e azoto. In questo schema, ognuno dei fattori citati può essere quello limitante la produzione di biomassa che può esser quella totale o quella epigeica, in funzione dei parametri utilizzati per la conversione in biomassa di radiazione e traspirazione.

La crescita dipendente dalla radiazione (G_R) è calcolata secondo Monteith (1977):

$$G_R = e PAR FRACTCOVER_{canopy} \quad [10.5]$$

dove G_R è espresso in $kg\ m^{-2}\ giorno^{-1}$, e è l'efficienza di conversione della radiazione in biomassa ($kg\ MJ^{-1}$), PAR è la radiazione fotosinteticamente attiva misurata al di sopra del manto vegetale ($MJ\ m^{-2}\ giorno^{-1}$), e $FRACTCOVER_{canopy}$ è la frazione di radiazione incidente intercettata dal manto vegetale.

La limitazione dovuta alla temperatura è data da:

$$T_{lim} = \frac{T_{avg} - T_{base}}{T_{opt} - T_{base}}; se\ GDD \geq 0 \quad [10.6]$$

$$T_{lim} = 0; se\ GDD < 0$$

dove T_{avg} è la temperatura media dell'aria (°C). Dal momento che l'effetto della temperatura generalmente è già imposto nell'eq. 10.5, le limitazioni alla crescita imposte con questo fattore sono effettive solo durante il periodo in cui T_{avg} è prossima a T_{opt} .
La crescita dipendente dalla traspirazione (G_W) utilizza l'approccio di Tanner e Sinclair (1983):

$$G_W = \frac{T_{act} BT}{VPD} \quad [10.7]$$

dove G_W è espresso in $\text{kg m}^{-2} \text{giorno}^{-1}$, T_{act} è la traspirazione effettiva, BT è il coefficiente biomassa-traspirazione ($\text{kg biomassa kPa kg}^{-1} \text{acqua}$) e infine VPD è il deficit di saturazione giornaliero (kPa).

I valori di $G_R * T_{lim}$ e G_W sono confrontati e il minimo è utilizzato per stabilire la crescita dipendente dall'azoto (G_N). Questa è una funzione della crescita potenziale dopo che sono state applicate le limitazioni dovute a radiazione, temperatura e acqua (traspirazione), delle concentrazioni di azoto nella coltura minima e critica, e infine della concentrazione di azoto attesa dopo la crescita (Godwin e Jones, 1991):

$$G_N = PNG \left(1 - \frac{NC_{crit} - NCONC_a}{NC_{crit} - NC_{min}} \right) \quad [10.8]$$

dove G_N è la crescita dipendente dall'azoto ($\text{kg m}^{-2} \text{giorno}^{-1}$), PNG è la crescita potenziale - minimo tra $G_R * T_{lim}$ e G_W - ($\text{kg m}^{-2} \text{giorno}^{-1}$), $NCONC_a$ è la concentrazione di azoto dopo la nuova crescita (kg kg^{-1}), NC_{crit} è la concentrazione di azoto nella pianta alla quale la crescita è ottimale, NC_{min} è la concentrazione di azoto minima nella pianta alla quale la crescita si arresta (kg kg^{-1}).

La concentrazione di azoto nella coltura dopo nuova crescita è uguale al rapporto tra l'azoto totale della coltura e la biomassa totale della stessa (dopo la nuova crescita):

$$NCONC_a = \frac{CNU}{TM + RM + PNG \left(1 - \frac{NC_{crit} - NCONC_a}{NC_{crit} - NC_{min}} \right)} \quad [10.9]$$

dove CNU è l'assorbimento cumulato di azoto da parte della coltura (kg m^{-2}), TM e RM sono le biomasse cumulate epigeica e ipogeica (kg m^{-2}) e il terzo termine a denominatore è quello definito nell'eq. 10.8. Per risolvere rispetto a $NCONC_a$, l'equazione 10.9 deve essere trasformata in una quadratica:

$$NCONC_a = \frac{-b - \sqrt{-b^2 - 4ac}}{2a} \quad [10.10]$$

$$a = PNG \quad [10.11]$$

$$b = (NC_{crit} - NC_{min})(TM + RM + PNG) - PNG NC_{crit} \quad [10.12]$$

$$c = -PNG(NC_{crit} - NC_{min}) \quad [10.13]$$

Partizione del carbonio

Il carbonio che la pianta acquisisce deve essere distribuito nei diversi organi affinché la pianta produca nuova biomassa. Condizioni genetiche e ambientali influenzano lo sviluppo di una coltura, determinando quindi il momento di formazione dei vari organi che sono destinazioni potenziali (sinks) per il carbonio.

