

3 Modellazione dei sistemi biologici in relazione all'ambiente: sviluppo, temperatura e fotoperiodo

La temperatura influenza pesantemente i tassi di tutti i processi metabolici negli organismi viventi e quindi influenza praticamente tutti gli aspetti della crescita e dello sviluppo di un organismo. In questo capitolo prenderemo in considerazione gli effetti della temperatura sul tasso di sviluppo. Definiamo sviluppo il progredire ordinato di un organismo attraverso stadi definiti, che vanno dalla germinazione fino alla morte dell'organismo stesso. Lo sviluppo differisce dall'accrescimento, che consiste nell'accumulo di sostanza secca. Gli stadi di sviluppo variano a seconda dell'organismo in esame; possono essere germinazione, differenziazione delle foglie, differenziazione dei primordi fiorali, fioritura ecc. per una pianta; uovo, larva, adulto per un insetto.

Sviluppo in relazione alla temperatura

La figura 3.1A mostra il tempo richiesto per il completamento dello stadio di uovo per un insetto, il *Dacus cucurbitae*, a temperature costanti che vanno da 10 a 37° gradi C. Il tempo di sviluppo è breve per temperature tra 20 e 30° C, ma si allunga considerevolmente a temperature più basse o più alte.

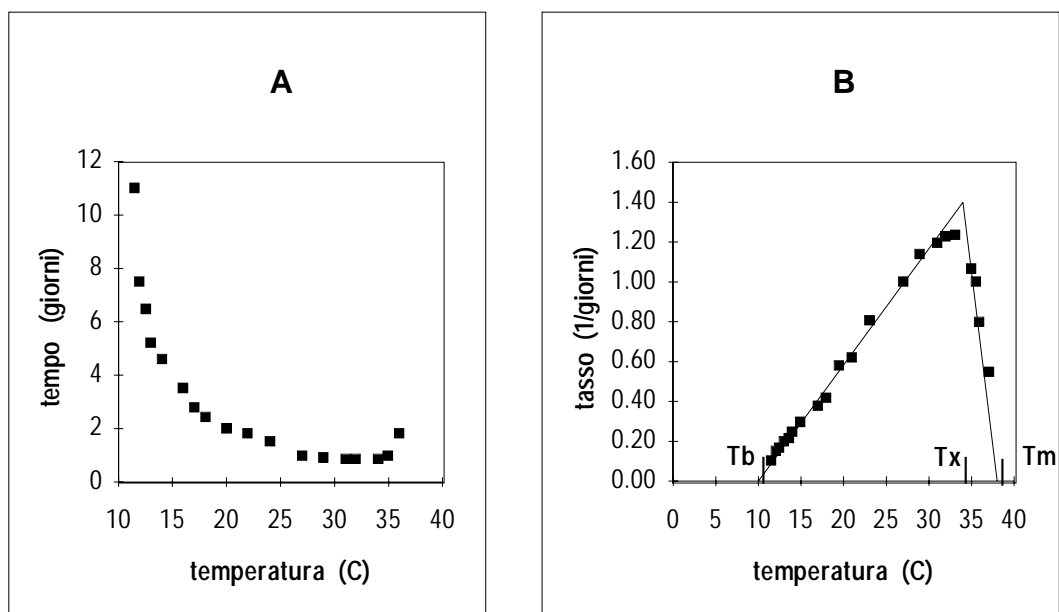


Figura 3.1 Tempo (A) e tasso (B) di sviluppo come funzioni della temperatura per *Daucus cucurbitae*. La spezzata della figura B mostra un'approssimazione lineare ai dati (da Messenger e Flitters, 1958).

Possiamo stimare il tempo richiesto per completare uno stadio di sviluppo calcolando i reciproci del tempo richiesto (dati di fig. 3.1A), che sono tassi di sviluppo. Nella figura 3.1B sono appunto riportate le variazioni del tasso di sviluppo come funzione della temperatura; l'andamento della curva è comune a molti processi biologici, ed è stata descritta matematicamente usando la teoria

dei processi regolati da un tasso (Sharpe e De Michele, 1977; Wagner *et al.*, 1984). Dati relativi ai tassi di germinazione di miglio mostrano un andamento simile in fig. 3.2:

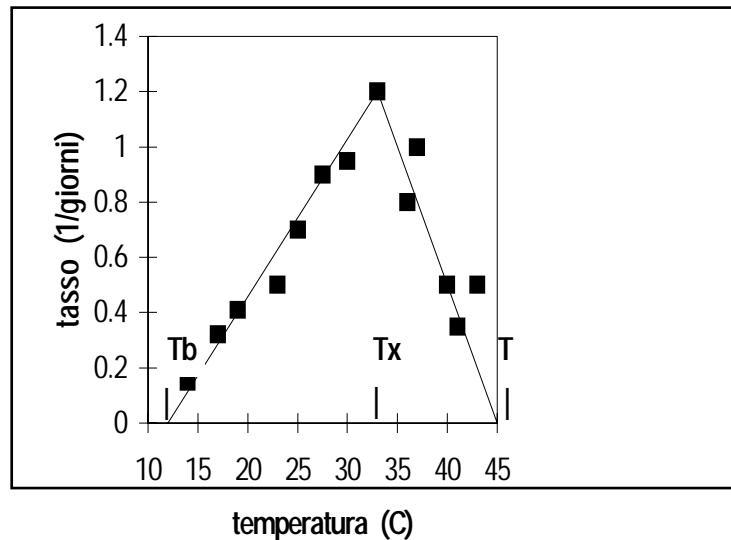


Figura 3.2 Tasso di germinazione di miglio (*Panicum miliaceum*) come funzione della temperatura. Dati da Garcia-Huidobro *et al.*, 1982

E' stata usata una relazione lineare tra tasso di sviluppo e temperatura, come base per determinare il tempo necessario a completare il processo di sviluppo al variare della temperatura. Assumiamo, per esempio, che si voglia fare una previsione del tempo necessario per la germinazione, essendo in possesso dei dati di temperatura del suolo. Un periodo di tempo, usualmente un'ora o un giorno, viene scelto e si calcola la temperatura media relativa all'intervallo prescelto. La temperatura media determina il tasso di germinazione per quel periodo di tempo, dando la quota di sviluppo occorso. Lo sviluppo totale è la somma dei prodotti fra tempi e valori del tasso relativi. Quando questa somma raggiunge l'unità, lo stadio è completato.

