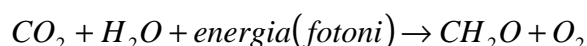
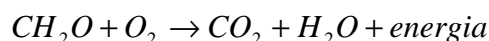


7 Modellazione della risposta di organismi all'ambiente: fotosintesi e respirazione

La fotosintesi utilizza l'energia solare per formare carboidrati secondo la seguente reazione chimica:



La respirazione è il processo inverso:



Tutte e due sono reazioni catalizzate da enzimi e quindi ci si può attendere che dipendano decisamente dalla temperatura. Infatti, l'ambiente influenza i tassi di queste reazioni attraverso la sua influenza sulla temperatura degli organismi. Inoltre, l'ambiente mette a disposizione molti dei substrati utilizzati nelle reazioni (CO_2 , H_2O , luce per la fotosintesi e O_2 per la respirazione) e quindi può esercitare un controllo attraverso la disponibilità di questi substrati.

I diversi modelli riguardanti i sistemi biologici hanno come obiettivo quello di modellare cambiamenti nella biomassa (carbonio). I processi di fotosintesi e respirazione sono responsabili per questi cambiamenti e quindi sono i processi chiave per questi modelli. Dal momento che l'ambiente giuoca un ruolo determinante nel regolare i tassi di questi processi, dobbiamo essere in grado di modellare correttamente gli effetti ambientali su fotosintesi e respirazione.

Esiste una mole di letteratura su aspetti molecolari e cellulari di fotosintesi e respirazione. Se da un lato questo lavoro ha un interesse dal punto di vista scientifico, dall'altro non è risultato molto utile nel modellare fotosintesi e respirazione delle colture. L'unico modello sulla fotosintesi con una ragionevole base biochimica, risultato valido in alcune situazioni a livello di foglia e coltura, è quello proposto da Farquhar (Kirschbaum and Farquhar, 1984). Generalmente i modelli sono empirici nella loro natura, con la forma del modello talvolta suggerita dalla biochimica. Questi modelli semiempirici sono quelli che considereremo in questo capitolo; la loro forma sarà stata suggerita dalla fisica o dalla biochimica del processo, ma saranno comunque stati derivati da dati sperimentali. Il nostro obiettivo principale sarà quello di predire la fotosintesi e la respirazioni di manti vegetali vegetali (stima di valori medi giornalieri) ma, per far questo, dovremo considerare questi processi al livello di foglia (stima di valori istantanei).

Modellazione della risposta della fotosintesi alla luce

Se irraggiamo una foglia e misuriamo il tasso di fotosintesi in situazioni nelle quali la luce sia il fattore limitante, otteniamo una risposta di tipo simile a quella di figura 7.1. Questo caratteristico tipo di risposta è stato rappresentato con diverse funzioni che includono esponenziali, iperboli rettangolari e non-rettangolari. Queste funzioni producono un incremento lineare della fotosintesi quando la luce è a livelli bassi; si ha invece una risposta di "saturazione" ad alti livelli di luce, dove ulteriori incrementi di luce non producono incrementi nella fotosintesi.

