

FRANZ-W. BADECK*, FULVIA RIZZA*, ELISABETTA MAZZUCOTELLI*,
CATERINA MARÉ*, FRANCO MIGLIETTA**, ALESSANDRO ZALDEI**,
LUIGI CATTIVELLI*

Il ruolo centrale del cloroplasto nella risposta della produzione vegetale all'incremento della CO₂ atmosferica

La concentrazione atmosferica di anidride carbonica (CO₂) è in continuo aumento a causa dell'utilizzo dei carburanti fossili, delle emissioni prodotte dalle attività industriali e dei cambiamenti nell'utilizzo del suolo.

Le misure effettuate presso la stazione di Mauna Loa (Hawaii) dimostrano che la concentrazione di CO₂ dell'atmosfera era inferiore a 320 ppm (parti per milione) nel 1958, anno di inizio delle misure ed è arrivata a 393 ppm nel 2011 (fig. 1). In confronto alla variazione naturale osservata nel corso dei cicli glaciale/interglaciale dove si verificavano oscillazioni fra 180 e 280 ppm, gli effetti di deforestazione e industrializzazione hanno condotto a un livello di CO₂ atmosferica fuori dalla gamma di valori preponderanti nel corso dell'evoluzione dell'uomo moderno e delle civiltà umane. Ulteriori incrementi della CO₂ atmosferica sono previsti per il ventunesimo secolo a causa del continuo utilizzo di carburanti fossili e raggiungeranno una concentrazione stimata intorno a 550 ppm a metà del secolo (IPCC, 2000).

Da una parte l'aumento della CO₂ atmosferica è una delle maggiori cause dell'attuale riscaldamento globale antropogenico (IPCC, 2007) e per questo rappresenta una delle principali preoccupazioni rispetto ai cambiamenti globali. D'altra parte, però, la CO₂ atmosferica è la fonte principale di carbonio organico contenuto negli esseri viventi. Attraverso il processo di fotosintesi il carbonio della CO₂ viene catturato, ridotto e assimilato in biomolecole nelle piante. Nella maggior parte delle specie vegetali (piante C3) l'enzima RuBisCO (Ribuloso Bisfosfato Carbossilasi/Ossigenasi), che catalizza la carboss-

* *Consiglio per la Ricerca e la sperimentazione in Agricoltura, Centro per la Genomica e Postgenomica animale e vegetale (CRA-GPG), Fiorenzuola d'Arda (PC)*