Tempo termico

L'esempio illustrato parte dal presupposto che il tempo misurato in giorni o con un orologio sia la base corretta per misurare lo sviluppo, e che il tasso di sviluppo di un organismo (la cui temperatura sia determinata dall'ambiente) vari con la temperatura ambientale. Un altro approccio è quello in cui esiste una scala temporale nella quale il tasso di sviluppo di un organismo è costante. Monteith (1977) usa la definizione *tempo termico* per descrivere una scala temporale nella quale il tasso di sviluppo è costante. Questo tipo di scala è spesso indicata come *tempo fisiologico*. Le unità di scala per il tempo termico sono i gradi giorno o le ore giorno, così come le unità per il tempo fisiologico sono gli f-giorni o le f-ore. Le trasformazioni che convertono una scala in un'altra sono:

$$\tau_t = \int_0^t f[T(t), \text{vernalizzazione}, \text{fotoperiodo}, \text{potenzialeidrico}, \dots] dt \quad [3.1]$$

$$t = \int_0^{\tau^t} g(T, \text{vernalizzazione}, \text{fotoperiodo}, \text{potenzialeidrico}, \dots) d\tau_t \quad [3.2]$$

dove t è il tempo in giorni o misurato con un orologio, e τ_i è il tempo termico o fisiologico. La funzione f , nella sua forma più semplice, rappresenta l'andamento del tempo in rapporto alla temperatura dell'organismo, ed è ottenuto con trasformazioni come quella riportata in fig. 3.1B o 3.2. Una forma più generale include fattori come la vernalizzazione, il fotoperiodo e quante altre variabili possono influenzare lo sviluppo. La funzione g è invece l'inverso di f e permette, in linea di principio, la conversione del tempo termico in tempo misurato con un orologio.

In pratica, l'equazione 3.1 è approssimata con una sommatoria. Come esempio di calcolo, utilizziamo una retta per approssimare la relazione tra tasso di sviluppo e temperatura nei dati di fig. 3.1B, ipotizzando di essere in condizioni ambientali tali che la temperatura non scenda mai al di sotto della temperatura base T_b (temperatura al di sotto della quale lo sviluppo cessa) e non sia mai al di sopra di T_m (temperatura alla quale il tasso di sviluppo è massimo). Il tempo termico, e quindi lo sviluppo dell'organismo, è direttamente proporzionale alla somma dei prodotti $T_i - T_b$ per la durata del periodo, con la condizione che $T_i - T_b > 0$. Ciò può essere scritto come:

$$\tau_i = \sum (T_i - T_b) \Delta t; (T_i - T_b) > 0 \quad [3.3]$$

dove T_i è la temperatura dell'organismo al tempo i . L'intervallo d'integrazione numerica, Δt , è scelto in modo che la temperatura si possa assumere come costante nell'intervallo prescelto (cfr. capitolo 2). Le unità di τ_i sono gradi giorno o gradi ora, in funzione dell'unità di misura di Δt . Non c'è accumulazione di tempo termico quando T_i assume valori pari o inferiori a T_b .

Dalla figura 3.2 rileviamo come il tasso di sviluppo sia 1.2 giorni^{-1} quando la temperatura è uguale a T_m (32° C); rileviamo anche che la temperatura base, T_b è 12° C . A 32° C , il tempo richiesto per completare la germinazione è $1/1.2 = 0.83$ giorni. Il tempo termico richiesto per completare questo stadio, a questa temperatura costante, è $0.83 \text{ giorni} \times (32 - 12) = 16.7$ gradi giorno. Quando la temperatura varia, sia può calcolare, con l'eq. 3.3, τ_i dalla germinazione; raggiunto il valore di 16.7, lo stadio di sviluppo sarà completato.

L'operazione per risalire al tempo da orologio o calendario necessario per completare lo sviluppo è indicata nell'eq. 3.2. Una forma analitica dell'inversa non è possibile eccetto nel caso più semplice in cui la temperatura è costante. Per conoscere il tempo richiesto facendo riferimento all'esempio appena presentato sarà quindi necessario costruire una tabella con i diversi t_i e i corrispondenti τ_{ii} ; a questo punto si ricerca sulla tabella il valore di $\tau_i = 16.7$; il valore corrispondente di t_i sarà i giorni richiesti.

Spesso è usata la definizione *unità termiche* per indicare i gradi giorno. Questa definizione è chiaramente non appropriata, in quanto le unità hanno in nessun modo collegamento con l'accumulazione del calore, ma indicano semplicemente una quantità che è legata linearmente al tempo biologico.

Calcolo dei gradi giorno da dati meteorologici

I dati utilizzati come input per predire lo sviluppo di colture o insetti sono generalmente le temperature giornaliere massima e minima dell'aria. I calcoli, effettuati assumendo che la temperatura dell'aria sia uguale a quella dell'organismo, assunzione questa spesso non lecita, possono essere svolti con la seguente equazione:

$$\Delta \tau_t = (T_{med} - T_b) \Delta t; \Delta \tau_t > 0 \quad [3.4]$$

Il Δt è uguale ad un giorno e $\Delta \tau$ è accumulato per misurare il tempo trascorso in gradi giorno. La temperatura media è spesso calcolata come la somma delle temperature massima e minima divisa per 2.

