



Consiglio Nazionale delle Ricerche
Istituto di Biologia Agroambientale e Forestale

Porano, 10 marzo 2004

Ministero delle Politiche Agricole e Forestali

PROGETTO 'CLIMAGRI'

Sottoprogetto 3

Titolo della Ricerca 3.5:

**Impatto del cambiamento climatico sui sistemi agricoli:
ricerca di indicatori di tolleranza alla siccità**

Responsabile della ricerca: Dr. Enrico Brugnoli

RELAZIONE DELLE ATTIVITA' SVOLTE

Consuntivo del secondo anno di attività

Come già evidenziato nelle precedenti relazioni, l'obiettivo principale di questo progetto di ricerca consiste nello studio e nell'individuazione di indicatori di tolleranza a stress ambientali, con particolare riferimento alla siccità ed alle elevate temperature, al fine di prevedere gli effetti dei mutamenti climatici causati dall'aumento di gas serra sulla produttività agricola. Negli ultimi anni, infatti, la carenza idrica associata ad elevate temperature è divenuta uno dei più importanti fattori limitanti le produzioni agrarie su scala mondiale.

Tra gli indicatori di tolleranza/resistenza alla siccità, gli isotopi stabili del carbonio e dell'ossigeno offrono il vantaggio di essere basati su risposte fisiologiche e consentono la classificazione delle specie e dei genotipi in base alla loro efficienza d'uso idrico e produttività.

La composizione in isotopi stabili del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$) viene misurata mediante spettrometri di massa come deviazione dall'unità del rapporto delle abbondanze isotopiche ($R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$) del campione (R_p) rispetto a quello di uno standard internazionale (VPDB, R_{VPDB}),

$$\delta^{13}\text{C} = R_p/R_{\text{VPDB}} - 1 \quad (1)$$

Le piante, durante la fotosintesi, fissano preferibilmente $^{12}\text{CO}_2$ rispetto a $^{13}\text{CO}_2$ e, pertanto, i prodotti fotosintetici risultanti sono isotopicamente più leggeri rispetto alla CO_2 atmosferica. Questo processo è denominato discriminazione isotopica che viene definita come

$$\Delta = \frac{\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p}{1 + \delta^{13}\text{C}_p} \quad (2)$$

ove $\delta^{13}\text{C}_a$ indica la composizione isotopica della CO_2 atmosferica e $\delta^{13}\text{C}_p$ quella delle piante.

Nelle specie a metabolismo C_3 , il processo di discriminazione isotopica (Δ) avviene in due fasi principali, ovvero durante la diffusione di CO_2 dall'atmosfera fino ai cloroplasti (*a*) e durante la carbossilazione enzimatica (*b*) e può essere descritta dall'equazione

$$\Delta = a + (b-a) p_i/p_a \quad (3)$$

che evidenzia la relazione lineare esistente tra discriminazione isotopica e rapporto delle pressioni parziali di CO_2 intercellulare e atmosferica (p_i/p_a) (Farquhar et al., 1982, Aust. J. Plant Phys. 9: 121-137). Pertanto Δ è dipendente dalla capacità fotosintetica e dal grado di apertura stomatica. L'analisi della discriminazione isotopica del carbonio consente, quindi, di valutare il contributo relativo delle limitazioni stomatiche e biochimiche alla fotosintesi e gli effetti esercitati da stress ambientali sulla produttività delle piante. Tramite l'analisi di Δ è possibile ottenere una stima dell'efficienza d'uso idrico (WUE), poiché questa è inversamente correlata al rapporto p_i/p_a come indicato dalla equazione

$$\text{WUE} = p_a(1-p_i/p_a)/1.6 \text{ VPD} \quad (4)$$

Combinando le equazioni (3) e (4) si ottiene una relazione inversa tra Δ e WUE che può essere utilizzata per studiare le interazioni pianta-ambiente e per individuare genotipi tolleranti/resistenti alla carenza idrica (per una review si veda Brugnoli & Farquhar, 2000). Il vantaggio di questa metodologia è che la stima di WUE può essere effettuata precocemente comparando specie e genotipi all'interno di una stessa specie. La WUE è una componente importante della tolleranza/resistenza alla siccità.

Gli isotopi dell'ossigeno ($\delta^{18}\text{O}$) sono considerati importanti traccianti per i cicli biogeochimici e vengono largamente utilizzati in ecofisiologia vegetale ed ecologia, nello studio della resistenza a stress e degli effetti dei cambiamenti climatici. Nelle foglie l'acqua subisce un arricchimento in ^{18}O a causa della traspirazione che favorisce ^{16}O come descritto da Farquhar et al. (1998, in Stable Isotopes, H. Griffiths (Ed.), BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp. 27-62). Questo arricchimento in ^{18}O dell'acqua ai siti di evaporazione ($\Delta^{18}\text{O}_e$) è descritto dalla equazione di Craig-Gordon (Craig and Gordon 1965) come modificata da Farquhar et al. (1989) per i siti di evaporazione:

$$\Delta^{18}O_e = \varepsilon^* + \varepsilon_k + (\Delta_V - \varepsilon_k) \cdot \frac{e_a}{e_i} \quad (5)$$