** *Consiglio Nazionale delle Ricerche, Istituto di Biometeorologia (CNR-Ibimet), Firenze*

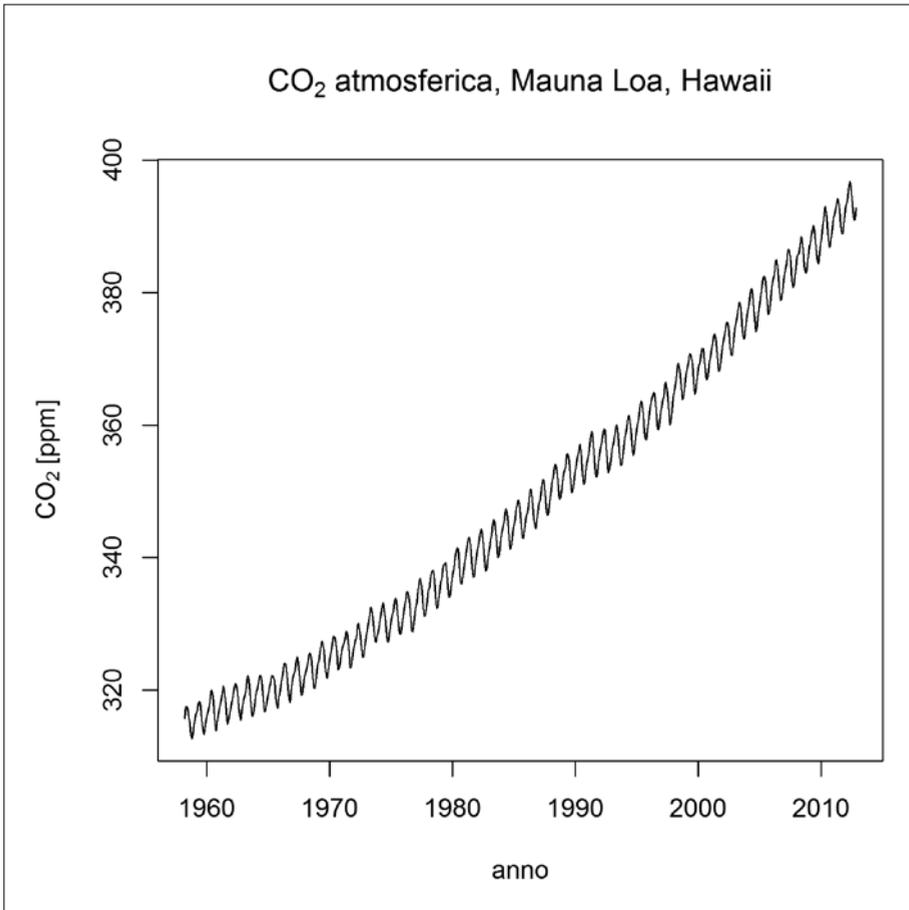


Fig. 1 Concentrazione della CO₂ atmosferica misurata a Mauna Loa (Hawaii), stazione di riferimento caratterizzata da masse d'aria rappresentative per l'emisfero Nord (per informazioni ulteriori vedi Keeling et al., 1995). I dati sono pubblicamente disponibili sul sito: http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/#mlo_data

silazione di un zucchero C5 con la CO₂, lavora a concentrazioni che sono sub-saturanti di CO₂ alla concentrazione atmosferica attuale. Di conseguenza l'aumento storico della CO₂ atmosferica come pure l'ulteriore aumento previsto nelle prossime decadi portano in sé il potenziale per un'assimilazione superiore di carbonio tramite la fotosintesi nelle piante C3 (fig. 2).

Infatti, molti studi relativi agli effetti dell'aumento di CO₂ su fotosintesi e crescita delle piante C3 hanno dimostrato una stimolazione della produzione fotosintetica e successivamente della crescita (vedi review di Ainsworth &