La temperatura base e il totale di gradi giorno necessari per un organismo dipendono da specie e da stadio di sviluppo. Esiste però un'evidenza sperimentale secondo la quale la temperatura base può rimanere relativamente costante per un certo numero di processi sviluppo, nell'ambito di una specie e di un genotipo. Angus *et al.* (1981) riportano la temperatura base e il fabbisogno in gradi giorno per completare l'emergenza in 30 specie, che includono colture tipiche di ambienti temperati e tropicali. Alcuni di questi valori sono riportati nella tabella 3.1; si noti come le diverse specie possono essere divise in due gruppi, di cui uno ha una T_b di circa 2° C (specie evolute in ambienti temperati) e l'altro ha una T_b di circa 11° C (specie evolute in ambienti tropicali).

Specie	T_b C	gradi giorno	Specie	T_b C	gradi giorno
frumento	2.6	78	mais	9.8	61
orzo	2.6	79	miglio	11.8	40
avena	2.2	91	sorgo	10.6	48
pisello	1.4	110	nocciolina	13.3	76
lenticchia	1.4	90	vigna	11.0	43
bietola	2.6	79	vigna sinense	12.8	58

Tabella 3.1 Temperatura base e gradi giorno richiesti per l'emergenza di specie vegetali evolute in ambienti temperati e tropicali (da Angus *et al.*, 1981)

I valori della tabella 3.1 possono essere utilizzati per stimare la data di emergenza, ma bisogna tenere presente che per alcune specie è stata dimostrata l'esistenza di variabilità genotipica. Dati simili a quelli di tabella 3.1 esistono per gli insetti; alcuni di questi valori sono riportati nella tabella 3.2.

Specie	temperatura base C
<i>Hypera postica</i>	10
<i>Pseudaletia unipuncta</i>	10
<i>Agrotis ipsilon</i>	10
<i>Trichoplusia ni</i>	10
<i>Cydia pomonella</i>	10
<i>Helicoverpa zea</i>	13
<i>Myzus persicae</i>	4
<i>Lygus hesperus</i>	12
<i>Ceratitis capitata</i>	10
<i>Daucus cucurbitae</i>	8
<i>Choristoneura fumimerana</i>	8

Tabella 3.2 Temperatura base per alcuni insetti (da un tabulato a cura del progetto California IPM)

Si può notare come molte delle temperature di base abbiano valori vicini a quelli delle specie tropicali di piante. Una possibile spiegazione consiste nel fatto che, dal momento che le specie di insetto considerate richiedono la presenza di piante per svolgere il loro ciclo vitale, i meccanismi di selezione naturale hanno determinato per loro una soglia termica superiore a quella delle piante, in modo che la crescita degli insetti cominci, nel corso della stagione, quando le piante sono già apparse.

Calcolo dei gradi giorno e temperature estreme

Worner (1992) ha esaminato la letteratura sullo sviluppo di insetti in condizioni variabili temperatura; ne è risultato che dati ricavati da esperimenti a temperatura costante (fig. 3.1 e 3.2) non sempre possono essere utilizzati nelle stime in condizioni di temperatura variabile. La sua analisi suggerisce che il problema non deriva dai dati ricavati dagli esperimenti a temperatura costante, ma piuttosto dall'uso di temperature medie dell'aria e dall'uso di relazioni lineari tra tasso di sviluppo e temperatura, quando utilizzate in condizioni di temperatura variabile. L'equazione 3.4 utilizza la media giornaliera di temperatura per calcolare i gradi giorno; nel corso della giornata, tuttavia, la temperatura varia, potendo raggiungere valori che sono al di fuori dell'intervallo entro il quale la risposta della pianta è lineare. Questo può accadere quindi anche con medie giornaliere che sono all'interno dell'intervallo in cui la risposta è lineare. La corretta stima dei gradi giorno va in questi casi fatta utilizzando le temperature orarie, metodo ad esempio comune nei modelli il cui scopo è fare una previsione dello sviluppo di insetti. Per questi è infatti richiesta una maggiore precisione rispetto alle piante, in rapporto alla brevità del loro ciclo. Anche se sono conosciute solo temperature massima e minima della giornata si può risalire ai valori orari ricorrendo a metodi d'interpolazione che esamineremo più avanti.

A temperature superiori a T_m l'eq. 3.4 stima che il tasso di sviluppo continui ad aumentare, mentre i dati riportati nelle figure 3.1B e 3.2 mostrano il contrario. L'eq. 3.1 è generale; include quindi ogni possibile funzione della temperatura. Si può quindi includere qualsiasi soglia superiore per la temperatura massima, così come per la minima. Possiamo ad esempio completare l'eq 3.4 ottenendo:

$$\begin{aligned} \Delta\tau_t &= 0 & T_{med} &\leq T_b \\ \Delta\tau_t &= (T_{med} - T_b)\Delta t & T_b &< T_{med} \leq T_m \\ \Delta\tau_t &= (T_x - T_{med})(T_m - T_b)/(T_x - T_m) & T_m &< T_{med} \leq T_x \\ \Delta\tau_t &= 0 & T_{med} &> T_x \end{aligned}$$

dove T_x è la temperatura massima alla quale si ha sviluppo. Fino a questo punto abbiamo considerato risposte lineari alla temperatura; una funzione curvilinea, che rappresenta meglio la risposta alla temperatura di organismi viventi, è stata suggerita da Parker (1974). Questa funzione è stata utilizzata da Tamaki e Long (1978) per descrivere la risposta di insetti alla temperatura:

$$f(T) = \left(\frac{T - T_0}{T_m - T_0} \right)^\alpha \left(\frac{T_x - T}{T_x - T_m} \right)^\alpha \left(\frac{T_x}{T_m} \right)^{\alpha \left(\frac{T_x}{T_m} - 1 \right)} \quad [3.5]$$

dove T_0 e T_x sono rispettivamente il limite inferiore e superiore per le temperature, T_m è la temperatura ottimale per lo sviluppo e T è la temperatura dell'organismo. Quando $T < T_0$ o $T > T_x$ si deve porre il valore di $f(T)=0$, per evitare risultati che non hanno alcun riferimento con la realtà.