ove ε^* è la diminuzione proporzionale della pressione di vapore di equilibrio da parte della molecola pesante rispetto a $H_2^{16}O$, ε_k è il fattore di discriminazione cinetica associato alla differente diffusività in aria di $H_2^{16}O$ e $H_2^{18}O$, Δ_V è la composizione isotopica del vapor d'acqua in aria rispetto alla sorgente idrica ($\delta^{18}O_V - \delta^{18}O_s$) ed e_a/e_i è il rapporto delle pressioni parziali di vapore atmosferica e intercellulare, rispettivamente. L' Eq. (5) tende a soprastimare l'arricchimento in ^{18}O poiché non tiene conto della retrodiffusione di acqua arricchita in ^{18}O dai siti evaporativi in contrapposizione alla convezione di acqua non arricchita proveniente dalle radici per via xilematica (effetto Péclet). Il rapporto tra convezione e diffusione è espresso dal numero adimensionale di Péclet (\wp) che dipende in maniera lineare dalla velocità di traspirazione (E), dalla distanza dai siti evaporativi (l) e non-lineare dalla densità dell'acqua (C) e dalla diffusività di $H_2^{18}O$ in fase liquida (D). Considerando questo effetto, l'arricchimento medio isotopico dell'acqua fogliare viene espresso dalla seguente equazione (Farquhar and Lloyd, 1993):

$$\Delta^{18}O_l = \frac{\Delta_e (1 - e^{-\wp})}{\wp} \quad (6)$$

Dunque, l'arricchimento in ^{18}O nelle foglie rispetto all'acqua assorbita ($\Delta^{18}O_l$) è determinato dalla traspirazione, poiché molecole d'acqua contenenti ^{18}O diffondono più lentamente e hanno una più bassa pressione di vapore rispetto a quelle contenenti ^{16}O . L'umidità relativa dell'atmosfera e la temperatura, influenzando la velocità di traspirazione, modificano questo arricchimento ma, in particolare, è la conduttanza stomatica con la sua risposta all'ambiente che determina la velocità di traspirazione e $\Delta^{18}O_l$.

Il segnale isotopico di arricchimento dell'acqua fogliare viene trasferito alla CO_2 e, susseguentemente, alla sostanza organica per le reazioni di scambio isotopico tra acqua e CO_2 , nella reazione di idratazione catalizzata nelle foglie dall'enzima anidrasi carbonica. Pertanto la CO_2 fissata per via fotosintetica porta un segnale in ^{18}O che è pressoché interamente derivato dall'acqua fogliare.

Quindi, lo studio di $\delta^{18}O$ nella sostanza organica consente di valutare il grado di apertura stomatica e le risposte delle piante a variazioni di temperatura e umidità. Inoltre, da uno studio integrato di $\delta^{13}C$ e $\delta^{18}O$ è possibile separare gli effetti della variazione della conduttanza stomatica da quelli della capacità fotosintetica consentendo uno studio quali-quantitativo degli scambi atmosfera-vegetazione (Brugnoli & Farquhar, 2000, in *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, R.C. Leegood, T.D. Sharkey, S. von Caemmerer (eds.) Kluwer Academic Publ., pp.399-434).

MATERIALI E METODI

Le ricerche sono state effettuate su specie coltivate e su alcune della vegetazione naturale, in diversi siti sperimentali. Vista l'importanza per la produttività agraria e per la loro ampia diffusione sul territorio nazionale, particolare attenzione è stata rivolta alle principali colture cerealicole (frumento tenero, frumento duro ed orzo). I siti sperimentali, caratterizzati da un punto di vista climatico ed isotopico, sono stati selezionati lungo un gradiente naturale di aridità. Le analisi isotopiche sono state eseguite sulle cariossidi di numerosi genotipi delle suddette specie collezionati in anni differenti nei campi sperimentali di Orvieto (orzo, frumento tenero e duro), Perugia (frumento tenero e duro), Fiorenzuola d'Arda (orzo), Barrafranca (frumento tenero e duro), Castel di Judica (frumento duro) e Caltagirone (frumento duro). In particolare, grazie alla collaborazione con il Dipartimento di Agronomia dell'Università di Perugia è stato possibile analizzare serie storiche di cariossidi di frumento tenero e duro risalenti al secolo scorso.

Le cariossidi sono state finemente macinate e liofilizzate. Un'aliquota del campione (circa 1 mg per l'analisi in $\delta^{13}\text{C}$ e 0.5 mg per il $\delta^{18}\text{O}$) viene posta in una capsula e analizzata per la composizione in isotopi stabili. Per la misura della composizione in isotopi stabili del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$), si procede alla combustione quantitativa del campione in un analizzatore elementare (NA1500, Carlo Erba, Milano, Italia) e la CO_2 così prodotta, dopo separazione cromatografica, viene immessa nello spettrometro di massa per isotopi stabili in flusso continuo di elio (Micromass, SIRA II, Middlewich, UK). La discriminazione isotopica (Δ) viene calcolata utilizzando l'Eq. (2). I valori di δ_a vengono misurati mediante analisi della CO_2 atmosferica, purificata mediante trappole criogeniche, da campioni di aria collezionati in bottiglie evacuate di 2 litri. Nel caso di serie storiche di cariossidi, il valore di δ_a è stato dedotto dai valori disponibili in letteratura relativamente ad analisi dirette e/o a misure effettuate su carote di ghiaccio (Friedli et al., 1986, Nature 324:237-238; Brugnoli & Farquhar, 2000).

