

## Aula 6

### 6. Modelagem da Fotossíntese e da respiração vegetal

#### 6.1. Introdução

Uma das formas mais simples para estabelecer uma relação entre a radiação solar e o crescimento vegetal é pelo conceito de eficiência de uso de radiação (*radiation use efficiency*, RUE, do inglês). RUE, por definição, é a uma grandeza que relaciona o acúmulo de matéria seca de um dossel vegetativo em função da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) absorvida pela copa da vegetação.

A estimativa da radiação PAR absorvida pode ser estimada por uma adaptação da Lei de Beer, como mostra a equação 1.

$$aPAR = PAR \cdot (1 - r) \cdot (1 - e^{-(k \cdot IAF)}) \quad (1)$$

em que PAR é a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  ou  $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ),  $r$  é o coeficiente de reflexão ou o albedo da cultura (adimensional),  $k$  é o coeficiente de extinção da cultura (adimensional) e IAF é o índice de área foliar da cultura (adimensional).

Em paralelo à estimativa de aPAR, para a aplicação da RUE medidas periódicas de biomassa seca devem ser feitas, quantificando-se o ganho de massa em função da radiação absorvida.

Apesar de simples e prática, essa abordagem pode representar uma limitação quando se pretende analisar processos fisiológicos de modo mais detalhado. Neste caso, pode-se avançar e construir modelos que quantifiquem a fotossíntese bruta e a respiração de manutenção de modo independente. Uma abordagem relativamente simples foi proposta por Makela et al. (2008), em que a fotossíntese bruta é função de radiação absorvida pelo dossel, pela temperatura do solo e do ar, área foliar, concentração de  $\text{CO}_2$ , umidade do ar e água disponível no solo.

A relação entre esses fatores pode ser quantificada por uma simples equação matemática que quantifica a taxa de fotossíntese bruta (P)

$$P = P_{\max} \cdot f(\text{IAF}) \cdot f(\text{PAR}) \cdot f(\text{VPD}) \cdot f(\text{T}) \cdot f(\text{T}_{\min}) \cdot f(\text{S}) \cdot f(\text{CO}_2).$$

em que P é a taxa de fotossíntese ou o fluxo de  $\text{CO}_2$  gerado pela fotossíntese,  $P_{\max}$  é a máxima taxa de P sob condições ótimas ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e  $f()$  representa uma função que descreve o efeito individual de cada fator determinante de P.

Nesta expressão, a taxa máxima de fotossíntese a cada instante é determinada pelo índice de área foliar (IAF), que se refere à área de folhas por unidade de área de solo. Em princípio, maior área foliar resulta em maior P, mas conforme aumenta o IAF, nem todas as folhas atuam na mesma taxa, pois ocorre o auto-sombreamento da copa. Além disso, há variação dentro da copa quanto a alocação de nutrientes e a de idade das folhas. Desse modo, após certo valor, o aumento do IAF resulta em menores incrementos de P. A relação entre P e IAF pode ser então expressa na forma da seguinte equação e ilustrada na Figura 1.

$$f(\text{IAF}) = (1 - e^{-k * \text{IAF}})$$

em que k é o coeficiente de extinção da copa (adimensional).

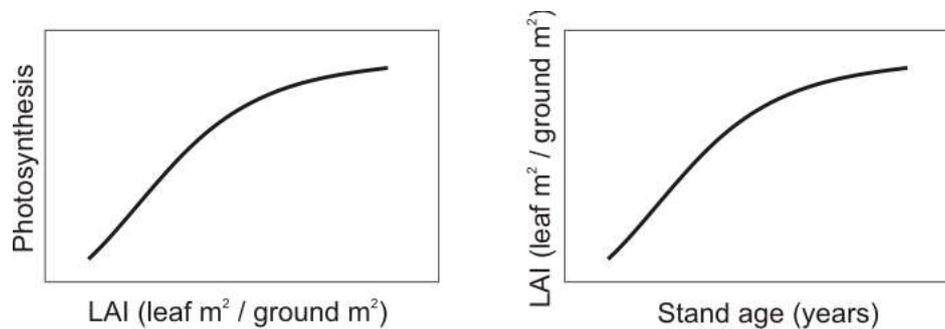


Figura 1. Relação entre o índice de área foliar (LAI) e a taxa de fotossíntese bruta, e da idade da vegetação com o LAI.

A relação entre PAR e P (Figura 2) mostra que, sob baixos níveis de PAR incidente, o aumento de PAR tem relação quase-linear com P, mas atingindo um patamar de saturação após certo valor de PAR. Isso porque o sistema fotossintético tem uma capacidade limitada de processamento bioquímico e que atinge seu limite após um certo valor de PAR.

$$f(\text{PAR}) = \text{PAR} / (\text{PAR} + B).$$

em que B é um coeficiente que indica o valor de PAR correspondente a 66% do máximo valor de P.