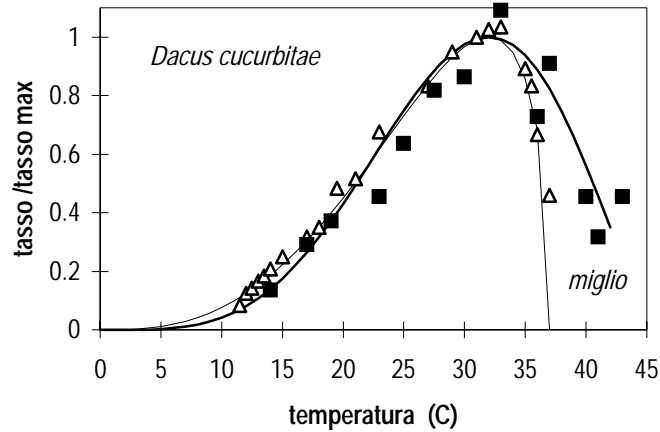


Figura 3.3 Fitting della curva di Parker sui dati presentati nelle fig. 3.1B e 3.2, trasformati in tassi relativi di sviluppo.

La curva dell'eq. 3.5, è riportata in fig. 3.3 con i parametri relativi ai dati delle figure 3.1B e 3.2. I parametri sono, per *Dacus cucurbitae*, 32, 37, e 2.86, mentre per il miglio sono 32, 47 e 4.32, rispettivamente per i parametri T_m , T_x e α ; T_0 è nei due casi uguale 0. I parametri della curva, con la sola eccezione di α , possono essere stimati dai dati di sviluppo riportati in grafico; questa, assieme alla flessibilità della curva, è la ragione per cui l'eq. 3.5 risulta preferibile rispetto ad approcci più meccanicistici fra i quali quello di Sharpe e De Michele (1977). Quando l'eq. 3.5 è usata per descrivere il tasso di risposta, l'incremento del tempo termico (gradi giorno se t è in giorni) è calcolato da:

$$\Delta \tau_t = f(T)(T_m - T_b) \Delta t \quad [3.6]$$

Normalizzazione del tempo termico

La nostra scelta di gradi giorno come unità per misurare il tempo fisiologico è completamente arbitraria, ed è utilizzata soprattutto per ragioni storiche. Le relazioni empiriche tra gradi giorno e lo sviluppo sono state trovate molto prima che i meccanismi fisiologici relativi fossero noti. Dal momento che esiste una relazione lineare tra gradi giorno e sviluppo, è conveniente usare la scala dei gradi giorno per misurare lo sviluppo dell'organismo. Per un dato organismo in uno specifico stadio di sviluppo, il tasso di sviluppo è costante quando è misurato in gradi giorno. Tuttavia, qualsiasi altra misura del tempo che sia linearmente correlata all'accumulazione dei gradi giorno può risultare egualmente valida o addirittura migliore. Una di queste possibili alternative si può ottenere dividendo ognuno dei valori in figure 3.1B e 3.2 per il tasso massimo (T_m); si ottengono così valori del tasso di sviluppo relativi al tasso massimo (fig. 3.3). Se noi consideriamo il tempo come progredire al tasso di un giorno fisiologico al giorno (od ora fisiologica all'ora) in situazioni ottimali, il tempo trascorso in condizioni di temperatura sub ottimali sarà inferiore ad 1. La sommatoria di questi giorni fisiologici o di calendario, giorni

trascorsi in condizioni ottimali o sub ottimali, misura l'accumulo di giorni di calendario verso il completamento del processo in esame. Ad esempio, se per arrivare a maturazione un organismo richiede 50 giorni in condizioni ottimali, al mutare delle condizioni (immaginiamo che la temperatura sia tale da provocare un tasso relativo di 0.4) i tempi si allungheranno. Con un tasso relativo di sviluppo di 0.4, la durata in giorni sarà $50/0.4=125$ giorni. Questa normalizzazione del tempo termico è tale che la risposta è adimensionale e varia da 0 a 1, permettendo la generalizzazione del concetto di gradi giorno ad altre variabili. Questa generalizzazione può essere uno strumento formidabile nel modellare la risposta dell'organismo alle variabili ambientali.

Tempo termico in relazione ad altre variabili ambientali

La combinazione dell'effetto della temperatura con altre variabili ambientali nel determinare lo sviluppo è evidente in numerosi sistemi biologici. Ad esempio, consideriamo l'effetto della vernalizzazione sullo sviluppo in frumento (Porter, 1983), o il fotoperiodo per numerose specie, oppure ancora lo sviluppo di patogeni fogliari che è funzione di temperatura e umidità della foglia.

L'approccio formale per considerare l'effetto di altre variabili sullo sviluppo è quello dell'eq. 3.1; si tratta quindi di definire le funzioni all'interno dell'integrale. In pratica, ciò è in genere piuttosto difficile, in quanto necessita l'attuazione di esperimenti nei quali si analizza la risposta di sistemi biologici all'ambiente. Può accadere che esistano interazioni tra variabili difficili da descrivere con espressioni matematiche.

Per semplificare il problema, assumiamo che le variabili non interagiscano; possiamo quindi scrivere $f(V_1, V_2, \dots, V_n)$ come $f(V_1) \times f(V_2) \times \dots \times f(V_n)$, dove V_1, V_2, \dots, V_n sono le variabili che influenzano il tempo fisiologico. Le funzioni $f(V_1)$, $f(V_2)$, $f(V_n)$ sono normalizzate come discusso nel paragrafo precedente, e quindi assumono valori numerici che sono una frazione del tasso ottimale di sviluppo. La figura 3.4 ci illustra come due di queste variabili possono concorrere a determinare il tasso di sviluppo.