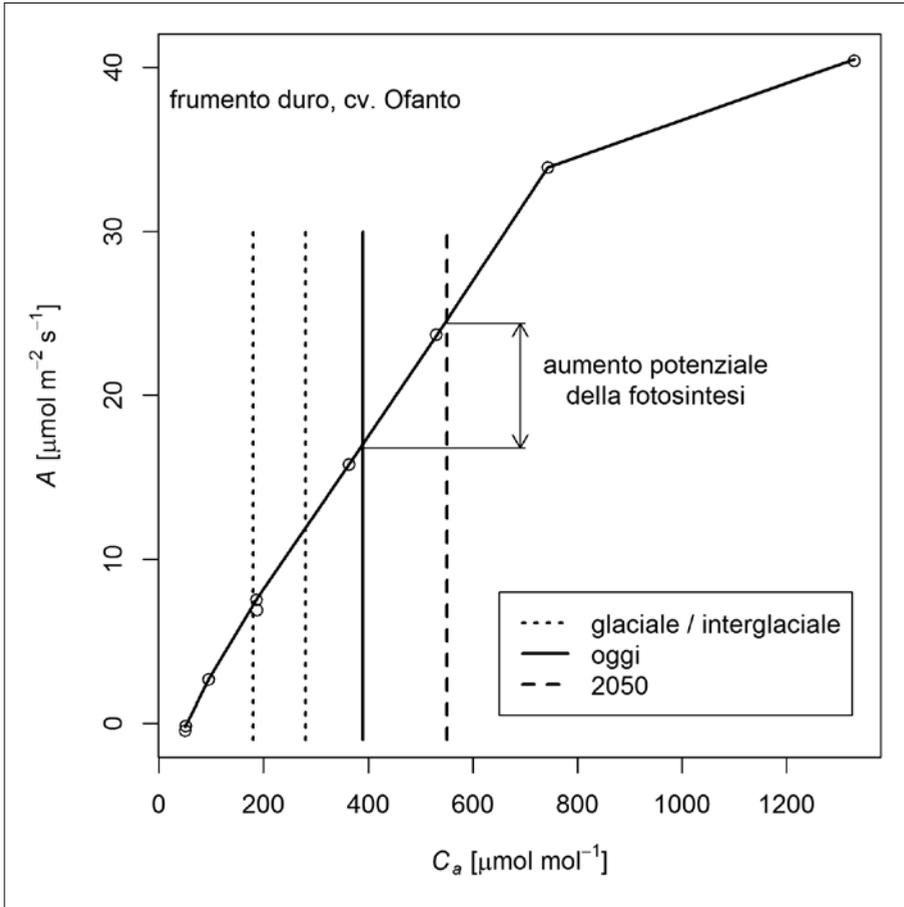


Fig. 2 Risposta della fotosintesi nella varietà Ofanto a CO₂ ambiente, misurata a 24 °C (temperatura fogliare) e flusso di fotoni fotosinteticamente attivi pari a 1500 mmol m⁻² s⁻¹. Le linee verticali segnalano la concentrazione della CO₂ atmosferica attuale (tratto continuo) e quella prevista per la metà del secolo (linea tratteggiata). Le linee punteggiate indicano il range delle concentrazioni della CO₂ atmosferica nel corso dei cicli glaciale/interglaciale prima dell'inizio dell'industrializzazione. La freccia indica l'aumento potenziale della fotosintesi, i.e. in assenza della messa in atto da parte delle piante di processi di acclimatazione a una modificata concentrazione della CO₂ ambiente

Long, 2005). Per le piante coltivate, lo stimolo alla crescita si traduce frequentemente anche in un aumento della resa produttiva (tab. 1). Tuttavia, spesso, il pieno potenziale di questa stimolazione dei processi di assimilazione e crescita atteso sulla base della cinetica della RuBisCO non si realizza completamente a causa di una riduzione della capacità fotosintetica di piante

SPECIE	DF	EFFETTO MEDIO	LIMITE DI CONFIDENZA	
			INFERIORE	SUPERIORE
Frumento tenero	4	1.144	0.984	1.331
Sorgo	11	1.048	0.970	1.132
Cotone	6	1.422	1.237	1.636
Riso	5	1.104	0.936	1.302

Tab. 1 Risultati di una meta-analisi degli effetti dell'aumento della CO_2 atmosferica sulla resa produttiva di specie coltivate (rapporto fra resa nel trattamento ad alta CO_2 rispetto alla resa in CO_2 ambiente) studiate in sperimentazioni FACE (Free Air Carbon dioxide Enrichment, arricchimento di CO_2 dell'aria aperta) con CO_2 elevata » CO_2 ambiente + 200 ppm (Ainsworth & Long, 2005)

cresciute a CO_2 elevata (meccanismo chiamato sottoregolazione della fotosintesi o acclimatamento verso il basso). Sono state identificate interazioni degli effetti dell'incremento di CO_2 con la disponibilità di nutrienti e l'efficienza nell'utilizzo d'acqua (vedi review di Leakey et al., 2009). Quindi, se l'aumento della resa produttiva è considerato un fattore che contrasterebbe gli effetti negativi del riscaldamento globale nelle prossime decadi, c'è ancora una considerevole incertezza riguardo la dimensione di questa stimolazione della produzione vegetale (Lobell & Gourdji, 2012).

La stimolazione dell'assimilazione fotosintetica di carbonio è l'effetto diretto principale dell'aumento della CO_2 atmosferica. Alcuni studi dimostrano anche un effetto diretto sulla respirazione (Griffin et al., 1999). Tuttavia le indicazioni rispetto a questo secondo effetto potenziale diretto della CO_2 sono ancora contraddittorie, mentre è evidente l'effetto diretto principale sull'assimilazione fotosintetica. In questo senso il cloroplasto e la fotosintesi si evidenziano come sito centrale dell'interazione delle piante con la concentrazione di CO_2 nell'atmosfera dell'ambiente circostante. Al di là di questo effetto diretto sono stati documentati molti effetti indiretti relativi all'allocazione della biomassa, la composizione biochimica degli organi, il metabolismo secondario (Ainsworth & Long, 2005). La maggior parte di questi sono effetti secondari dovuti a varie interazioni della aumentata quantità di assimilati con i programmi che le piante mettono in atto per il bilanciamento di questi nell'utilizzo di risorse, risposta agli stress e strategie d'allocazione conducendo a variazioni nell'accumulo di biomassa e nell'allocazione a organi, processi di difesa e essudazione. A valle dei cambiamenti nel rapporto domanda/offerta dei carboidrati in piante cresciute a CO_2 elevata ulteriori cambiamenti nel metabolismo causano variazioni nella composizione chimica della biomassa e più specificamente nella qualità degli organi raccolti (vedi review di Taub et al., 2008).