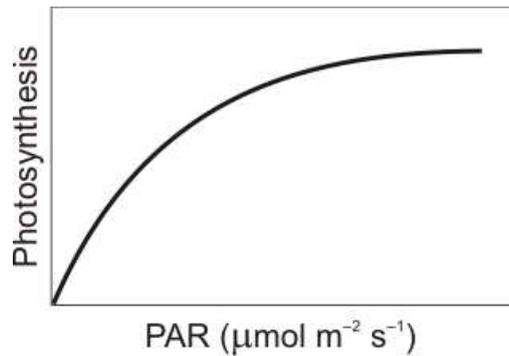


Figura 2. Relação entre a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e a taxa de fotossíntese bruta (P).

Déficit de pressão de vapor (VPD,  $\text{g m}^{-3}$ ) é uma grandeza que informa sobre a massa de vapor d'água necessária para saturar uma unidade de volume ( $1 \text{ m}^3$ ) da atmosfera num determinado ambiente. Assim, quanto maior o VPD, mais seco está o ar e maior a demanda atmosférica por transpiração vegetal. Para evitar a desidratação excessiva, a planta exerce um controle sobre a taxa de transpiração regulando a abertura dos estômatos foliares. Uma vez que os estômatos são também via de entrada de  $\text{CO}_2$  para o processo fotossintético, a demanda excessiva por parte da atmosfera, representado por VPD muito elevado, pode causar queda na taxa de fotossíntese (Fig. 3).

O efeito limitante do VPD sobre P pode ser representado pela seguinte equação:

$$f(\text{VPD}) = e^{-H \cdot \text{VPD}}$$

em que H é um coeficiente empírico, presumido como sendo  $0.02 \text{ m}^3 \text{ g}^{-1}$ .

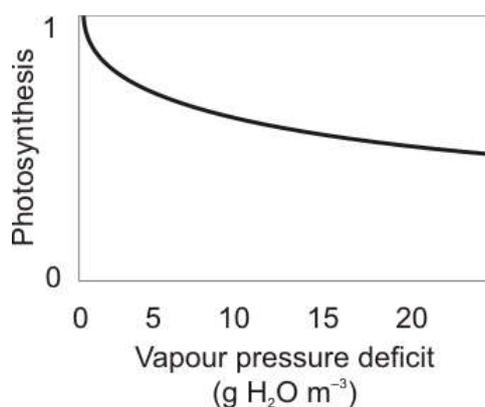


Figura 3. Relação entre o déficit de pressão de vapor (VPD,  $\text{gH}_2\text{O m}^{-3}$ ) e P.

O efeito da temperatura sobre a fotossíntese é aqui expressa como a combinação de dois efeitos limitantes (Figura 4). O primeiro leva em conta a temperatura mínima, supondo que haverá algum efeito prejudicial à taxa fotossintética no dia seguinte se, nas últimas 24hs, a

temperatura do ar caiu abaixo de determinado valor (que varia com a espécie e com a cultivar). Essa relação pode ser expressa matematicamente da seguinte forma:

$$f(T_{\min}) = \text{Max} \{ 0, \text{Min} \{ 1, (T_{0\min} - T_{\min}) / T_{0\min} \} \}$$

em que  $T_{0\min}$  é o valor de mínimo temperatura abaixo do qual há paralisação do processo fotossintético, e  $T_{\min}$  é a temperatura mínima observada na noite anterior.

O efeito da temperatura atual do ar pode, por sua vez, ser expressa da seguinte maneira:

$$f(T) = 1 - e^{-c_T * (T - T_0)}$$

em que  $T_0$  é a um valor de temperatura que corresponde a 66% da máxima taxa de fotossíntese;  $c_T$  é um coeficiente empírico presumido como -0,1.

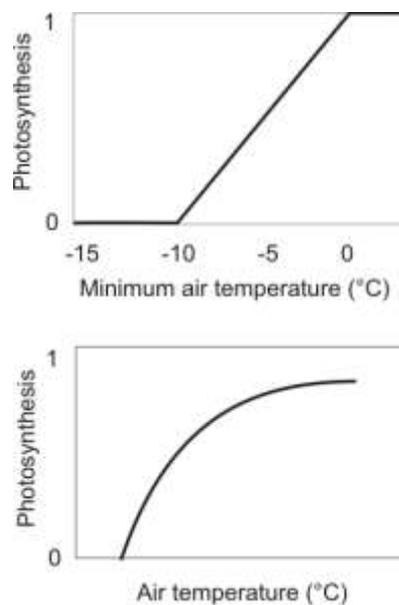


Figura 4. Relação entre a taxa de fotossíntese bruta (P) com a temperatura mínima e com a temperatura do ar.