Non si hanno molte informazioni sul meccanismo che determina la distribuzione del carbonio nei diversi organi. Per questo motivo, la maggior parte della modellazione della partizione del carbonio rimane decisamente empirica, anche se esistono alcuni modelli basati su assunzioni meccanicistiche e ipotesi sulla fisiologia della pianta (Wilson, 1988). L'allocazione del carbonio è certamente legata alla distribuzione di altri nutrienti, in particolare l'azoto; l'associazione tra carbonio e azoto sarà peraltro brevemente discussa più avanti in questo capitolo.

I differenti schemi utilizzati per stimare l'allocazione del carbonio possono essere classificati come appartenenti ad uno delle seguenti quattro tipologie: 1) partizione predeterminata; 2) partizione basata sulla domanda derivante dal tasso di crescita; 3) modelli di equilibrio funzionale e 4) modelli di resistenza al trasporto. Nei modelli di crescita più semplici, dove viene stimata la produzione giornaliera di biomassa epigeica, l'allocazione di carbonio nelle radici non è calcolata esplicitamente. In questo caso non è utilizzato nessuno schema di partizione e la crescita delle radici, in termini di profondità più che di massa, è collegato funzionalmente alla crescita della parte epigeica della coltura.

Partizione del carbonio predeterminata

Questo è il modello più semplice e usato per modellare la partizione del carbonio in modelli per colture. I coefficienti di partizione del carbonio definiscono la frazione di nuova sostanza secca che viene allocata nelle radici (f_{rt}), nello stelo (f_{st}), nelle foglie (f_{lv}) e negli organi riproduttivi (f_{re}). Questi coefficienti cambiano in funzione del tempo fisiologico; sono stati ottenuti in esperimenti di serra o di campo e hanno un valore tra 0 e 1 tale che:

$$f_{rt} + f_{lv} + f_{st} + f_{re} = 1 \text{ oppure } f_{rt} + f_{sh} \quad [10.14]$$

dove f_{sh} è la frazione relativa alla biomassa. La fig. 10.3 mostra i valori che questi coefficienti possono assumere per il frumento. Si noti come in questa coltura, come peraltro nella maggior parte delle colture da granella, il carbonio dopo la fioritura è allocato esclusivamente nella spiga e nella granella.

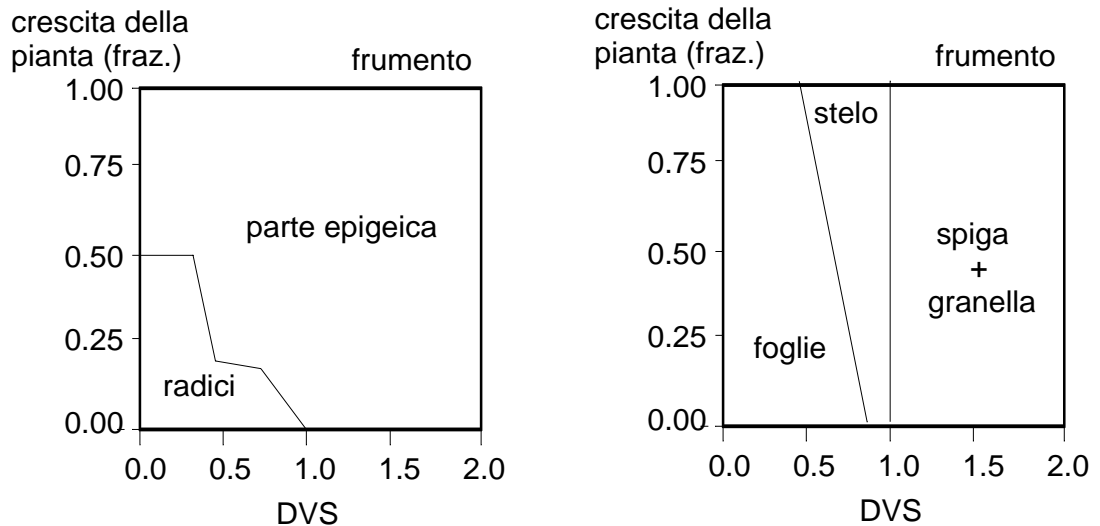


Figura 10.3 Coefficienti di partizione per radici e parte epigeica (sinistra) e per gli organi della parte epigeica. DVS corrisponde a un parametro di sviluppo normalizzato, che assume il valore 0 all'emergenza, 1 alla fioritura e 2 alla maturazione. Da Penning de Vries e van Laar (1982).