Per l'analisi di $\delta^{18}\text{O}$, il campione di circa 0.5mg viene posto in un pirolizzatore ottenuto adattando un analizzatore elementare (NA1500, Carlo Erba, Milano, Italia) dove, alla temperatura di 1200°C su carbone nickelizzato, mediante reazione di pirolisi tutto l'ossigeno prodotto viene convertito in monossido di carbonio. Per ridurre il contatto tra carbone a 1200°C e la parete di quarzo del reattore di pirolisi, quest'ultima è stata rivestita da un foglio di nickel (Farquhar et al., 1997). Successivamente alla separazione cromatografica di N_2 da CO , il CO viene iniettato nello spettrometro di massa in flusso continuo di elio e la composizione in isotopi stabili dell'ossigeno

viene misurata come deviazione del rapporto delle abbondanze isotopiche ($R = {}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O}$) del campione (R_p) rispetto a quello dello standard internazionale SMOW (R_{SMOW})

$$\delta^{18}\text{O} = R_s/R_{\text{SMOW}} - 1$$

Altri esperimenti sono stati condotti in campo (Caltelporziano, Roma) ed in condizioni controllate su piante di *Quercus ilex*. Una prima parte del lavoro è stata svolta presso il Dipartimento di Biologia vegetale dell'Università di Roma "La Sapienza" che ha condotto misure quantitative degli stadi fenologici, del potenziale idrico, e del contenuto relativo di acqua delle foglie (RWC) oltre a misure di fotosintesi netta, conduttanza stomatica, traspirazione, temperatura fogliare e velocità relativa di crescita (RGR). Il materiale vegetale, proveniente dalle stesse piante su cui sono state condotte tali misure, è stato quindi analizzato per la composizione in isotopi stabili del carbonio ($\delta^{13}\text{C}$). L'analisi è stata fatta sulla sostanza secca, finemente macinata, e sugli zuccheri solubili estratti dalle stesse foglie secondo il metodo riportato da Brugnoli et al. (1988) In dettaglio l'estrazione è avvenuta mettendo circa 120 mg di campione secco macinato in 5ml di acqua per 40' a temperatura ambiente e in continua agitazione. Dopo centrifugazione a 12000 giri per 20' il surnatante, contenente tutti i composti solubili in acqua, è stato sottoposto a purificazione attraverso resine a scambio ionico per separare gli zuccheri solubili dagli amminoacidi e dagli acidi organici (Dowex-50 (H^+) e Dowex-1 (Cl^-), rispettivamente). La soluzione acquosa ottenuta dopo il passaggio su resine, contenente gli zuccheri solubili, è stata congelata a -80°C e liofilizzata prima di procedere all'analisi isotopica.

RISULTATI E DISCUSSIONE

I risultati ottenuti durante il primo anno di attività avevano già evidenziato differenze significative nella discriminazione isotopica del carbonio (Δ) sia tra i siti sperimentali che tra i differenti anni in studio. Queste differenze possono essere spiegate, almeno in parte, da variazioni dell'andamento termo-pluviometrico, nella selezione varietale, e nelle risposte fisiologiche ai fattori ambientali. Nell'estate 2003, per ottenere maggiori informazioni sulle relazioni esistenti tra valori di composizione isotopica, produttività ed efficienza d'uso idrico, sono stati raccolti campioni di cariossidi nei campi sperimentali di Orvieto (frumento tenero e duro), Barrafranca (frumento duro), Caltagirone (frumento tenero e duro) e Castel di Judica (frumento duro). Le nuove analisi di composizione isotopica hanno evidenziato e in alcuni casi incrementato le differenze in discriminazione isotopica del carbonio (Δ) ottenute nel corso del primo anno di studio. In particolare, confrontando i valori medi di Δ in cariossidi di frumento duro di differenti annate e località è stata osservata una variazione da valori di 13‰ per il sito di Barrafranca a valori intorno a 18‰ per il sito di Orvieto. Tale variazione in Δ è risultata positivamente e significativamente

correlata alla variazione di produttività ($r=0.77$, *Fig.1*). Nel frumento tenero è stata osservata una variazione dei valori medi di Δ da valori di 15‰ per il sito di Barrafranca a 17-18‰ nei siti di Orvieto anch'essa associata positivamente e significativamente alla variazione di produttività ($r=0.79$) (*Fig.1*). La relazione positiva tra valori medi di Δ e produttività si è mantenuta anche considerando i soli genotipi in comune ($r=0.57$ e 0.68 per frumento duro e tenero rispettivamente) (*Fig.2*).

Durante il primo anno di progetto, era stata osservata una relazione positiva tra valori medi di Δ in frumento duro nei vari siti sperimentali e l'indice di aridità di De Martonne, calcolato in funzione della sommatoria delle precipitazioni e delle temperature medie del periodo tra ottobre e dicembre ($r=0.79$). Proseguendo l'analisi dell'andamento termo-pluviometrico delle località prese in esame, è stata osservata una relazione positiva tra i valori medi di Δ e il totale delle precipitazioni nell'intera stagione colturale per il frumento duro ($r=0.87$) (*Fig. 3a*) e di quelle registrate nel periodo aprile-giugno per il frumento tenero ($r=0.75$) (*Fig. 3b*). Tale risultato mette in evidenza come la relazione positiva tra Δ e produttività sia determinata in parte dalla disponibilità idrica, in particolare quella dell'intera stagione colturale per il frumento duro e quella in prossimità della fioritura, riempimento e maturazione della granella per il frumento tenero. E' noto, infatti, come il frumento tenero, per quanto più resistente alle basse temperature invernali rispetto al frumento duro sia particolarmente sensibile alla disponibilità idrica nell'ultima fase del ciclo colturale. Sulla base della relazione inversa tra Δ ed efficienza d'uso idrico (WUE), è possibile concludere che una marcata diminuzione in Δ nei genotipi di frumento coltivati in ambienti aridi, è associata ad un sostanziale aumento di WUE. Nel corso del primo anno di studio, nelle due località con indice di aridità estremo (Barrafranca ed Orvieto) è stata studiata la relazione tra discriminazione isotopica e produttività media delle varietà di frumento duro in comune ai due siti evidenziando una correlazione positiva sia nel sito sperimentale di Barrafranca ($r=0.58$) che nel sito di Orvieto ($r=0.51$).