MISURATO SU	NUMERO DI OSSERVAZIONI	EFFETTO MEDIO	LIMITE DI CONFIDENZA INFERIORE	LIMITE DI CONFIDENZA SUPERIORE
granella	87	0.890	0.867	0.913
farina	28	0.94	0.918	0.959

Tab. 2 *Meta-analisi della risposta del contenuto proteico del seme (rapporto fra contenuto nel trattamento ad alta CO₂ rispetto al contenuto in CO₂ ambiente) del frumento tenero a un aumento della CO₂ atmosferica. Le concentrazioni di CO₂ utilizzate variavano tra 315 e 400 ppm nei trattamenti a CO₂ ambiente e tra 540 e 958 ppm nei trattamenti a CO₂ elevata. I dati si riferiscono a sperimentazioni in diversi sistemi sperimentali: FACE, camere di crescita e serre (Taub et al., 2008)*

Per quanto riguarda il frumento duro, la risposta all'aumento della CO₂ atmosferica è ancora poco conosciuta. È importante caratterizzare la risposta di questa specie a questo fattore principale dei cambiamenti globali perché il grano duro è una delle maggiori specie coltivate nel bacino Mediterraneo per numerosi diversi usi (pasta, cous cous, tabulé, pane, pizza, dolci) con un'alta rilevanza economica. È necessario valutare la variabilità genetica della risposta all'aumento della CO₂ atmosferica al fine di identificare i genotipi più promettenti per la selezione di nuove varietà in grado di sfruttare in modo ottimale gli aumentati livelli di CO₂ atmosferica. A questo scopo un esperimento a pieno campo è attualmente in corso nei campi sperimentali del CRA-GPG di Fiorenzuola d'Arda applicando la tecnica FACE (Free Air Carbon dioxide Enrichment) con l'obiettivo di studiare gli effetti dell'aumento della CO₂ atmosferica su crescita, resa e qualità della granella del grano duro (<http://centrodigenomica.entecra.it/research/durumFACE>).

Dieci varietà di grano duro (*Triticum durum*) con caratteri qualitativi contrastanti sono state selezionate per questa sperimentazione (Anco Marzio, Aureo, Cappelli, Ciccio, Claudio, Creso, Ofanto, Saragolla, Simeto, Svevo). Inoltre sono state introdotte nell'esperimento due linee (RIL11 and RIL28) selezionate presso il centro CRA-CER (Centro di Ricerca per la cerealicoltura) di Foggia della popolazione ricombinante derivata dall'incrocio Ofanto x Cappelli, contrastanti per l'efficienza dell'utilizzo d'acqua.

I sistemi FACE sono la migliore tecnica attualmente disponibile per lo studio delle risposte di piante coltivate all'aumento della CO₂ atmosferica in condizioni di pieno campo (Hendrey & Miglietta, 2006). La più recente generazione di sistemi FACE è stata sviluppata dal CNR-IBIMET (<http://www.biosphere.ibimet.cnr.it>) e utilizzata per esporre le piante a 570 ppm di CO₂. L'anidride carbonica viene rilasciata tramite getti di CO₂ a velocità ultra-sonica da tubi installati in recinti ottagonali. Le unità sperimentali sono parcelle di 2.2 x 1.36 m. Il trattamento FACE viene applicato a 4 ottagonali inscritti in

cerchi di 14 m di diametro. Questi 4 sistemi FACE come i 4 sistemi controllo a CO₂ ambiente contengono ciascuno due parcelle replicate per ognuno dei 12 genotipi. La fumigazione con CO₂ viene effettuata dall'alba al tramonto quando i campi non sono coperti di neve. Nella prova allestita in campo nel corso della stagione 2011-2012 la fumigazione è iniziata il 15 novembre 2011, 27 giorni dopo la semina (DAS) e proseguita fino a completamento della senescenza fogliare.