Partizione del carbonio in funzione della domanda di crescita

Un altro metodo comunemente utilizzato per stimare l'allocazione del carbonio consiste nel determinare la partizione in funzione della domanda dei diversi organi. Il tasso di crescita può essere calcolato per ogni organo semplicemente moltiplicando la biomassa attuale per un tasso di crescita relativo. La domanda di carbonio si ottiene moltiplicando il tasso di crescita per la frazione di carbonio nella biomassa, e aggiungendo il carbonio richiesto per la crescita e la respirazione dell'organo. Un'altra opzione per determinare il tasso di crescita è quella di dividere il carbonio nella biomassa in componenti strutturali e di riserva, esprimendo quindi il tasso di crescita (G) come funzione della concentrazione di carbonio nel pool di riserva utilizzando una equazione del tipo di quella di Michaelis-Menten, come di seguito:

$$G = G_{\max} \frac{C}{K + C} \quad [10.15]$$

dove G_{\max} è il tasso potenziale di crescita a base genetica, C è la concentrazione di carbonio nel pool di riserva e K è il tasso di concentrazione del carbonio.

A causa dello stress, si può talvolta arrivare ad una concentrazione eccessiva di carbonio nel pool di riserva, soprattutto in situazioni ove la crescita è maggiormente limitata della fissazione di CO_2 . Questo può essere limitato con un meccanismo di feedback negativo per inibire la fissazione di CO_2 ; la reale esistenza di un meccanismo di questo genere è a tutt'oggi in discussione.

La domanda totale di carbonio per la pianta è la somma delle richieste dei diversi organi. Se la fissazione attuale di CO_2 più le riserve sono inferiori alla domanda, l'allocazione nei diversi organi è ridotta proporzionalmente alla loro domanda. Un'altra opzione è quella di fissare priorità a seconda dello stadio di sviluppo o delle condizioni ambientali. Ciò può essere fatto modificando il valore di K nell'eq. 10.15 così che ad un valore di K per un organo più basso in rapporto a quelli di altri organi corrisponde una maggiore allocazione di carbonio per l'organo cui è stata assegnata priorità.

Equilibrio funzionale

Già nel 1916 (Wilson, 1988) fu osservato che il rapporto parte epigeica della pianta/radici sembrava essere conseguenza di un bilancio funzionale; questa osservazione fu formalizzata da Brouwer (1962) e poi definita numericamente da Davidson (1969), il quale introdusse il seguente semplice modello per la partizione del carbonio:

$$a_N W_r = k a_C W_s \quad [10.16]$$

dove a_N e a_C sono, rispettivamente, i tassi di assimilazione di azoto e carbonio, W_r e W_s sono il peso secco di radici e parte epigeica della pianta, e k è un parametro empirico che rappresente la quantità di azoto utilizzato per unità del carbonio nella biomassa prodotta. I concetti alla base per questa relazione sono che il carbonio e l'azoto sono in rapporto costante nella biomassa secca prodotta e che il tasso di assimilazione di questi elementi deve essere in equilibrio con la loro utilizzazione. L'eq. 10.16 ci dice che, se l'assorbimento di azoto è limitante, la crescita delle radici deve aumentare per ripristinare l'equilibrio; l'opposto accade se è il carbonio ad essere limitante.

Per analizzare la partizione di carbonio e azoto tra gli organi, è utile tener presente che questi elementi possono essere presenti come parte della biomassa strutturale e come parte delle riserve. Seguendo questa interpretazione, Reynolds e Thornley (1982) hanno presentato un modello di partizione parte epigeica della pianta/radici che ha reso possibile una miglior comprensione del coefficiente k dell'eq. 10.16. Essi hanno concluso che:

$$k = \frac{f_N + N}{f_C + C} \quad [10.17]$$

dove f_C e f_N sono rispettivamente le concentrazioni di carbonio e azoto strutturali per unità di struttura, e C e N sono le concentrazioni dei due elementi nelle riserve. Inoltre, gli stessi Reynolds e Thornley (1982) hanno proposto una funzione di partizione (F) in termini di rapporto tra tassi relativi di crescita, nella forma:

$$F = \left[\left(\frac{N}{a} \right) \left(\frac{b}{C} \right) \right]^q \quad [10.18]$$