Gli esperimenti condotti su frumento tenero avevano evidenziato che la relazione positiva tra produttività e Δ per le varietà in comune era mantenuta nel sito di Orvieto e non nel sito di Barrafranca facendo ipotizzare una diversa risposta fisiologica e produttiva del frumento tenero rispetto al duro in condizioni di ridotta disponibilità idrica. Dalle stesse analisi fatte sul frumento prodotto nella stagione 2003 si osserva una relazione positiva debole o assente tra discriminazione e produttività anche nelle cariossidi di frumento duro. In particolare, nei siti siciliani di Castel di Judica e Caltagirone, i genotipi in comune di frumento duro presentano valori di produttività inferiori rispetto a quanto ci saremmo aspettati dai valori di discriminazione. Anche nel sito di Orvieto si osserva lo stesso andamento, seppur meno marcato. Nella stagione 2003 il massimo delle

precipitazioni è stato registrato nel sito di Barrafranca con 290 mm di pioggia, seguono Orvieto, Castel di Judica e Caltagirone rispettivamente con 200, 160 e 98 mm di pioggia. L'unico sito in cui viene mantenuta una relazione positiva, seppur non significativa, tra Δ e produttività è il sito siciliano di Barrafranca. Da una prima osservazione, dunque, sembrerebbe esistere un limite di disponibilità idrica sotto il quale anche il frumento duro presenta una particolare risposta fisiologica. Ulteriori analisi attualmente in corso dovrebbero permettere di chiarire questo aspetto.

Dalla relazione positiva ottenuta comparando i genotipi in comune di differenti prove sperimentali, si conferma il carattere conservativo di Δ in diverse condizioni ambientali: genotipi a più elevato valore in Δ in condizioni di aridità mostrano Δ più elevato anche in condizioni più miti. Questo risultato conferma, inoltre, la validità della discriminazione isotopica per la classificazione di specie e cultivars in relazione alla produttività e alla tolleranza alla siccità.

E' proseguita anche l'indagine di lungo periodo in collaborazione con l'Università di Perugia. Durante il primo anno di studio, sono state collezionate ed analizzate cariossidi di frumento tenero e duro coltivate presso i campi sperimentali di Perugia dalla fine del secolo XIX fino alla fine del XX secolo. I risultati sono stati comparati con i valori di composizione isotopica dei genotipi coltivati nei campi sperimentali di Perugia in anni più recenti. Le analisi mostravano variazioni tra le composizioni delle cariossidi prodotte nella prima metà del XX secolo e di quelle prodotte negli anni recenti di circa il 4%. Questa variazione in $\delta^{13}\text{C}$ può essere parzialmente attribuita al cambiamento di concentrazione e composizione isotopica della CO_2 atmosferica. Tuttavia i valori di discriminazione isotopica (Δ), che sono indipendenti dalla $\delta^{13}\text{C}$ della CO_2 atmosferica, mostrano un incremento sensibile nel tempo. Ciò indica un aumento progressivo del rapporto delle pressioni parziali, intercellulare e atmosferica di CO_2 nei cereali in studio. Per chiarire l'effetto di tale incremento sulla produttività agraria della coltura di frumento, valori di Δ e produttività di alcune varietà di frumento tenero coltivate in provincia di Perugia nel 1955 sono stati comparati con quelli di varietà coltivate nel 2001. I dati preliminari indicano una relazione positiva tra Δ e produttività, con le varietà del 1955, che hanno mostrato valori medi tendenzialmente più bassi rispetto alle varietà del 2001 (*Fig.4*).

In questo secondo anno di studio, le cariossidi sono state analizzate per la composizione in $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Una prima serie di risultati riguardano le cariossidi di frumento tenero della serie storica fino al 1955 provenienti dai campi sperimentali di Perugia. I valori di $\delta^{18}\text{O}$ mostrano forti variazioni negli anni con differenze fino al 7% tra anni successivi (*Fig.5a*). Tuttavia, non si evidenzia alcun particolare andamento nel tempo. La composizione isotopica dell'acqua di precipitazione ($\delta^{18}\text{O}_s$) e la sua variazione nel tempo potrebbe spiegare in parte questa variabilità, essendo $\delta^{18}\text{O}_s$ influenzata da tutti i fattori che regolano i processi di evaporazione e condensazione, primo tra tutti la

temperatura. La composizione isotopica dell'acqua di precipitazione mostra forti variazioni stagionali e spaziali, legati alla latitudine e all'orografia del luogo (Craig H, 1961, Dansgaard W, 1964). Non abbiamo dati relativi alla composizione isotopica delle piogge, tuttavia, dai dati ottenuti non si evince una chiara variazione temporale di composizione isotopica delle precipitazioni.