Em geral, havendo maior disponibilidade de  $\text{CO}_2$  às plantas, há aumento da fotossíntese. Contudo, essa resposta é diferente para espécies de ciclo C3 e C4. A relação entre concentração de  $\text{CO}_2$  e P pode ser expressa por:

$$f(\text{CO}_2) = (\text{CO}_2 - \gamma) / (\text{CO}_2 + \gamma + K_{\text{CO}_2}) * (\text{CO}_{2\text{ref}} + \gamma + K_{\text{CO}_2}) / (\text{CO}_{2\text{ref}} - \gamma)$$

em que  $\text{CO}_{2\text{ref}}$  é um valor de concentração de  $\text{CO}_2$  de referência (400 ppm),  $\gamma$  e  $K_{\text{CO}_2}$  são dois coeficientes empíricos (50 ppm e 500 ppm, respectivamente).

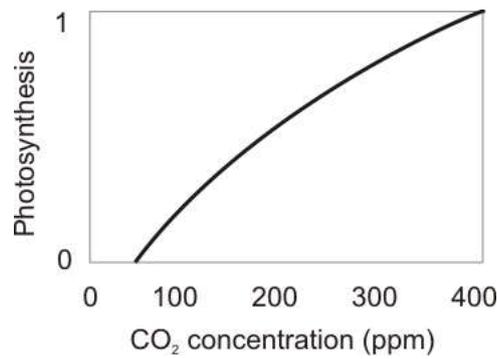


Figura 5. Relação entre a taxa de fotossíntese bruta e a concentração de CO<sub>2</sub> para espécies C3.

## 6.2. O modelo de Farquhar

Na ausência de estresses de qualquer natureza, pode-se modelar a fotossíntese com base numa abordagem bioquímica, como proposto inicialmente por Farquhar et al. (1980). Esta proposta permite quantificar os efeitos interativos de variáveis ambientais, como a concentração de CO<sub>2</sub> e a temperatura do ar. Yin & van Laar (2005) apresentam uma versão simplificada do modelo de Farquhar, como mostra a equação 2:

$$Fb = 44 \cdot 10^{-6} \cdot \left(1 - \frac{\Gamma}{C_c}\right) \cdot \min(V_c, V_j) \quad (2)$$

em que  $\Gamma$  é o ponto de compensação da espécie na ausência de respiração de manutenção ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ );  $C_c$  é a concentração de CO<sub>2</sub> no sítio de carboxilação no interior do mesófilo foliar;  $V_c$  e  $V_j$  são as taxas de carboxilação limitadas pela atividade da Rubisco e pelo transporte eletrônico, respectivamente.

$$V_c = V_{c\max} \frac{C_c}{[C_c + K_{mC}(1 + O_i / K_{mO})]}$$

em que  $O_i$  é a concentração de oxigênio nos espaços intercelulares (assumido como 210  $\text{mmol mol}^{-1}$ ),  $K_{mC}$  e  $K_{mO}$  são as constantes de Michaelis-Menten para CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub>, respectivamente.  $V_{c\max}$  é a máxima taxa de carboxilação limitada pela Rubisco.

$$V_j = J_2 \frac{(2 + f_Q - f_{cyc})C_c}{h(3C_c + 7\Gamma^*)(1 - f_{cyc})}$$

$$1 - f_{cyc} - f_{pseudoc} = \frac{(4C_c + 8\Gamma^*)(2 + f_Q - f_{cyc})}{h(3C_c + 7\Gamma^*)}$$

$$\theta J_2^2 - (\alpha_2 I + J_{\max}) J_2 + \alpha_2 I J_{\max} = 0$$

$$\alpha_2 = \frac{1 - f_{\text{eye}}}{1 + (1 - f_{\text{eye}}) / \Phi_{2m}}$$

$$V_{\text{cmax}} = V_{\text{cmax}25} e^{(T_1 - 25) E_{V_{\text{cmax}}} / [298R(T_1 + 273)]}$$

$$K_{\text{mC}} = K_{\text{mC}25} e^{(T_1 - 25) E_{K_{\text{mC}}} / [298R(T_1 + 273)]}$$

$$K_{\text{mO}} = K_{\text{mO}25} e^{(T_1 - 25) E_{K_{\text{mO}}} / [298R(T_1 + 273)]}$$

$$J_{\text{max}} = J_{\text{max}25} \cdot e^{\frac{(T_1 - 25) E_{J_{\text{max}}}}{298R(T_1 + 273)}} \cdot \frac{1 + e^{(298S_1 - D_1) / (298R)}}{1 + e^{[(T_1 + 273)S_1 - D_1] / [R(T_1 + 273)]}}$$