dove a , b e q sono parametri. Il rapporto a/b si assume come valore di riferimento al rapporto N/C ; si assume altresì che $(a+b) = 1$. Il valore della funzione è pari ad 1 quando $N/a = C/b$, più grande di 1 quando $N/a > C/b$ (carbonio come fattore limitante) e minore di 1 quando $N/a < C/b$ (azoto come fattore limitante). Il parametro q determina il controllo che la pianta può esercitare sulla partizione. Se $q = 0$ non c'è alcun controllo sulla partizione ($F = 1$). Questa funzione di partizione può essere usata come moltiplicatore del rapporto parte epigeica/radici in assenza di stress, per incorporare in un modello limitazioni alla crescita dovute al carbonio o all'azoto.

Alcuni modelli di crescita includono il concetto di equilibrio funzionale in modo meno formale, aumentando la partizione verso le radici attraverso una funzione che utilizzi un indicatore di stress azotato per la pianta. Questo modo di interpretare la variazione della partizione è stato esteso all'assorbimento idrico; l'implicazione è che la crescita delle radici sia maggiore in condizioni di stress idrico. La crescita della parte epigeica è limitata prima della fissazione della CO_2 in presenza di stress idrico; si assume che il carbonio in eccesso sia utilizzato dalle radici che quindi si accrescono in misura maggiore. Uno schema di partizione dipendente dal contenuto relativo di acqua nella pianta è stato presentato da de Wit *et al.* (1978); tale schema è esemplificato dalla figura 10.4.

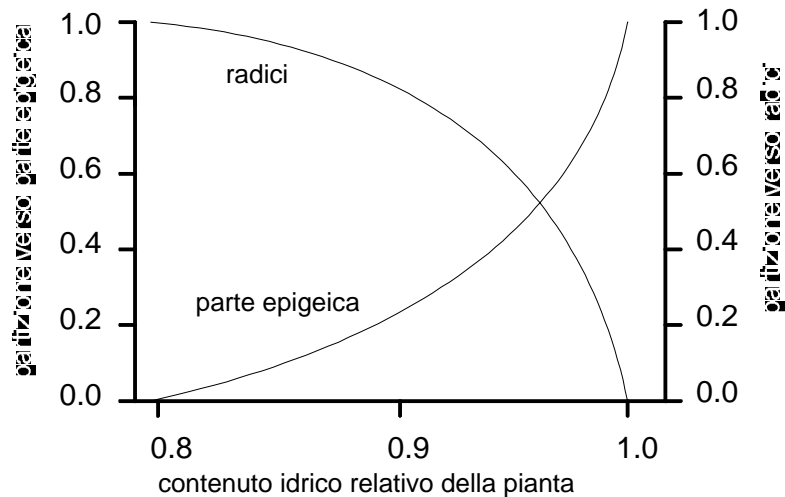


Figura 10.4 Partizione della biomassa verso radici e parte epigeica in risposta al contenuto idrico relativo, da de Wit *et al.* (1978).

Un'altra possibilità per modellare la partizione di carbonio tra gli organi della pianta è data dall'uso del potenziale idrico della foglia come indicatore di stress idrico, come nell'equazione che segue:

$$f_{rt} = f_{rtu} + (1 - f_{rtu}) \left(\frac{\Psi_l - \Psi_{lc}}{\Psi_{lo} - \Psi_{lc}} \right)^q \quad [10.19]$$

dove f_{rtu} è il coefficiente di partizione in condizioni di assenza di stress, Ψ_l , Ψ_{lc} e Ψ_{lo} sono, rispettivamente, il potenziale idrico della foglia corrente, il potenziale idrico della foglia al quale la crescita comincia a diminuire, e il potenziale idrico al quale la crescita si arresta; q è un coefficiente di sensibilità del coefficiente di partizione allo stress idrico. L'eq. 10.19 è applicata solo quando $\Psi_l < \Psi_{lc}$.

Modelli di resistenza al trasporto

Un tipico esempio per questo tipo di approccio è il modello presentato da Thornley (1972). Le due caratteristiche principali del modello sono che la crescita della parte epigeica della pianta e delle radici dipendono da: *a*) carbonio di riserva nella parte epigeica della pianta e dall'azoto di riserva nelle radici, e da *b*) il trasporto di carbonio e azoto tra parte epigeica e radici. Si assume che il trasporto sia dipendente dalla differenza di concentrazione di carbonio e azoto di riserva tra parte epigeica e radici e dalla resistenza al trasporto nella pianta. Il tipo di partizione è conseguenza dei tassi di crescita di parte epigeica della pianta e dalle radici così come controllati dal substrato. Questo approccio è usato raramente nei modelli per la simulazione della crescita delle colture a causa della difficoltà che si incontra nel tentare di validare l'approccio, e nel determinare sperimentalmente i parametri necessari.