Per chiarire e separare gli effetti stomatici da quelli causati da variazioni della capacità fotosintetica, i valori di $\delta^{18}\text{O}$ sono stati relazionati a $\delta^{13}\text{C}$. La relazione positiva ($p > 0.02$) e significativa tra questi due parametri (*Fig.5b*) consente di ipotizzare un effetto della conduttanza stomatica sulle variazioni temporali di Δ . Tuttavia, le analisi di $\delta^{18}\text{O}$ sulle cariossidi di frumento degli anni più recenti dello stesso sito di Perugia, dovrebbero chiarire meglio l'influenza dei differenti meccanismi fisiologici sulla discriminazione.

In relazione allo studio riguardante l'analisi quantitativa degli stadi fenologici condotto in campo (Castelporziano, Roma), i valori di composizione isotopica mostrano un impoverimento in ^{13}C nei germogli durante la stagione vegetativa e una chiara differenza in $\delta^{13}\text{C}$ tra germogli, foglie di un anno e foglie di due anni (*Fig.6a*). Dai valori di composizione isotopica media negli zuccheri solubili estratti dalle stesse foglie si osservano differenze del 3.3‰ tra germogli e foglie di 2 anni. Una relazione negativa fortemente significativa ($r=0.99$) si osserva tra $\Delta^{13}\text{C}$ degli zuccheri solubili e efficienza d'uso idrico (WUE), sia nei germogli che nelle foglie di 2 anni (*Fig.6b*). Questo risultato conferma come Δ possa essere un valido metodo di stima della WUE. In particolare, il $\Delta^{13}\text{C}$ degli zuccheri fogliari risponde rapidamente alle variazioni ambientali di WUE rispetto al $\Delta^{13}\text{C}$ della sostanza secca dove variazioni di breve periodo della WUE vengono mascherati nella composizione isotopica dell'intera biomassa vegetale. L'analisi isotopica sugli zuccheri fogliari conferma quindi la sua potenzialità per lo studio delle fluttuazioni di breve periodo delle caratteristiche ambientali e/o fenologiche durante il ciclo ontogenico.

CONCLUSIONI

I risultati ottenuti offrono prospettive molto promettenti per l'individuazione di indici di tolleranza a siccità. La variabilità inter-annuale in Δ è dovuta a cambiamenti di precipitazioni, temperatura e umidità relativa. Il trend di lungo termine in Δ può trovare diverse spiegazioni: la selezione varietale, l'incremento di CO_2 atmosferica e le tecniche colturali. Il miglioramento genetico, selezionando per genotipi a più elevata produttività e/o a ciclo breve (varietà precoci), potrebbe aver condotto ad una inconsapevole selezione di genotipi a più elevato Δ ; d'altra parte l'incremento di CO_2 atmosferica potrebbe aver provocato una risposta a "feedback" della capacità fotosintetica o della conduttanza stomatica. Inoltre, la modificazione delle tecniche colturali

(lavorazioni dei terreni, concimazioni minerali, ecc.) può anch'essa aver influenzato l'efficienza fotosintetica e d'uso delle risorse nei cereali in studio. Tuttavia, ulteriori analisi della composizione in isotopi del carbonio e dell'ossigeno durante il terzo anno, il loro studio integrato e l'analisi delle relazioni esistenti tra Δ e andamento climatico contribuiranno a chiarire gli effetti dei cambiamenti climatici sulla produttività agricola.

Il Responsabile della Ricerca

Dr. Enrico Brugnoli

Fig.1 Relazione tra valori medi di Δ e produttività della granella considerando tutte le varietà