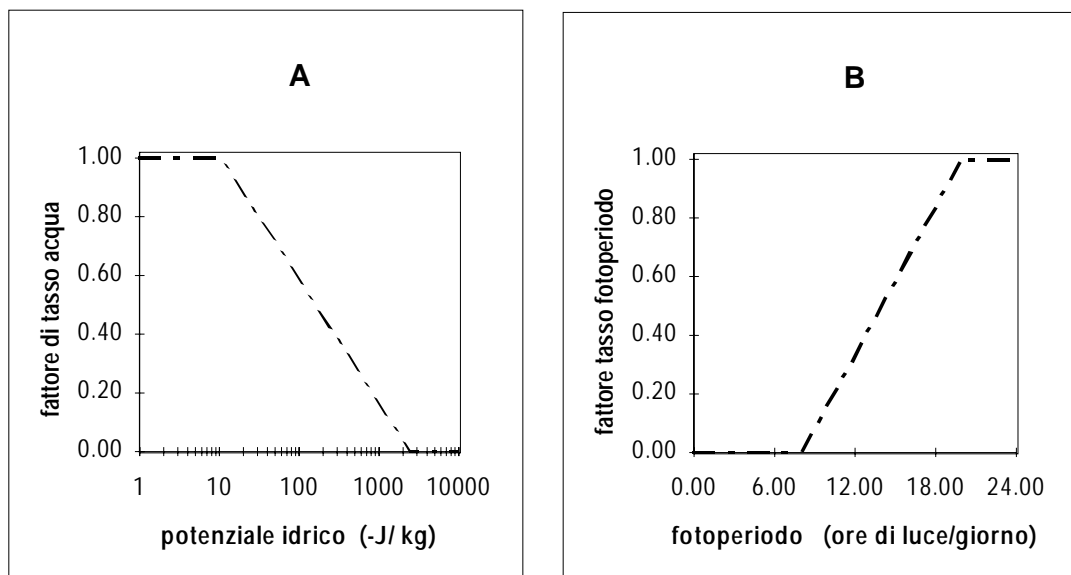


Figura 3.4 Esempi di risposte biologiche a variabili ambientali: A. crescita di un fungo in rapporto al potenziale idrico (Bristow, 1983); B. sviluppo di frumento in rapporto al fotoperiodo (Weir *et al.*, 1984)

La figura 3.4A riporta una funzione sull'infezione di una foglia da parte di un fungo che può crescere solo in condizioni di superficie fogliare bagnata. Al di sotto di un determinato potenziale idrico non c'è sviluppo; in un intervallo è limitato, al di sopra di questo infine lo sviluppo non è limitato dalla disponibilità idrica. Nella figura 3.4B è riportata la risposta foto periodica dello sviluppo per un frumento. Quando i giorni sono lunghi, lo sviluppo procede ad un tasso che non è influenzato dal fotoperiodo; giorni via via più brevi rallentano lo sviluppo sino al limite di 8 ore di luce, al di sotto del quale lo sviluppo si arresta per il genotipo utilizzato nelle prove attuate.

Il tipo di funzione, i valori dei punti che determinano l'inizio o la fine dell'effetto di riduzione sul tasso potenziale, così come l'eventuale indifferenza alla variabile in studio, hanno una base genetica. Con riferimento al fotoperiodo, alcuni genotipi sono a "giorno lungo" e mostrano quindi una risposta alla durata delle ore di luce simile a quella mostrata in figura 3.4B; altri sono a "giorno corto" per cui le loro risposte sono approssimativamente inverse a quelle di figura 3.4B. La pendenza delle curve può essere, per alcuni genotipi, più ripida o più graduale.

La temperatura e la crescita degli organismi

In questo capitolo abbiamo fissato l'attenzione sullo sviluppo, ma non è sempre facile distinguere tra crescita e sviluppo. Per esempio, l'emergenza è uno stadio di sviluppo, ma dalla germinazione all'emergenza si ha anche l'accrescimento di alcuni organi. Ne deriva che molte delle idee presentate possono essere utilizzate per modellare l'effetto della temperatura sull'accrescimento. Un buon esempio in questo senso è dato dal lavoro di Bristow (1983) e da quello di Strow *et al.* (1989) dove misure di laboratorio sulla decomposizione dei residui ad opera di micro organismi, assieme alle risposte a temperatura e umidità anche queste determinate in laboratorio, sono state usate con successo per modellare la decomposizione dei residui in condizioni di campo.

Stima del fotoperiodo e della temperatura ambientale

Fotoperiodo e temperatura sono due tra le variabili determinanti nel controllare i processi di sviluppo negli organismi viventi. Il valore di queste variabili è utilizzato dagli organismi per stimare le probabili future condizioni ambientali, dando il via allo sviluppo quando questa previsione stima prossime condizioni favorevoli per la crescita, la riproduzione, la maturazione ecc. Né la temperatura dell'ambiente, né la durata del giorno, forniscono tutte le informazioni necessarie per la previsione dello sviluppo di un organismo. La temperatura dell'aria è infatti uno dei fattori che determinano la temperatura dell'organismo. Ciò non di meno, la temperatura dell'aria è un fattore importante, tanto che spesso, anche per semplicità, assumiamo che coincida con quella dell'organismo, così come assumiamo che il fotoperiodo coincida con la durata del giorno. Queste assunzioni, benché abbiano provato di essere sufficientemente giustificate in numerosi casi, debbono essere sempre verificate facendo misurazioni e analizzando i dati raccolti, per determinare l'entità dell'errore introdotto accettando le identità di cui sopra.

Nei paragrafi seguenti vedremo come può essere possibile calcolare la durata del giorno, della temperatura atmosferica e della temperatura del suolo. Prenderemo in considerazione la disponibilità e la validità dei dati misurati e dei metodi con lo scopo di estrapolare o interpolare le relazioni individuate all'interno di modelli di simulazione.