Accrescimento del manto vegetale

In aggiunta all'incremento della biomassa epigeica, che può essere suddivisa in foglie, steli e granella (o altri organi riproduttivi), nella modelli per crescita delle colture è anche interessante determinare la crescita del manto vegetale in termini di area fogliare. Ciò è conseguenza del

ruolo centrale che l'area fogliare svolge nel determinare l'intercettazione della radiazione e lo scambio di CO₂ e vapore. Negli schemi di partizione del carbonio, nei quali l'incremento della biomassa fogliare è esplicitamente calcolata, il valore di area fogliare è calcolato moltiplicando appunto la biomassa fogliare per il valore di area fogliare specifica (m² area fogliare/g di biomassa fogliare). L'area fogliare specifica può essere funzione di temperatura e irraggiamento. Quando è disponibile solo il valore totale di biomassa epigeica, le superficie fogliare, o il LAI, può essere determinato come funzione di questa quantità. Uno schema di questo tipo è stato presentato da Stockle *et al.* (1992):

$$LAI = \frac{2LAI_{max}}{1 + \theta + \frac{(1-\theta)BIOM_{LAI_{max}}}{BIOM_{ag}}} \quad [10.20]$$

dove LAI_{max} è il LAI massimo per una coltura in condizioni ottimali, $BIOM_{LAI_{max}}$ è la biomassa epigeica raggiunta dalla coltura a LAI_{max} , $BIOM_{ag}$ è la biomassa nel giorno corrente, e θ è un parametro che determina il grado di curvatura della relazione biomassa-LAI.

Nelle specie ad accrescimento determinato, alla fine della fase di crescita vegetativa l'accrescimento della superficie fogliare cessa, può rimanere al valore di picco per un certo periodo, e infine decresce per senescenza. La senescenza può essere simulata assegnando una durata (espressa come tempo fisiologico) alla biomassa fogliare nuova prodotta giornalmente durante la fase vegetativa. Un semplice approccio per la simulazione della senescenza fogliare è quello di calcolare il declino lineare dell'area fogliare o del LAI come funzione del tempo fisiologico, a partire dal momento in cui inizia la senescenza. Il declino può anche essere funzione dello stress idrico. Durante la senescenza è fondamentale distinguere tra area fogliare totale e area fogliare attiva. La prima è responsabile dell'ombreggiamento del suolo, mentre la seconda è importante per definire la frazione di manto fogliare che rimane attiva per la fissazione del carbonio.

Nei modelli in cui è necessario fare una stima della resistenza aereodinamica della coltura, è necessario simulare l'incremento nell'altezza della coltura durante il ciclo. Ciò può essere fatto utilizzando una relazione simile a quella presentata nell'eq. 10.20.

Accrescimento delle radici

La stima dell'accrescimento delle radici non è semplice per molti motivi, per cui sono in genere accettate una serie di semplificazioni per poter modellare il processo. L'accrescimento dell'apparato radicale può essere espresso in termini di accumulo di biomassa, di distribuzione verticale della densità delle radici, e infine dell'andamento della profondità dell'apparato radicale. Jones *et al.* (1991) hanno presentato un modello che permette la simulazione dell'accrescimento delle radici considerando i termini appena citati, e che tiene conto sia delle caratteristiche colturali sia delle principali proprietà chimiche e fisiche del suolo che ne influenzano la crescita. Borg e Grimes (1986) hanno riportato gli intervalli di variazione della profondità massima per 55 colture, e hanno proposto un approccio per stimare l'approfondimento dell'apparato radicale come funzione del tempo relativo tra emergenza e maturazione fisiologica. Partendo da questo lavoro, Campbell e Stockle (1992) hanno proposto la seguente relazione:

$$D^* = \frac{1}{1 + 44.2e^{-8.5r^*}} \quad [10.21]$$

dove D^* è la profondità delle radici durante il ciclo della coltura, adimensionale in quanto espressa come frazione della profondità massima, t^* è il tempo fisiologico anch'esso espresso come frazione del tempo totale necessario alle radici per raggiungere la profondità massima. Un'altro approccio per modellare l'approfondimento delle radici è quello di definire un tasso massimo di penetrazione delle stesse nel suolo, tasso che può essere funzione del contenuto idrico e della temperatura del suolo. Stockle *et al.* (1992) hanno presentato una modellazione dell'approfondimento dell'apparato radicale (RD) come funzione dell'accrescimento relativo della superficie fogliare³, secondo la seguente relazione:

$$RD = RD_{\max} \frac{LAI}{LAI_{\max}} \quad [10.22]$$

dove RD_{\max} e LAI_{\max} sono rispettivamente profondità e LAI massimo in condizioni ottimali della coltura, e LAI è l'indice di superficie fogliare corrente.