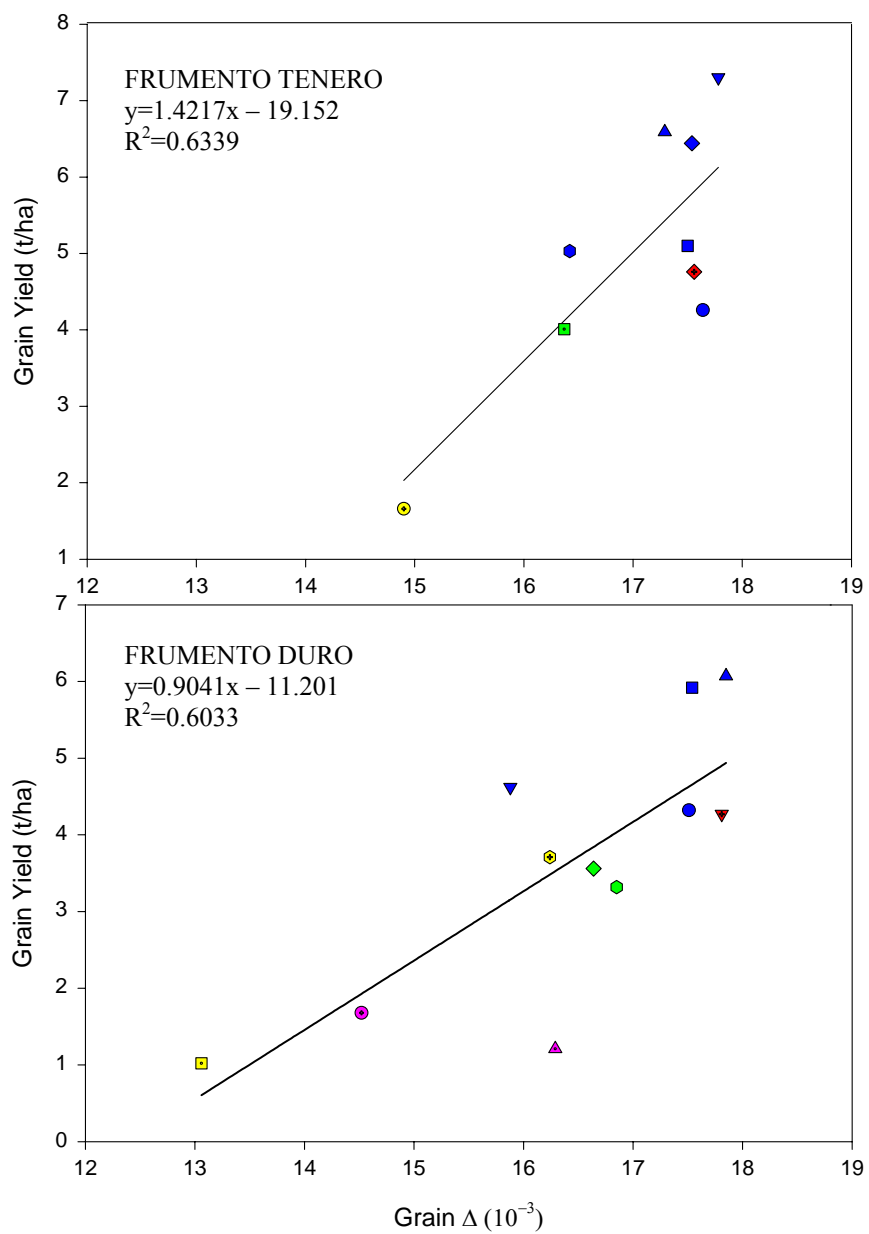


Fig.2 Relazione tra valori medi di D e produttività della granella considerando i genotipi in comune

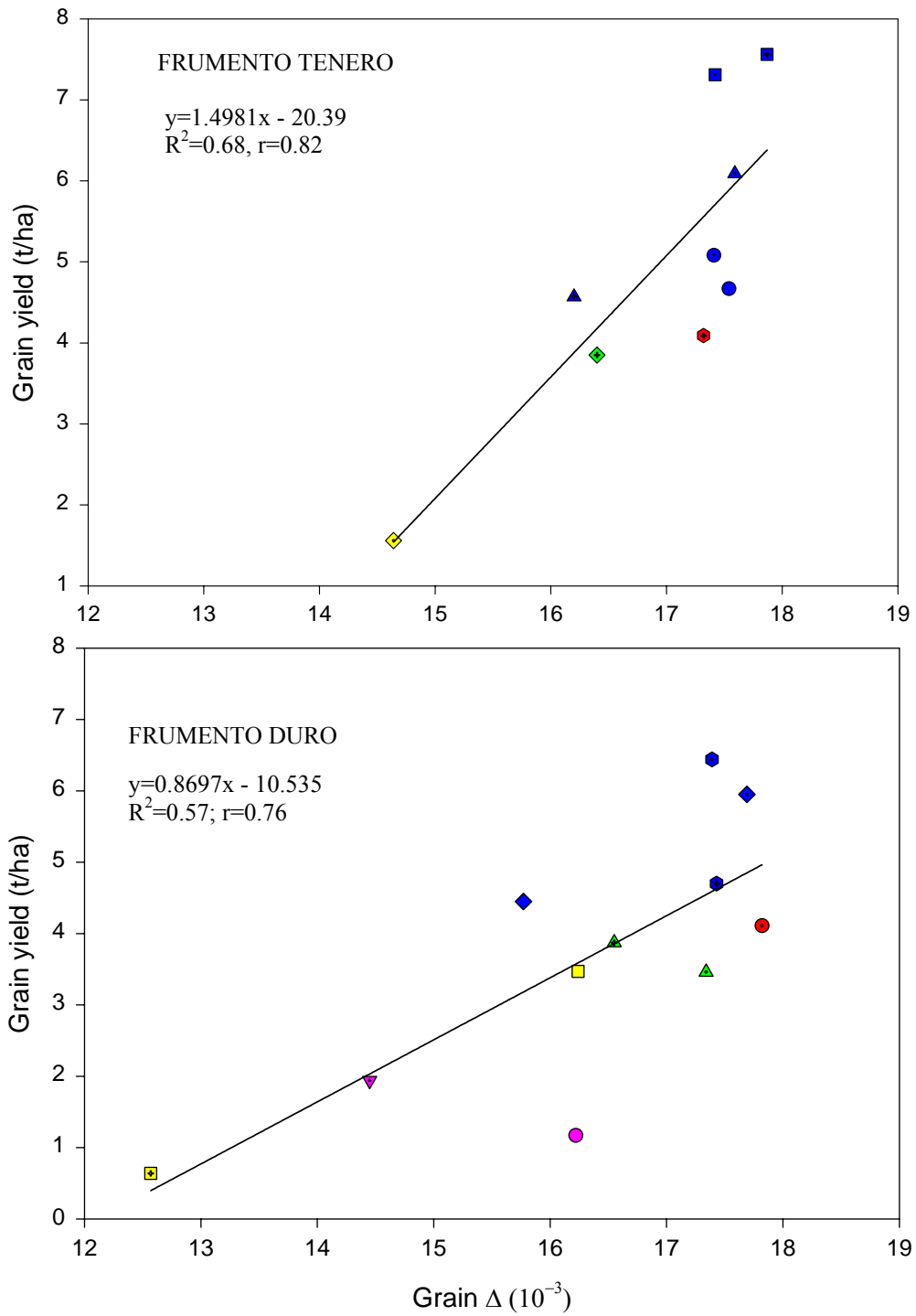


Fig. 3 Relazione tra Discriminazione della granella e precipitazioni dell'intera stagione colturale e di fine stagione colturale rispettivamente per il frumento duro e tenero.