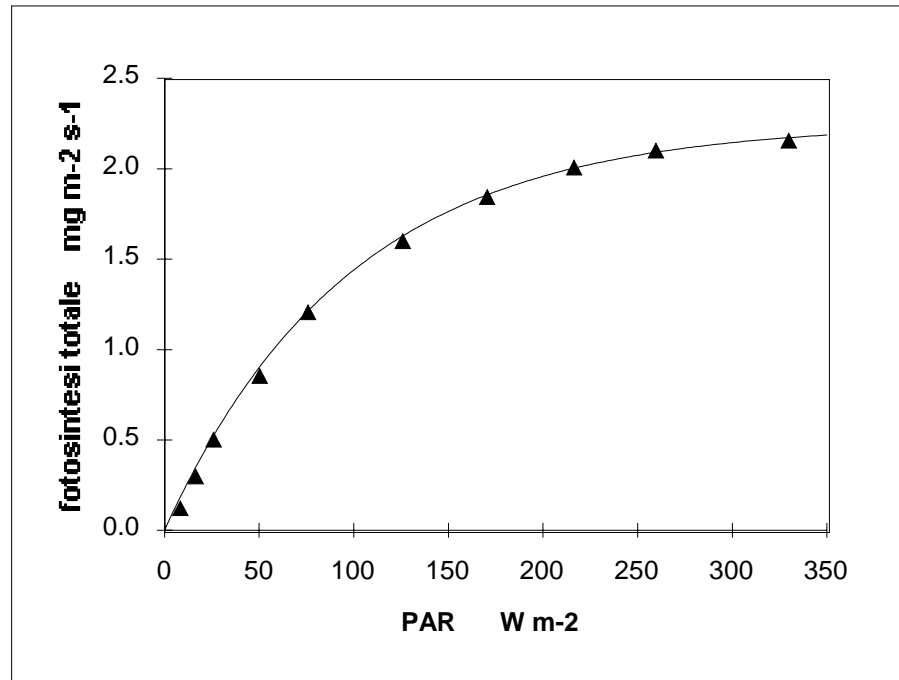


Figura 7.1 Fotosintesi in funzione del PAR incidente su foglie di *Panicum maximum* (da Johnson *et al.*, 1989. Aust. J. Plant Physiol. 16:501-516)

Per stimare la fotosintesi (o l'assimilazione) fogliare, Spitters suggerisce l'equazione:

$$A_L = A_m \left(1 - e^{-\frac{\alpha I_L}{A_m}} \right) \quad [7.1]$$

dove A_m è il tasso di assimilazione massima alla saturazione luminosa ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), I_L è la densità di flusso di PAR incidente sulla foglia L , α è l'efficienza nell'uso della luce ($\text{mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$). Spitters indica valori tipici per specie a C-3 di $1.1 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ per A_m e $10^{-2} \text{ mg J}^{-1}$ per α quando I_L è misurata in W m^{-2} (i valori stimati per interpolare i dati di figura 7.1 sono $\alpha = 2.3 * 10^{-2}$ e $A_m = 2.25$).

Un modo semplificato di rappresentare i dati di figura. 7.1 è quello proposto da Blackman, che consiste in un modello lineare discontinuo. Questo modello prevede l'assimilazione totale ("gross assimilation", A_g) come funzione lineare dell'intensità luminosa, per intensità da 0 a I_m , quest'ultima individuata come l'intensità oltre la quale non c'è ulteriore incremento ($A_g = \alpha I_L$ per $0 < I < I_m$; $A_g = A_m$ per $I \geq I_m$).

Johnson *et al.* (1989) hanno utilizzato il modello dell'iperbole non-rettangolare (NHR). La forma di questo modello è la stessa rispetto a quella del modello di Farquhar, suggerendo una base biochimica per il modello e per i parametri del modello stesso. Il modello è:

$$A_{Lg} = \frac{\alpha I_L + A_m - \sqrt{(\alpha I_L + A_m)^2 - 4\theta \alpha I_L A_m}}{2\theta} \quad [7.2]$$

dove θ è un parametro adimensionale che varia tra 0 e 1. Nella figura 7.2 l'eq. 7.1 è comparata con l'eq. 7.2 per diversi valori di θ .