Durata del giorno e ora dell'alba

Per stimare la durata del giorno e l'ora dell'alba, dobbiamo conoscere l'angolo del sole al disopra dell'orizzonte come funzione del tempo. La posizione del sole nel cielo si descrive in termini della sua elevazione (ϕ) o dall'angolo rispetto allo zenit (θ), e dall'angolo all'azimut (α). La relazione tra elevazione e angolo all'azimut è: $\phi = \pi/2 - \theta$ (angoli in radianti). L'angolo rispetto allo zenit è calcolato come:

$$\cos \theta = \sin \lambda \sin \delta + \cos \lambda \cos \delta \cos 0.2618(t - t_0) \quad [3.7]$$

dove λ è la latitudine, δ è la declinazione, t è il tempo e t_0 è il tempo del mezzogiorno solare. La terra gira a 0.2618 radianti per ora, quindi il fattore 0.2618 converte le ore in radianti. Il tempo è in ore (ora locale) e varia da 0 a 24. La latitudine del sito si può trovare in un atlante mentre la declinazione, che varia da +0.409 radianti (+23.45°) al solstizio d'estate a -0.409 radianti al solstizio d'inverno, può essere approssimata come (emisfero nord):

$$\sin \delta = 0.39785 \sin [4.869 + 0.0172d + 0.03345 \sin (6.224 + 0.0172d)] \quad [3.8a]$$

e come (emisfero sud):

$$\sin \delta = 0.39785 \sin [1.727 + 0.0172d + 0.03345 \sin (3.082 + 0.0172d)] \quad [3.8b]$$

dove d è il giorno dell'anno (varia da 1 a 365).

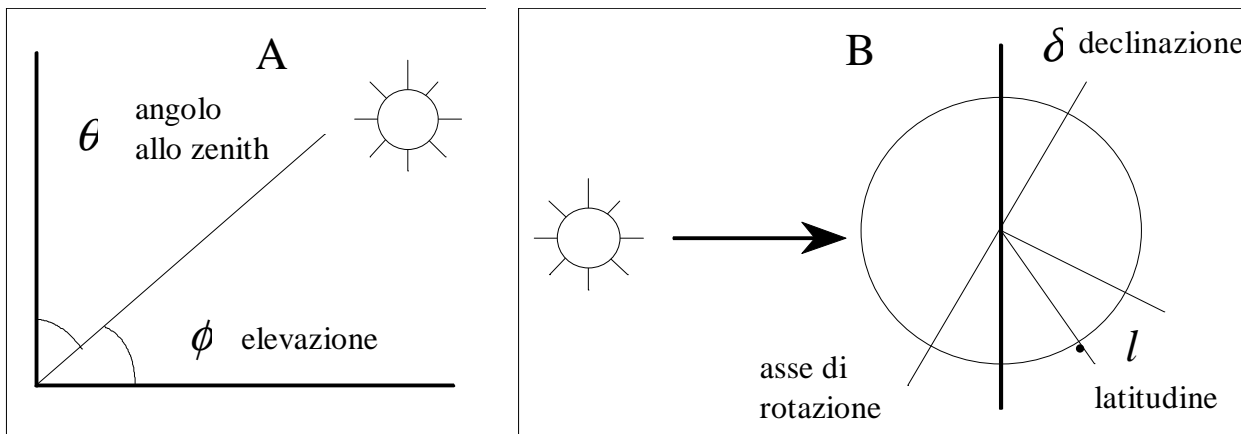


Figura 3.5 Elevazione sull'orizzonte e angolo allo zenit del sole (A); declinazione del sole e latitudine (sud in questo caso) del punto tracciato (B)

L'ora del mezzogiorno solare può essere calcolata come:

$$t_0 = 12 - CL - ET \quad [3.9]$$

dove CL è la correzione per la longitudine ed ET è l'equazione del tempo. LC è +4 minuti, o 1/15 di ora, per ogni grado ad est del meridiano standard (-4 minuti per ogni grado ad ovest), dove il meridiano standard ha i valori 0, 15, 30, ..., 345°. Generalmente i fusi orari vanno da +7.5° a -7.5° rispetto al meridiano standard, ma sono state decise numerose eccezioni. L'equazione del tempo provoca una correzione che va dai 15 ai 20 minuti in funzione della data. Essa può essere calcolata come:

$$ET = \left[\begin{array}{l} -104.7 \sin \phi + 596.2 \sin 2\phi + 4.3 \sin 3\phi - 12.7 \sin 4\phi - \\ 429.3 \cos \phi - 2 \cos 2\phi + 19.3 \cos 3\phi \end{array} \right] / 3600 \quad [3.10]$$

dove $\phi = (279.575 + 0.986 d)\pi/180$. La durata del giorno si può calcolare a partire dall'eq. 3.7:

$$h_s = \cos^{-1}\left(\frac{\cos\theta - \sin\lambda\sin\delta}{\cos\lambda\cos\delta}\right) \quad [3.11]$$

dove h_s è metà della durata del giorno in radianti (tutti gli angoli sono in radianti). Il sole sorge alle:

$$t_r = t_0 - 3.82h_s \quad [3.12]$$

e la durata del giorno è uguale $7.64 h_s$. Per determinare l'ora dell'alba, nell'eq. 3.11 θ è posto uguale a $\pi/2$, ma si ha un effetto della luce sull'attività biologica anche prima dell'alba e dopo il tramonto. Ciò porta a considerare come ore utili di luce quelle corrispondenti ad un valore di θ uguale a $\pi/2+0.1$, cui corrisponde un'altezza del sole sull'orizzonte pari a -6° . Questo valore di θ è quindi usato in equazione 3.11 per calcolare la metà del numero delle ore di luce.

esempio di calcolo

Calcolare l'angolo del sole rispetto allo zenit per Pullman, WA, USA il giorno 30 giugno alle 10:45. Calcolare anche l'ora dell'alba e la durata del giorno. La latitudine è 46.77° (0.816 radianti). Il meridiano standard è 120° e Pullman è a 2.8° gradi est rispetto ad esso; quindi $LC=2.8/15=0.19$ ore. Dall'eq. 3.10 $ET=-0.06$ ore.