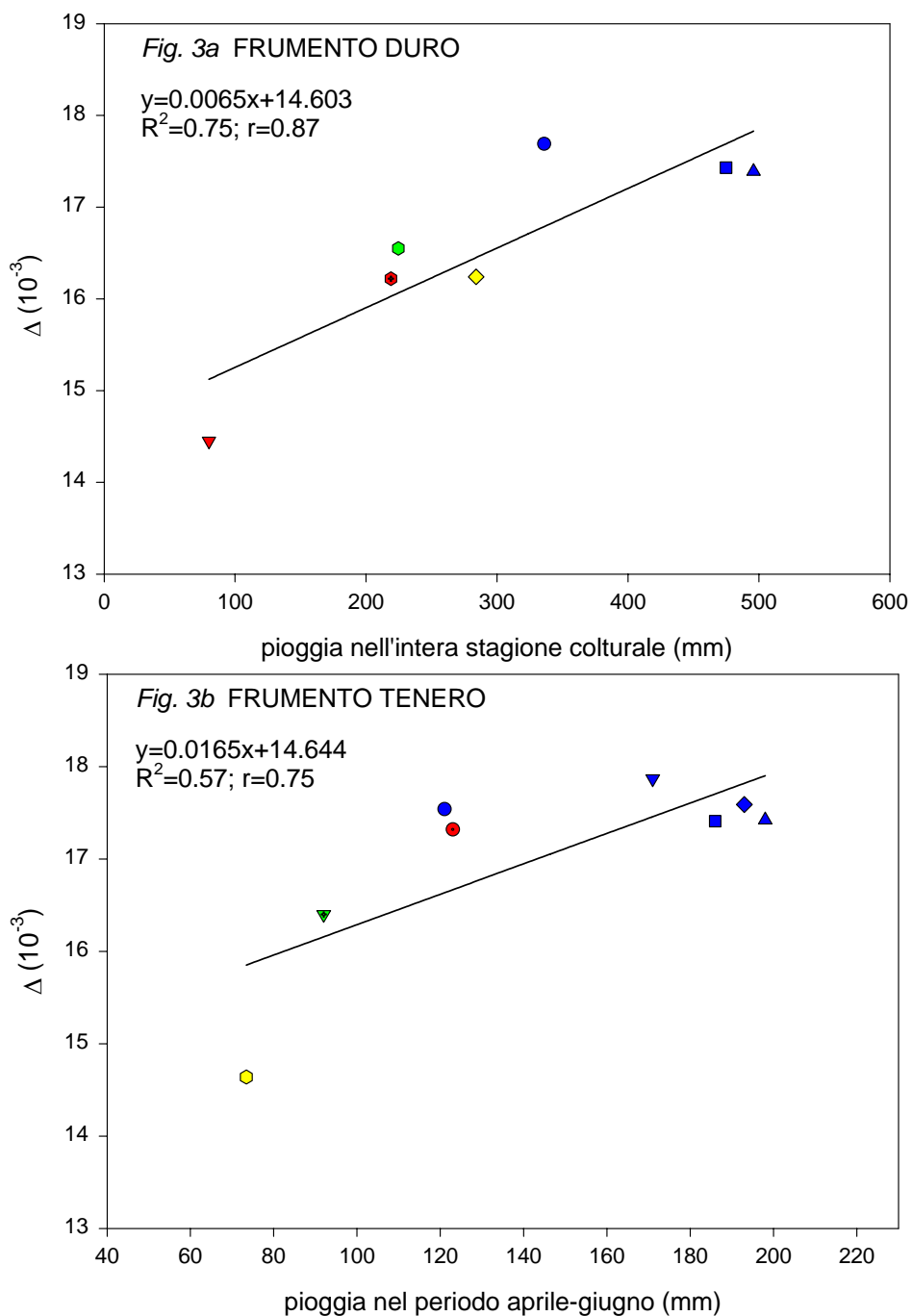


Fig.4 Relazione tra Discriminazione e produttività in alcune varietà di grano tenero coltivate nei campi sperimentali di Perugia nel 1955 e nel 2000