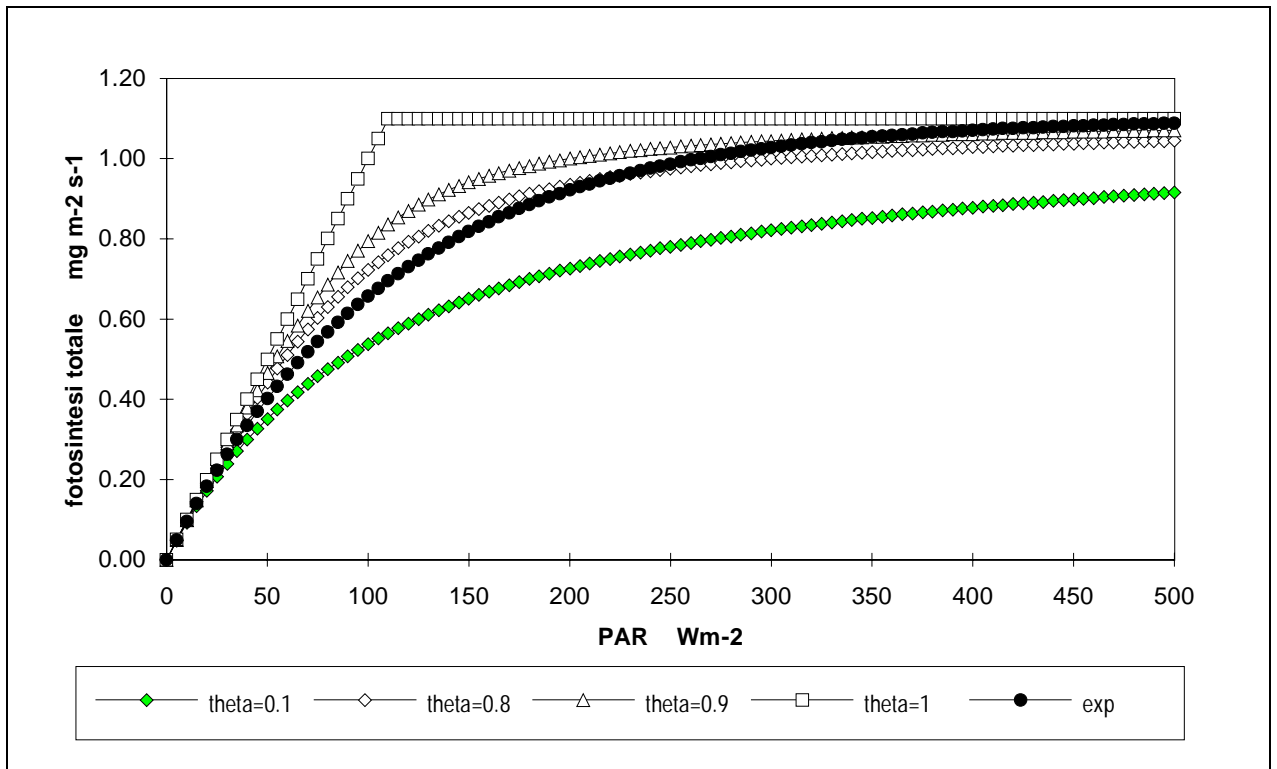


Figura 7.2 Risposta alla intensità luminosa della fotosintesi, secondo le eq. 7.1 e 7.2

Quando $\theta = 1$, si ottengono due rette, in pratica il modello di Blackman. Quando invece $\theta \cong 0$, l'equazione si riduce all'iperbole rettangolare conosciuta come equazione di Michaelis-Menten nella biochimica:

$$A_{Lg} = \frac{\alpha I_L A_m}{\alpha I_L + A_m} \quad [7.3]$$

Dalla figura 7.2 risulta chiaro come le eq.ni 7.1 e 7.2 producano risultati assai simili per valori di θ tra 0.8 e 0.9. Anche l'iperbole rettangolare può interpolare i dati abbastanza bene, ma si rilevano quasi sempre errori sistematici, che suggeriscono l'esistenza di meccanismi non noti di cui l'eq. 7.2 tiene maggiormente conto.