Dall'eq. 3.9 calcoliamo: $t_0=12-0.19-(-0.06)=11.87$. La declinazione, dall'eq. 3.8, è 0.4 radianti. Sostituendo questi valori nell'eq. 3.7 si ottiene:

$$\theta = \sin^{-1}\{\sin(0.816)\sin(0.4) + \cos(0.816)\cos(0.4)\cos[0.2618(9.75-11.87)]\} = 0.61 \text{ radianti}$$

La metà della durata del giorno è, dall'eq. 3.11:

$h_s = \cos^{-1}[(-0.1 - \sin(0.4)\sin(0.816))/(\cos(0.4)\cos(0.816))]=2.22$ radianti o $2.22*3.82=8.5$ ore. Le prime luci si avranno a $11.87-8.5 = 3.37$ ore (circa le 3:20 di mattino). La durata del giorno sarà $2*8.5 = 17$ ore

Interpolazione per stime orarie di temperatura

I dati di temperatura che sono normalmente utilizzati in studi di simulazione sono in genere ricavati dai dati raccolti dai servizi meteorologici nazionali. Negli Stati Uniti, questi dati sono pubblicati come Climatic Summaries dal National Weather Service (NWS). Serie storiche di dati sono disponibili su dischi CD ROM per tutte le stazioni negli USA per il periodo in cui le stazioni stesse sono state in servizio. Le misure sono rilevate leggendo termometri standard a massima e minima in capannine a 1.5 m dalla superficie del suolo. In aggiunta alle stazioni del NWS, molti stati hanno in servizio una rete di stazioni automatizzate, dalle quali si possono ottenere dati in tempo reale via modem.

Benché la disponibilità di dati di temperatura sia spesso limitata ad un valore giornaliero di massima e minima, molti modelli richiedono dati più dettagliati, ad esempio orari. Data la limitazione consistente nell'aver disponibili solo dati giornalieri, i dati orari possono essere stimati utilizzando tecniche di interpolazione. Reicosky *et al.* (1989) hanno confrontato cinque metodi per la stima di valori orari, metodi precedentemente utilizzati da diversi autori in studi di simulazione. Il metodo più semplice definiva un andamento a dente di sega tra massime e minime; il più complesso utilizzava una combinazione di curve esponenziali e sinusoidali, necessitando anche dei dati di radiazione solare. Un ulteriore schema, solo leggermente più complicato di quello a dente di sega, permette di interpolare i dati giornalieri di temperatura

massima e minima utilizzando la funzione di coseno. Le assunzioni sono che la temperatura minima si ha all'alba e la massima alle ore 14:00.

Quest'ultimo metodo è risultato il più vicino ai dati reali, mentre il peggiore è risultato quello che utilizza funzioni esponenziali e sinusoidali. Essendo questo metodo semplice operativamente, ed essendo risultato il migliore tra i cinque provati, se ne raccomanda senz'altro l'uso. Le equazioni d'interpolazione sono:

$$\begin{aligned}
 T &= \frac{T_{x_{i-1}} + T_{n_i}}{2} + \frac{T_{x_{i-1}} - T_{n_i}}{2} \cos \left[\frac{\pi(t+10)}{t_r+10} \right]; 0 \leq t < t_r \\
 T &= \frac{T_{x_i} + T_{n_i}}{2} - \frac{T_{x_i} - T_{n_i}}{2} \cos \left[\frac{\pi(t+t_r)}{14-t_r} \right]; t_r \leq t < 14 \\
 T &= \frac{T_{x_i} + T_{n_{i+1}}}{2} + \frac{T_{x_i} - T_{n_{i+1}}}{2} \cos \left[\frac{\pi(t-14)}{t_r-10} \right]; 14 \leq t < 24
 \end{aligned} \quad [3.13]$$

dove T_x è la temperatura massima giornaliera, T_n la temperatura minima, i l'indice che indica il giorno in corso e t l'ora del giorno.

Variazione spaziale della temperatura dell'aria

In genere non siamo interessati a variazioni della temperatura in rapporto a lunghe distanze in quanto i dati relativi sono in genere disponibili con una rete di stazioni a maglia piuttosto fitta. Fintantoché l'altitudine della località e l'altezza della coltura rimangono le stesse, e il campo è in pianura, esiste un'elevata correlazione tra la temperatura media giornaliera in diverse località. La temperatura diminuisce con la quota di circa 0.6° ogni 100 m (Leffler, 1981). Altro elemento di differenziazione si ha in località aride, dove una coltura in piena traspirazione può far scendere la temperatura, nell'area coperta dalla coltura stessa, di diversi gradi. In notti serene e senza vento, ci può essere inoltre una considerevole variabilità spaziale dovuta al raffreddamento per irraggiamento. Ad eccezione di questi casi, rispettate le condizioni espresse in apertura del paragrafo, ci aspettiamo che possano essere utilizzate temperature raccolte anche a diversi Km dal sito in cui studiamo lo sviluppo e l'accrescimento di un organismo.

La variazione della temperatura in rapporto all'altezza dalla superficie del suolo, quando si è appunto vicini al suolo, è la variazione spaziale della temperatura più importante nella modellazione di processi. Se da un lato questa variabilità non può essere ignorata, dall'altro la stessa può essere modellata con una certa facilità. La figura 3.6 mostra un tipico profilo della temperatura durante giorno e notte su un prato tagliato corto. Se i profili della temperatura dell'aria fossero stati tracciati come logaritmi dell'altezza, avremmo avuto nel grafico due linee rette; quindi, misurazioni a due diverse altezze permettono interpolazione o estrapolazione ad altre altezze. L'importanza di potere fare questa stima è legata a quanto possiamo vedere ancora nella figura 3.6; la temperatura di insetti e foglie all'interno del manto vegetale è di alcuni gradi superiore a quella misurata anche solo 1.5 metri al di sopra di essa.

Alcuni modelli hanno informazioni sufficienti per calcolare la temperatura dell'aria al di sopra o al di sotto della quota alla quale la temperatura è stata misurata. L'equazione che può essere utilizzata a questo scopo è:

$$T(z) = T(z_r) - \left(\frac{C}{\rho c_p k u^*} \right) \ln \left(\frac{z}{z_r} \right) \quad [3.14]$$

dove $T(z)$ è la temperatura all'altezza z ; $T(z_r)$ è la temperatura all'altezza dove è misurata, z_r ; C è la densità di flusso di calore sensibile dalla coltura, ρc_p sono la densità dell'aria e il calore specifico dell'aria ($1200 \text{ J m}^{-3}\text{K}^{-1}$), k è la costante di von Karman (0.4) e u^* è la velocità di frizione, un parametro che è funzione della velocità del vento e della scabrezza della superficie (m s^{-1}).