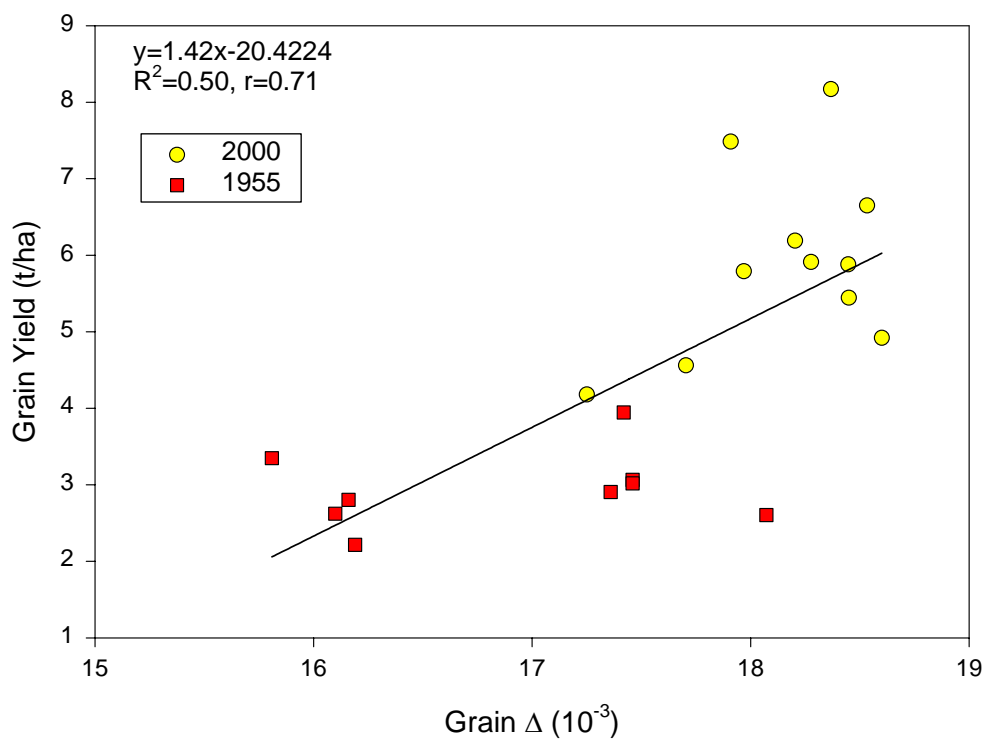


Fig. 5 Segnale isotopico $\delta^{18}\text{O}$ in frumento tenero dal 1898 al 1955 e relazione tra $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{18}\text{O}$

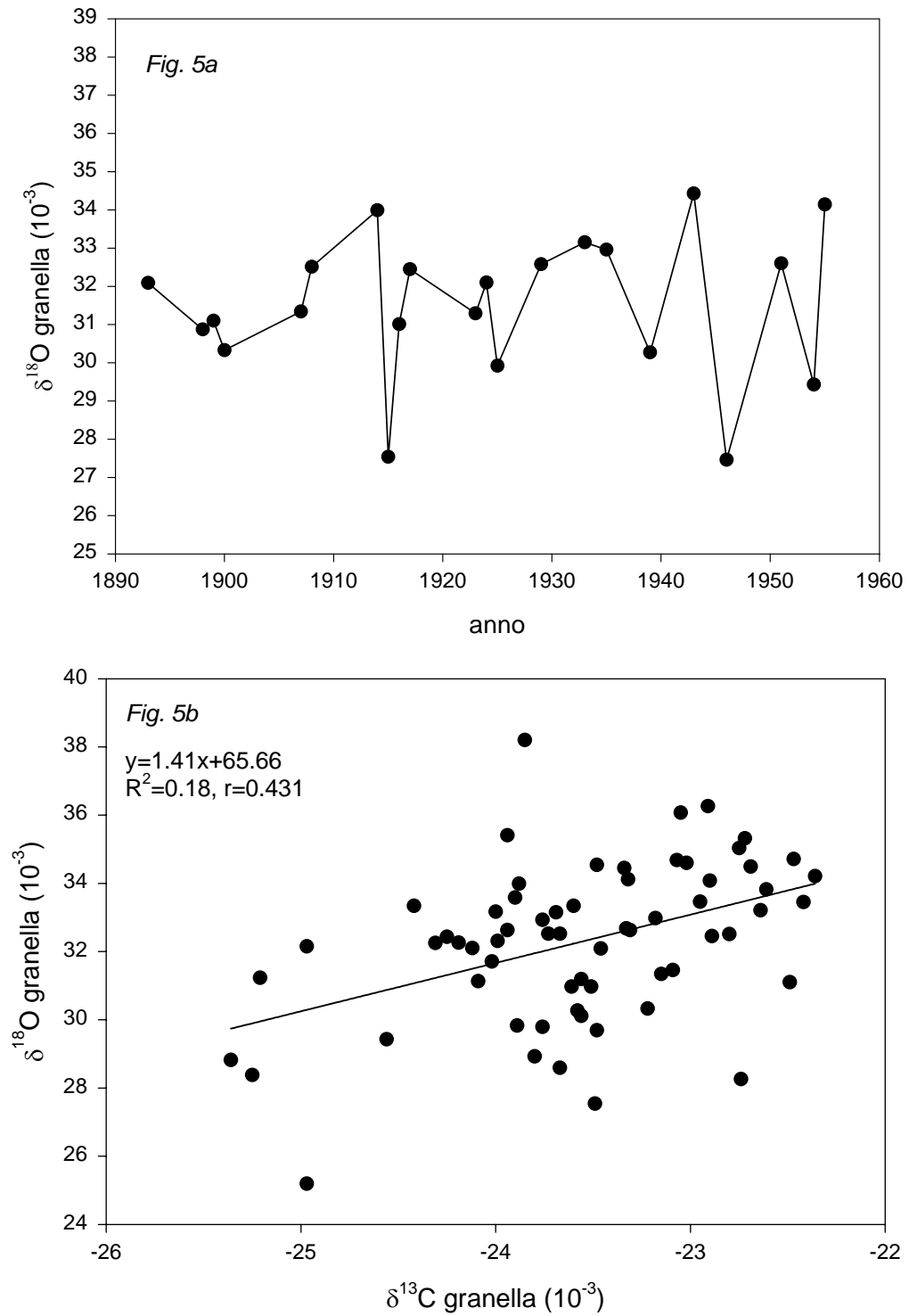


Fig. 6 Variazioni tra valori medi di $\delta^{13}\text{C}$ nella sostanza secca di germogli, foglie di 1 anno e foglie di 2 anni di *Q.ilex* con relativo errore standard e relazione tra valori di WUE e $\Delta^{13}\text{C}$ negli zuccheri solubili