I parametri delle eq.ni 7.1 e 7.2 dipendono da numerosi fattori che includono la specie, l'età della foglia, fattori nutrizionali e temperatura. Attualmente dobbiamo affidarci a misurazioni dirette per determinare la maggior parte di queste relazioni di dipendenza, anche se si stanno facendo progressi nel modellarle. Per esempio, Evans (1989) ha trovato una relazione tra fotosintesi e contenuto di azoto delle foglie. Johnson *et al.*, (1989) hanno invece misurato A_m di foglie cresciute in diverse posizioni nel manto vegetale; hanno quindi suggerito che A_m diminuisce all'interno del manto vegetale secondo l'equazione:

$$A_m = A_m^0 (0.65 + 0.35e^{-KL}) \quad [7.4]$$

dove A_m^0 è il tasso di fotosintesi di foglie cresciute in piena luce, K è il coefficiente di estinzione del manto vegetale ed L è l'indice di superficie fogliare. Questa equazione fissa un massimo di fotosintesi per foglie che vivono vicine al fondo del manto vegetale in circa il 65% di quelle esposte al pieno sole.

La risposta alla temperatura della fotosintesi è uno degli effetti ambientali di maggiore importanza. Questo effetto può essere modellato riducendo il valore di A_m quando la temperatura ambientale è al di sopra o al di sotto di quella ottimale. Le funzioni per il calcolo del tempo termico sono appropriate anche se più spesso sono utilizzate formule più complesse. La funzione più flessibile suggerita è quella di Sharpe e De Michele (1977), già menzionata nel capitolo 3. Il modello ha una forte base biochimica, ma non è facile da utilizzare interpolando i dati, in quanto risulta difficile stimare i parametri. L'equazione 3.5 è più semplice da utilizzare nell'interpolare dati anche in funzione dei soli due parametri da stimare e sembra avere la flessibilità necessaria. Non ci risulta tuttavia che sia stata utilizzata per modelli di fotosintesi.

Anche i polinomi sono stati usati in alcuni studi per rappresentare la risposta della fotosintesi alla temperatura. Taylor e Sexton (1972) hanno utilizzato un polinomio di 4° grado:

$$G(T) = \frac{2(T+Q)^2(T_m+Q)^2 - (T+Q)^4}{(T_m+Q)^4} \quad [7.5]$$

dove T_m è la temperatura alla quale la fotosintesi è massima e Q è un parametro empirico. Come nell'eq. 3.5, $G(T) = 1$ quando $T = T_m$. L'eq. 7.5 non sembra interpolare le risposte alla temperatura tanto bene quanto l'eq. 3.5, che quindi appare preferibile per molte applicazioni. Quale che sia la funzione scelta, il valore di essa a temperatura T deve essere moltiplicato per A_m allo scopo di ottenere il valore di fotosintesi massima in pieno sole e alla temperatura data.

Modelli semplici d'intercettazione della luce

Un certo numero di modelli sono stati sviluppati senza ricorrere al dettaglio dei modelli appena discussi. Questi modelli sono stati derivati interpolando dati sperimentali di campo piuttosto che analizzando i dettagli dell'intercettazione della luce e della fotosintesi, ma sono altresì risultati simili nell'interpretare le interazioni tra fattori ambientali influenzanti la fotosintesi e accumulo di sostanza secca. Uno di questi modelli è stato proposto da Monteith (1977); egli osservò che, per un certo numero di colture, interpolando i dati di accumulo di sostanza secca come funzione della radiazione intercettata, ne risultava una linea retta. Monteith suggerì quindi che l'accumulo di sostanza secca poteva essere modellato come

$$\sum A_{nc} = ef \sum S_t \quad [7.6]$$

dove $\sum A_{nc}$ è l'assimilazione netta cumulata del manto vegetale, $\sum S_t$ è la radiazione totale giornaliera cumulata, e è un fattore di conversione della radiazione in sostanza secca per la coltura ed f è la frazione di radiazione totale intercettata dalla coltura. I valori massimi per e sono intorno a 1.5 g MJ⁻¹, relativi alla produzione per unità di radiazione solare totale intercettata nelle specie a C-3, valore massimo che risulta essere più elevato per le specie a C-4 e leggermente inferiore per le leguminose.