La conoscenza della frazione dell'apparato radicale in ogni strato del suolo è un'elemento importante per definire l'accrescimento delle radici. La densità delle radici (lunghezza di radici per unità di volume di suolo) è normalmente massimo in prossimità della superficie e decresce con la profondità. Un'approccio per stimare la distribuzione di densità delle radici in funzione della profondità è il seguente:

$$r_d^* = e^{(-az^*)} \quad [10.23]$$

dove rd^* è la densità delle radici relativa al massimo corrente, z^* è la profondità delle radici relativa alla massima corrente, e a è un parametro che definisce l'andamento della funzione che normalmente varia da 1 a 3, assumendo i valori più alti quando le radici tendono ad essere concentrate soprattutto in superficie.

Se si assume che la densità radicale diminuisca linearmente con la profondità, la frazione di radici in ogni strato del suolo è indipendente dalla densità delle stesse e può essere calcolata rifendosi all'area di triangoli simili (Campbell e Stockle, 1992). Se z_j è la profondità massima dello strato j , Δz è la profondità dello strato, z_m è la profondità massima attuale delle radici, e F_j è la frazione di radici nello strato di suolo, allora:

$$F_j = \frac{\Delta z [2(z_m - z_j) + \Delta z]}{z_m^2}; z_j \leq z_m \quad [10.24]$$

$$F_j = \left(\frac{z_m - z_j + \Delta z}{z_m} \right)^2; z_j > z_m > z_{j-1} \quad [10.25]$$

La variabile F_j permette di calcolare la densità relativa dell'apparato radicale in funzione della profondità.

La densità delle radici e la loro massa possono essere legate da un parametro specifico quale il rapporto lunghezza/massa. L'incremento potenziale della profondità delle radici ad ogni passo d'integrazione si traduce in un incremento della massa delle radici, che è calcolato all'inizio e ad alla fine di ogni passo d'integrazione utilizzando le distribuzioni di densità mostrate e il rapporto lunghezza/massa. Questo incremento potenziale è quindi utilizzato con uno schema di partizione

³ Si noti però che l'eq. 10.22 comporta un inizio tardivo dell'approfondimento dell'apparato radicale nelle primissime fasi del ciclo, durante le quali l'accrescimento del LAI è molto modesto. Ciò contrasta con la realtà per molte specie. Inoltre, in un modello di simulazione, questo approccio può stimare uno stress idrico precoce per le colture da rinnovo nei nostri ambienti, in quanto non si attribuisce alla pianta la capacità di estrarre acqua nelle prime fasi dell'accrescimento se non in prossimità della superficie.

del carbonio presentato nei paragrafi precedenti per determinare la crescita effettiva (in termini di approfondimento e di densità).

Produzioni utili

La stima delle produzioni utili di una coltura è l'obiettivo finale di molti modelli. Il metodo più semplice per stimare la produzione utile di una coltura è quello di moltiplicare la produzione totale di biomassa per l'indice di raccolta ("harvest index", dato dal rapporto produzione utile/biomassa totale). Questo indice può essere modificato durante la simulazione per tener conto di eventuali stress idrici o di nutrienti nelle diverse fasi di crescita. Un'altro approccio è quello di stimare l'evoluzione, a partire dall'allegagione, del valore dell'indice di raccolta come funzione crescente, lineare o esponenziale, della biomassa che viene fissata.

Un'approccio più meccanicistico consiste nello stimare le componenti della produzione (numero di semi per spiga, tasso di incremento di sostanza secca nei semi ecc.) per unità di superficie, avendo quindi la possibilità di determinare la domanda giornaliera di carbonio per la crescita durante il periodo di granigione. Questa domanda viene quindi comparata con il carbonio disponibile quale risultante anche da schemi di partizione e dalla eventuale rilocazione da altri organi, rendendo quindi possibile la stima della crescita effettiva.