La fotosintesi a luce saturante misurata nel periodo da 190 a 203 DAS a concentrazione di CO₂ identica alla concentrazione nella quale sono cresciute le piante, i.e. ambiente negli ottagoni di controllo e 570 ppm negli ottagoni FACE, dimostra una notevole variabilità genetica per i 12 genotipi di frumento duro (fig. 3). Alcuni genotipi come le due RIL e Claudio assimilano approssimativamente la stessa quantità di carbonio nei due ambienti indicando che il processo fotosintetico si è fortemente acclimatato verso una capacità fotosintetica più bassa durante la crescita a CO₂ elevata. Per altri sette genotipi l'assimilazione ha registrato incrementi fra ca. 10 e 20 per cento, cioè si è verificato un acclimatemento parziale, mentre Saragolla e Simeto assimilano a tassi vicino alla risposta potenziale attesa in base alla risposta istantanea misurata nelle piante cresciute in un'atmosfera a CO₂ ambiente (fig. 2). La fotosintesi a CO₂ elevata procede a conduttanza stomatica (medie dei genotipi fra 0.17 e 0.34 mol m⁻² s⁻¹) più bassa che a CO₂ ambiente (medie fra 0.31 e 0.41 mol m⁻² s⁻¹). Il rapporto assimilazione fotosintetica a CO₂ elevata / CO₂ ambiente è altamente correlato con il rapporto della concentrazione CO₂ elevata / CO₂ ambiente ($r = 0.934$). L'assimilazione elevata associata a conduttanza stomatica ridotta conduce a un incremento dell'efficienza nell'uso d'acqua (definita come assimilazione/traspirazione) da +30.3 a +59.8%.

Questi risultati indicano un'ampia variabilità genetica nella risposta della fotosintesi all'aumento di anidride carbonica nell'atmosfera. Inoltre sono paragonabili con la gamma dei risultati sintetizzati con la meta-analisi di Ainsworth & Long (2005) in cui è riportato un aumento medio della fotosintesi a luce saturante del 36.3 % per cinque specie graminacee C3 studiate in tre esperimenti FACE, accompagnato da una riduzione media della conduttanza stomatica del 22.2 % (6 specie) e un aumento dell'efficienza dell'uso d'acqua di 25.8% (3 specie). Per i genotipi di grano duro che hanno mostrato un acclimatemento ridotto si è evidenziata una risposta vicina alle medie trovate con questa meta-analisi. Invece quelli con acclimatemento più accentuato presentano un'assimilazione più invariata, conduttanza stomatica più ridotta e un incremento nell'efficienza d'uso d'acqua più elevato.