Il modello di Monteith può essere usato in ogni situazione (ma risulta scarsamente utile quando la coltura è sottoposta a stress idrico) variando opportunamente e ; risulta più utile, tuttavia, in aree umide dove nutrienti e acqua non limitano la produzione e quindi il parametro e risulta

piuttosto costante e prevedibile. Il modello è stato per esempio utilizzato con buoni risultati da Kunkel e Campbell (1987) per stimare la potenzialità produttiva di patata irrigata. Questo modello si presta bene per separare l'effetto di trattamenti e dell'ambiente in esperimenti di campo. Il valore di S_t dipende solo dall'ambiente, mentre il valore di e è caratteristico della coltura e conseguente le pratiche colturali. Il valore di f dipende parzialmente dalla coltura e parzialmente dalle pratiche colturali. Misurando la crescita della sostanza secca, la radiazione solare e la sua intercettazione durante il ciclo della coltura, si può stimare se una determinata pratica colturale altera e, f o ambedue.

Modellazione della risposta della fotosintesi alla disponibilità di CO₂

I modelli per la simulazione dell'fotosintesi fino a questo punto presentati assumono che la luce sia il solo substrato limitante la fotosintesi. L'equazione della fotosintesi presentata in apertura ci indica invece tre importanti substrati: luce, acqua e anidride carbonica. Dal momento che circa l'80% o più della pianta è costituito da acqua, non ci aspettiamo che essa costituisca un fattore limitante (questo anche se lo stress idrico può ridurre l'efficienza di alcuni enzimi attivi nella fotosintesi). La CO₂ è presente nell'atmosfera in quantità limitata (circa lo 0.03%); per essere utilizzata dalla pianta essa deve diffondersi dall'atmosfera attraverso gli stomi e nelle cellule del mesofillo dove è fissata. Tutte le limitazioni a questi processi sono implicite nelle costanti delle eq.ni 7.1 e 7.2. Le concentrazioni e le resistenze si assume si autoregolino così che la luce rimane il substrato limitante e i parametri del modello rimangono costanti.

Quando gli stomi si chiudono per controllare la perdita di acqua, i modelli basati sulla luce non sono più attendibili perché è la CO₂ il substrato che comincia a diventare limitante. Possiamo derivare un modello alternativo per questa situazione, indicando un via per correggere i modelli basati sulla luce, rendendoli quindi sostanzialmente validi per situazioni di stress idrico.

Il tasso di assimilazione netta (assimilazione totale meno la respirazione della foglia) è data da:

$$A_{Ln} = \frac{\rho_{ca} - \rho_{ci}}{r_{ca} + r_{cs}} \quad [7.7]$$

dove ρ_{ca} è la concentrazione atmosferica di CO₂ (0.6 g m⁻³), ρ_{ci} è la concentrazione nel cavità substomatiche della foglia, r_{ca} è la resistenza alla diffusione della CO₂ dell'interfaccia tessuto/atmosfera ed r_{cs} è la resistenza stomatica. La pianta può modificare sia ρ_{ci} sia r_{cs} al variare di luce e temperatura, quindi l'eq. 7.7 non ha grandi capacità previsionali nella forma esposta. L'equazione diventa però molto più utile quando ci rendiamo conto che la via per la diffusione al di fuori della foglia del vapore acqueo è la stessa utilizzata dalla CO₂ per diffondersi all'interno della foglia. La resistenza per il vapore acqueo differisce da quella per la CO₂ solo per la dimensione delle molecole; quindi $r_{ca} = 1.4 r_{va}$ e $r_{cs} = 1.6 r_{vs}$. L'equazione per la traspirazione fogliare è

$$E_t = \frac{7.4(p_{vs} - p_{va})}{(r_{va} + r_{vs})} \quad [7.8]$$

se fissiamo la media del rapporto tra le resistenze in a 1.5 e combiniamo le eq.ni 7.7 e 7.8 otteniamo