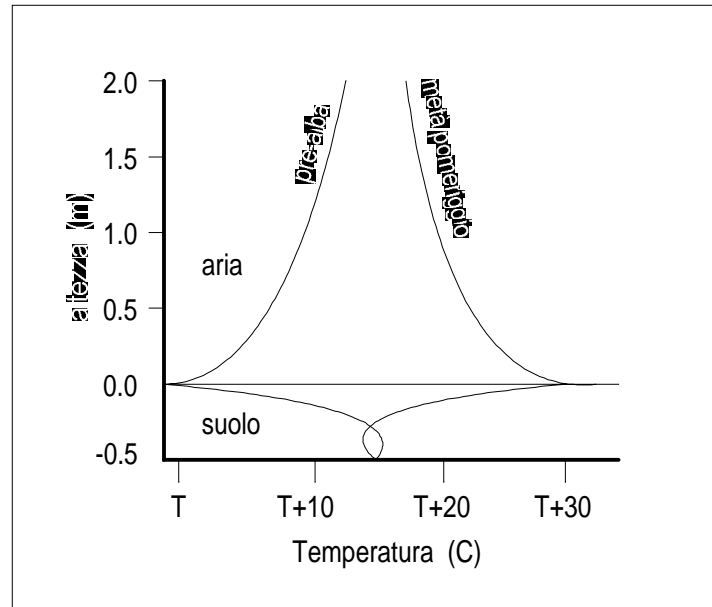


Figura 3.6 Profili di temperatura (ipotetici) al di sopra e al di sotto della superficie del suolo (giorno sereno e soleggiato)

Stima della temperatura del suolo dalla temperatura dell'aria

Da quanto discusso a questo risulta evidente che la temperatura del suolo e quella dell'aria generalmente sono differenti. Il suolo assorbe parte o tutta la radiazione incidente (in funzione della copertura data da un eventuale coltura e dall'albedo del suolo) e riscalda o raffredda l'aria immediatamente al di sopra di esso. Il suolo è quindi o più caldo o più freddo dell'aria al di sopra di esso. La germinazione e l'emergenza delle piante, la crescita radicale, lo sviluppo di parassiti radicali è l'attività degli organismi in genere che svolgono il loro ciclo vitale nel suolo sono influenzati dalla temperatura dello stesso suolo, quindi non da quella dell'aria. Spesso però la temperatura del suolo non è misurata o è misurata in condizioni sbagliate (località diversa, copertura vegetale differente, strumenti non affidabili); ne consegue l'importanza di avere disponibile un metodo per la stima della temperatura del suolo a partire da quella dell'aria.

Sono disponibili modelli dettagliati per simulare la temperatura del suolo (Campbell e Stockle, 1989), ma queste richiedono temperature orarie che sono utilizzate per risolvere le equazioni che descrivono il flusso di calore nel suolo. Queste equazioni sono più complicate e richiedono tempi di esecuzione più lunghi di quanto in genere non si richieda ad un modello di simulazione. Un metodo semplice e veloce che sembra dare buoni risultati nello stimare la temperatura superficiale media del suolo è stato proposto da Parton (1984). Parton assume che la temperatura superficiale massima del suolo sia funzione della temperatura massima dell'aria, della radiazione solare e della copertura vegetale. La temperatura superficiale minima del suolo è invece ritenuta essere funzione della temperatura minima dell'aria e della copertura vegetale. Le due equazioni relative sono:

$$Tx_s = Tx_a + \left[24(1 - e^{-0.038S_t}) + 0.35Tx_a \left(e^{-4.8B} - 0.13 \right) \right] \quad [3.15]$$

$$Tn_s = Tn_a + 6B - 1.82 \quad [3.16]$$

dove Tx_a è la temperatura massima giornaliera dell'aria, Tn_a è la minima, Tx_s e Tn_s sono le omologhe del suolo, S_t è la radiazione totale giornaliera (MJ m^{-2}) e B è la biomassa epigeica totale (kg m^{-2}). Le temperature sono in gradi Celsius.

Anche se i parametri nelle equazioni 3.15 e 3.16 sono empirici, la forma dell'equazione ha una forte base meccanicistica. L'innalzamento della temperatura superficiale del suolo è influenzato dalla radiazione incidente sulla superficie; peraltro, la presenza di biomassa scherma in parte la radiazione attenuandone l'effetto. Il fattore che non è considerato esplicitamente nel modello è il contenuto idrico del suolo, ma Parton riporta che questo ha un piccolo effetto il giorno in cui piove, effetto che diventa trascurabile nei giorni seguenti. Durante la notte, la temperatura superficiale minima del suolo è minore di quella dell'aria a causa dell'irraggiamento, ma la presenza di biomassa ne attenua gli effetti.

Parton calcola poi la temperatura media giornaliera della superficie del suolo secondo l'equazione:

$$T_s = 0.41Tx_s + 0.59Tn_s \quad [3.17]$$

La ragione del maggiore peso attribuito alla temperatura notturna risiede nella durata della notte rispetto al giorno. Probabilmente un approccio simile dovrebbe essere seguito anche nel calcolo della media dell'aria, ma in pratica ciò non viene quasi mai fatto.

Parton propone anche un metodo per il calcolo della temperatura a profondità crescenti, ma a questo punto vengono introdotte notevoli complicazioni di calcolo senza raggiungere la precisione del metodo, già citato, di Campbell e Stockle.

Per applicazioni dove viene modellata la germinazione e l'emergenza, o lo sviluppo di insetti terricoli, la temperatura superficiale del suolo è probabilmente assai simile, per valori e variazione, a quella della profondità di semina. Per applicazioni dove è richiesta la temperatura a profondità maggiori, si può fare riferimento a Campbell (1985) per i dettagli di calcolo e per le linee di programma per eseguirli.