Questi risultati ottenuti con l'analisi della fotosintesi nell'epoca della

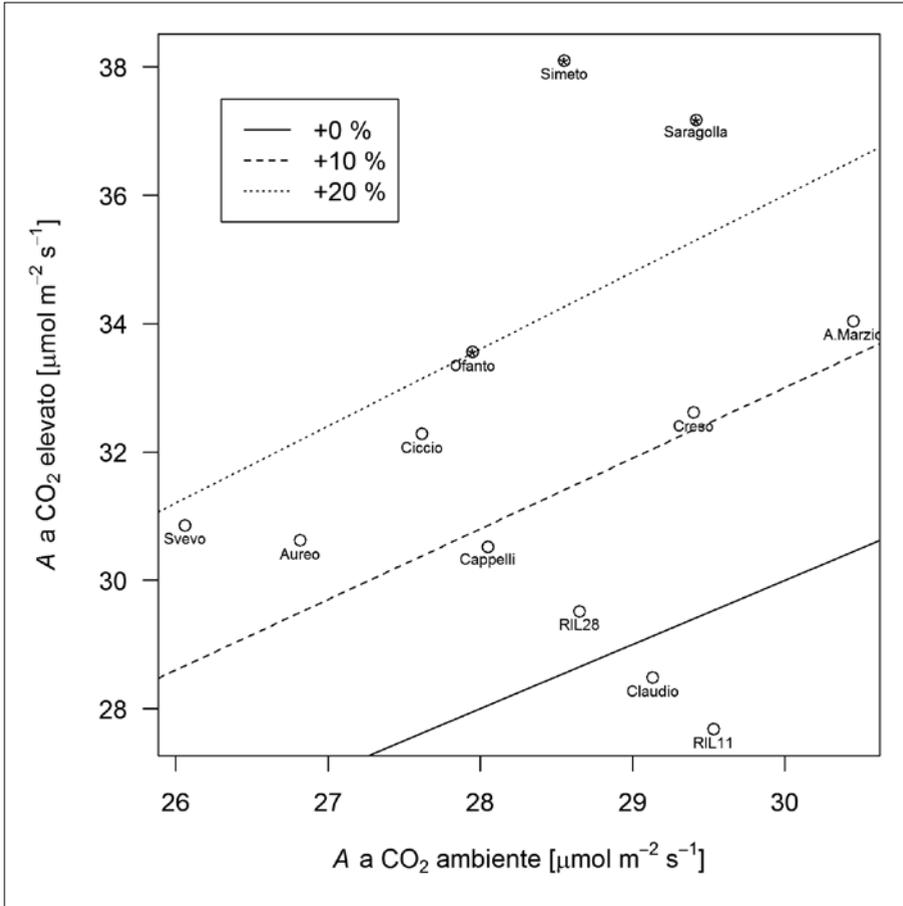


Fig. 3 Fotosintesi della foglia bandiera misurata a luce saturante in epoca di spigatura fra 190 e 203 giorni dopo la semina (26 aprile a 9 maggio)

spigatura dimostrano l'alta variabilità genetica in una finestra di tempo di sviluppo ben preciso. Fino a questa fase fenologica lo sviluppo delle piante a CO₂ elevata aveva permesso una chiusura della copertura vegetale più rapida, un assorbimento della luce fotosinteticamente attiva più elevata (evidenziate con misure di riflettanza spettrale e analisi di fotografie digitale, Badeck et al., 2012), un'altezza maggiore e foglie più grandi delle piante cresciute a CO₂ elevata. Complessivamente questi risultati dimostrano che tutti i genotipi di grano duro hanno prodotto nel trattamento a CO₂ elevata una quantità maggiore di biomassa nella fase vegetativa dello sviluppo. L'incremento dell'assimilazione fotosintetica è evidentemente combinato con strategie d'allocatione variabili che conducono a un acclimatamento

della fotosintesi più o meno accentuato nelle diverse fasi di sviluppo. La produzione finale di biomassa e la resa produttiva dei 12 genotipi studiati con la sperimentazione FACE saranno analizzate in ulteriori lavori. La qualità e la metabolomica della granella saranno analizzati al CRA-CER di Foggia e all'ENEA di Roma, entrambi partner nel progetto DuCO. Inoltre, presso il centro CRA-GPG sarà eseguita l'analisi trascrittomica di campioni di foglie bandiera per alcune varietà selezionate.

CONCLUSIONI

- 1) In frumento duro l'aumento della fotosintesi in condizioni di elevata CO₂ e luce saturante è risultato paragonabile a quello di altre specie coltivate.
- 2) Esiste una diversità genetica notevole nella risposta alla CO₂ dei processi fisiologici (fotosintesi a luce saturante, conduttanza stomatica, efficienza nell'uso dell'acqua).
- 3) I risultati preliminari relativi alla crescita indicano un maggiore accumulo di biomassa, anch'esso con diversità genetica notevole che può essere sfruttata per la selezione di varietà del futuro.
- 4) Il dispositivo FACE come attualmente installato a Fiorenzuola rappresenta una infrastruttura ottimale e si presta a essere sfruttato per ulteriori sperimentazioni nel prossimo futuro.
- 5) La notevole superficie investita attualmente nella sperimentazione FACE a Fiorenzuola d'Arda fornisce opportunità per collaborazioni con altri gruppi di ricerca su molti aspetti della risposta dell'ecosistema di grano duro coltivato a elevata CO₂ atmosferica. Attualmente sono in atto collaborazioni con altri gruppi di ricerca per lo studio della risposta degli organismi nella rizosfera e dell'origine di carbonio nei fitoliti utilizzando campioni prelevati nell'esperimento FACE.

RINGRAZIAMENTI

Ringraziamo la "Fondazione in rete per la ricerca agroalimentare" per il finanziamento del progetto DuCO (Durum wheat adaptation to global change: effect of elevated CO₂ on yield and quality traits) nell'ambito del programma AGER: agroalimentare e ricerca (<http://www.progettoager.it>). Ringraziamo i numerosi colleghi del CRA-GPG e del CNR-IBIMET che hanno contribuito con le rispettive competenze alla pianificazione, alla costruzione e al

mantenimento della sperimentazione FACE. Un particolare ringraziamento a Antonio Michele Stanca per l'incoraggiamento e i suoi preziosi suggerimenti.