$$A_{La} = \frac{E_t(\rho_{ca} - \rho_{ci})}{11(p_{vs} - p_{va})} \quad [7.9]$$

mentre un'espressione come questa è solo per una singola foglia, una espressione simile può essere derivata per l'intera canopy (Tanner e Sinclair, 1983). Il termine non noto nell'eq. 7.9 (fare riferimento anche alla discussione su traspirazione e deficit di saturazione, cap. 5) è ρ_{ci} . Fortunatamente la pianta tende a controllare ρ_{ci} mantenendone costante il valore Wong *et al.* (1979). Questo valore è specie e probabilmente genotipo dipendente; valori tipici sono $\rho_{ci} = 0.4 \rho_{ca}$ per le specie a C-4 e $\rho_{ci} = 0.7 \rho_{ca}$ per le specie a C-3. Ciò porta al risultato

$$A_{Ln} = \frac{cE_t}{D} \quad [7.10]$$

dove c è una costante ricavata dalla concentrazione della CO_2 e dal fattore 11 dell'eq. 7.9. L'eq. 7.10 ci dice che l'assimilazione netta è funzione diretta della traspirazione e funzione inversa al deficit di saturazione dell'atmosfera. Tutto ciò è estremamente semplice, ma ha implicazioni importantissime. Per esempio ci dice che, quali che possano essere gli sforzi che saranno applicati da ingegneri genetici sul genotipo delle piante, non si riuscirà ad ottenere una pianta che produca sostanza secca senza usare acqua. L'eq. 7.10 ci dice inoltre che se riusciamo a modellare la traspirazione, potendo stimare il deficit giornaliero di saturazione dell'aria, possiamo stimare la produzione. Infine, questa equazione ci dice che se uno stress idrico riduce la traspirazione del 10%, anche la produzione di sostanza secca sarà ridotta del 10%. Quest'ultima osservazione definisce infine il meccanismo necessario per completare equazioni sulla fotosintesi basate sulla radiazione solare aggiungendo l'effetto dello stress idrico. Nel capitolo 4 abbiamo visto come modellare il rapporto E_t / E_{pt} (rapporto tra traspirazione effettiva e potenziale). L'assimilazione effettiva, considerando lo stress idrico, può essere modellata come assimilazione potenziale, dalle eq.ni 7.1 o 7.2 moltiplicate per E_t / E_{pt} . E' opportuno puntualizzare che D dovrebbe essere la differenza in densità di vapore tra le foglie e l'atmosfera. Se la temperatura della foglia è la stessa di quella dell'atmosfera, D è uguale al deficit di saturazione dell'atmosfera. Dato che spesso non conosciamo la temperatura delle foglie, spesso assumiamo che abbiano la stessa temperatura dell'aria; dobbiamo però tener ben presente che questo non è sempre vero.

Modellazione della respirazione

L'approccio usuale nel modellare la respirazione nei sistemi biologici è quello di assumere che la respirazione è la somma di una componente data dalla crescita o dall'incremento della biomassa, e da una componente che è il mantenimento della biomassa esistente. Per animali e insetti individuamo un ulteriore componente che deriva dal movimento o dal lavoro. Possiamo tentare una prima schematizzazione del riparto degli assimilati in fig. 7.3.

Anche se non è menzionata specificamente, i modelli tengono conto della respirazione in quanto la includono implicitamente. Per esempio, se facciamo riferimento all'equazione 7.6, la respirazione incide sul termine e rendendo il suo valore più basso.