RIASSUNTO

L'aumento continuo della concentrazione di anidride carbonica (CO₂) nell'atmosfera è un aspetto principale dei cambiamenti globali antropogenici attualmente in corso. Le future rese produttive in agricoltura dipenderanno dai cambiamenti del clima ma anche dalla stimolazione della fotosintesi che rappresenta il principale effetto diretto degli aumentati livelli di della CO₂ atmosferica sulle piante. La risposta del frumento duro all'aumento della CO₂ atmosferica non è ancora ben conosciuta allo stato attuale e necessita di essere analizzata allo scopo di selezionare varietà idonee alle condizioni atmosferiche attese per la metà del 21° secolo. In questo lavoro riportiamo i risultati relativi alla risposta della fotosintesi fogliare in 12 genotipi di frumento duro studiati in un esperimento FACE (Free Air Carbon Dioxide Enrichment – arricchimento in CO₂ dell'aria aperta). Le risposte ottenute rientrano nella gamma dei risultati già riportati in letteratura per il frumento tenero e dimostrano una variabilità genetica elevata suggerendo una buona base per la selezione di varietà capaci di adattarsi alle condizioni atmosferiche previste per il futuro.

ABSTRACT

The continuously rising atmospheric CO₂ content is a major element of the ongoing anthropogenic global changes. Future agricultural yields depend on the changing physical climate but also on the stimulation of photosynthesis by elevated levels of atmospheric CO₂ the main direct effect of CO₂ on plants. The response of durum wheat to increasing atmospheric CO₂ is currently not well known and needs to be characterised for the purpose of selection of varieties well suited for the atmospheric conditions expected for Mid-21st Century. We report on the leaf photosynthetic response of 12 durum wheat genotypes studied with a FACE (Free Air Carbon Dioxide Enrichment) experiment. It was in the range of responses previously found for soft wheat and showed a high genetic variability suggesting a good basis for selection of well adapted varieties.

REFERENZE

- AINSWORTH E.A., LONG S.P. (2005): *What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂*, «New Phytologist», 165, pp. 351-371.
- BADECK F.-W., RIZZA F., MARÉ C., CATTIVELLI L., ZALDEI A., MIGLIETTA F. (2012): *Durum wheat growth under elevated CO₂: first results of a FACE experiment*, in VENTURA F., PIERI L. eds., Atti del XV convegno nazionale di agrometeorologia. Nuovi scenari agro

- ambientali: fenologia, produzioni agrarie ed avversità, Palermo, 5-6-7 giugno 2012, Patron editore, Bologna, pp. 15-16.
- GRIFFIN K.L., SIMS D.A., SEEMANN J.R. (1999): *Altered night-time CO₂ concentration affects the growth, physiology and biochemistry of soybean*, «Plant Cell And Environment», 22, pp. 91-99.
- HENDREY G.R., MIGLIETTA F. (2006): *FACE Technology: Past, Present, and Future*, in *Managed Ecosystems and CO₂ Case Studies, Processes, and Perspectives* (eds S.P.L. J. Nosberger, R.I. Norby, M. Stitt, G.R. Hendrey, H. Blum), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 15-43.
- IPCC (2000): *Special Report on Emissions Scenarios: A special report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Nakićenović, N. & Swart, R., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 599 pp.
- IPCC (2007): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.
- KEELING C.D., WHORF T.P., WAHLEN M., VAN DER PFLICHT J. (1995): *Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980*, «Nature», 375, pp. 666-670.
- LEAKEY A.D.B., AINSWORTH E.A., BERNACCHI C.I., ROGERS A., LONG S.P., ORT D.R. (2009): *Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE*, «Journal of Experimental Botany», 60, pp. 2859-2876.
- LOBELL D.B., GOURDJI S.M. (2012): *The Influence of Climate Change on Global Crop Productivity*, «Plant Physiology», 160, pp. 1686-1697.
- TAUB D.R., MILLER B., ALLEN H. (2008): *Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: a meta-analysis*, «Global Change Biology», 14, pp. 565-575.

Finito di stampare in Firenze
presso la tipografia editrice Polistampa
nel luglio 2013