Nel caso più semplice, dove includiamo in un unico termine la respirazione dovuta alla crescita di tutti gli organi di una pianta, possiamo scrivere:

$$R = (1 - y)A_g + \beta B \quad [7.11]$$

dove R è il tasso di respirazione ($mg\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$), y è la produzione, A_g è l'assimilazione totale della coltura, B è l'equivalente in CO_2 della biomassa della coltura, e β è il tasso di respirazione

di mantenimento (s^{-1}). Per rendere comprensibile l'eq. 7.11, dobbiamo discuterne i termini in dettaglio. La produzione, y , è un termine adimensionale che rappresenta la frazione di assimilati che è fissato in biomassa. Il valore di y dipende decisamente dal tipo di biomassa prodotta; Penning de Vries (1975) riporta valori di y variabili tra 0.83 per la produzione di carboidrati a 0.33 per la produzione di grassi. Nelle colture, valori tipici per foglie, steli, radici ecc. sono intorno a 0.75. Per organi ricchi di proteine, come ad esempio la granella di soia, il valore scende a 0.6; questo valore è anche usato per l'attività microbica. Dal momento che gli assimilati non fissati come biomassa sono respirati come CO_2 , l'eq. 7.11 calcola la respirazione come $1-y$ volte gli assimilati disponibili. La produzione non ha dipendenza dalla temperatura, ma la fotosintesi è regolata dalla temperatura, quindi la respirazione durante la crescita ha la stessa dipendenza generale dalla temperatura che ha l'assimilazione.

Sia gli assimilati disponibili, A_g , sia la biomassa, B , sono espressi in massa equivalente di CO_2 per cui R è espressa come densità di flusso di CO_2 . CH_2O ha un peso molecolare di 30 mentre la CO_2 ha un peso di 44; per convertire la biomassa (sostanza secca) in equivalenti di CO_2 moltiplichiamo quindi per $44/30$.

Un valore tipico del tasso di respirazione di mantenimento, β , è $0.015 \text{ giorni}^{-1}$ o $1.7 \times 10^{-7} \text{ s}^{-1}$, il che indica come circa l'1.5% della biomassa è utilizzata ogni giorno per il mantenimento. Questo costo dipende dal tipo di organo, essendo più basso per gli steli e per i tessuti a basso metabolismo, e più alto per quei tessuti come le foglie dove può esserci un alto tasso di sintesi proteica. La risposta alla temperatura della respirazione di mantenimento è simile a quella dell'assimilazione, quindi le eq.ni 2.7 o 7.5 possono essere utilizzate per rendere β funzione della temperatura. Alcuni modelli hanno una condizione che pone $\beta = 0$ quando gli assimilati disponibili sono uguali a 0.

L'eq. 7.11, utilizzata per l'intera pianta, può essere utilizzata per differenti tessuti della pianta, cui corrispondono tassi di crescita e respirazione diversificati. In questo caso dovranno essere conosciuti y e β per ogni tessuto. Questo è possibile solo in quei modelli dettagliati per coltura dove è calcolata la suddivisione degli assimilati tra foglie, radici, semi ecc. e viene quindi tenuta traccia della biomassa per ognuno degli organi.

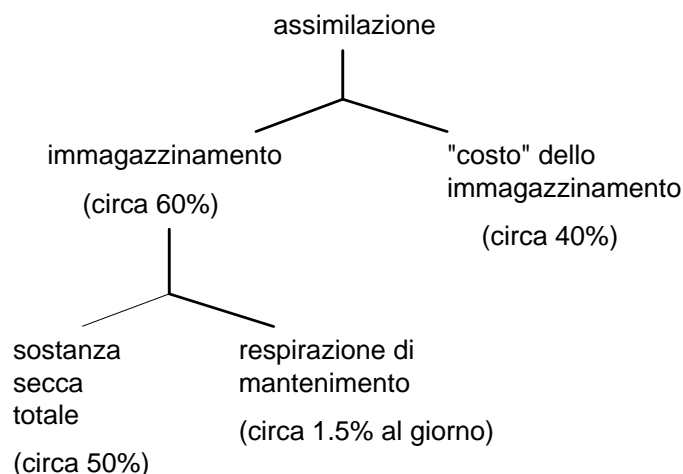


Figura 7.3 Riparto degli assimilati tra sostanza secca e respirazione