$$\Gamma^* = 0.5 \{ e^{-3.3801 + 5220 / [298R(T_1 + 273)]} \} O_1 K_{\text{mC}} / K_{\text{mO}}$$

$$V_{\text{cmax}25} = \chi_{\text{vcn}} (n - n_b)$$

$$J_{\text{max}25} = \chi_{\text{jn}} (n - n_b)$$

$$V_j = J_2 \frac{(2 + f_Q - f_{\text{eye}}) C_c}{h[2(C_c - \Gamma^*) / (1 - \phi) + (3C_c + 7\Gamma^*)] (1 - f_{\text{eye}})}$$

$$1 - f_{\text{eye}} - f_{\text{pseudo}} = \frac{(4C_c + 8\Gamma^*)(2 + f_Q - f_{\text{eye}})}{h[2(C_c - \Gamma^*) / (1 - \phi) + (3C_c + 7\Gamma^*)]}$$

$$(\Gamma - \Gamma^*) / [\Gamma + K_{\text{mC}} (1 + O_1 / K_{\text{mO}})] = R_d \times 10^6 / (44 V_{\text{cmax}})$$

Table 3. Indicative values of some crop-specific parameters.

	Program code	Wheat	Barley	Rice	Maize	Sorghum	Soybean	Pea	Potato	Sunflower	Rape	Sugar-beet
$T_b$	TBD	0	0	8	8	8	8	0	0	8	0	0
$T_o$	TOD	25	25	30	30	30	30	25	25	30	25	25
$T_c$	TCD	37	37	42	42	42	42	37	37	42	37	37
$w$	LWIDTH	0.01	0.01	0.01	0.05	0.05	0.025	0.025	0.025	0.10	0.025	0.08
$\rho$	CDMHT	460	450	450	570	560	350	345	170	270	285	150
$D_{max}$	RDMX	130	130	80	145	145	140	100	100	145	130	120
$n_b$	SLNMIN	0.35	0.30	0.30	0.25	0.25	0.80	0.60	0.35	0.30	0.30	0.25
$n_{crit0}$	LNCI	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.060	0.055	0.05	0.05	0.05	0.05
$n_{Rmin}$	RNCMIN	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005	0.010	0.007	0.005	0.005	0.005	0.005
$n_{Smin}$	STEMNC	0.010	0.010	0.010	0.008	0.008	0.020	0.015	0.010	0.010	0.010	0.010
$s_{la}$	SLA0	0.028	0.031	0.023	0.022	0.025	0.025	0.033	0.033	0.025	0.030	0.020
$E_{Jmax}$ **	EALMAX	48,270	30,200	88,380	70,890		97,020	53,580		67,100		

$T_b$ , base temperature for phenological development ( $^{\circ}\text{C}$ );  $T_o$ , optimum temperature for phenological development ( $^{\circ}\text{C}$ );  $T_c$ , ceiling temperature for phenological development ( $^{\circ}\text{C}$ );  $w$ , leaf width (m);  $\rho$ , proportionality factor between stem biomass and plant height ( $\text{g dw m}^{-2} \text{m}^{-1}$ );  $D_{max}$ , maximum rooting depth (cm);  $n_b$ , minimum leaf nitrogen for photosynthesis ( $\text{g N m}^{-2} \text{leaf}$ );  $n_{crit0}$ , initial critical shoot nitrogen concentration ( $\text{g N g}^{-1} \text{dw}$ );  $n_{Rmin}$ , minimum nitrogen concentration in root ( $\text{g N g}^{-1} \text{dw}$ );  $n_{Smin}$ , minimum nitrogen concentration in stem ( $\text{g N g}^{-1} \text{dw}$ );  $s_{la}$ , specific leaf area constant ( $\text{m}^2 \text{leaf g}^{-1} \text{leaf}$ );  $E_{Jmax}$ , activation energy for  $J_{max}$  ( $\text{J mol}^{-1}$ ); (dw = dry weight).

\*\* Estimated from curve-fitting with some  $\text{CO}_2$  exchange data assuming  $\chi_{gr} = 2\chi_{ven}$ .

### 6.3. Respiração

A taxa diária de respiração pode ser computada pela abordagem desenvolvida por McCree (1974):

$$RESP = 0.14 \cdot PG + CT \cdot W \quad (6)$$

$$CT = (0.044 + 0.0019 \cdot T_{\text{max}} + 0.001 \cdot T_{\text{max}}^2) \cdot 0.0108 \cdot W \quad (7)$$

em que RESP é a taxa diária de respiração ( $\text{g [CO}_2\text{] m}^{-2}$  [solo]  $\text{d}^{-1}$ ); CT é um coeficiente de crescimento dependente da temperatura do ar ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ); W é a massa seca total da cultura ( $\text{g [CO}_2\text{ equivalente] m}^{-2}$  [solo]  $\text{d}^{-1}$ ).

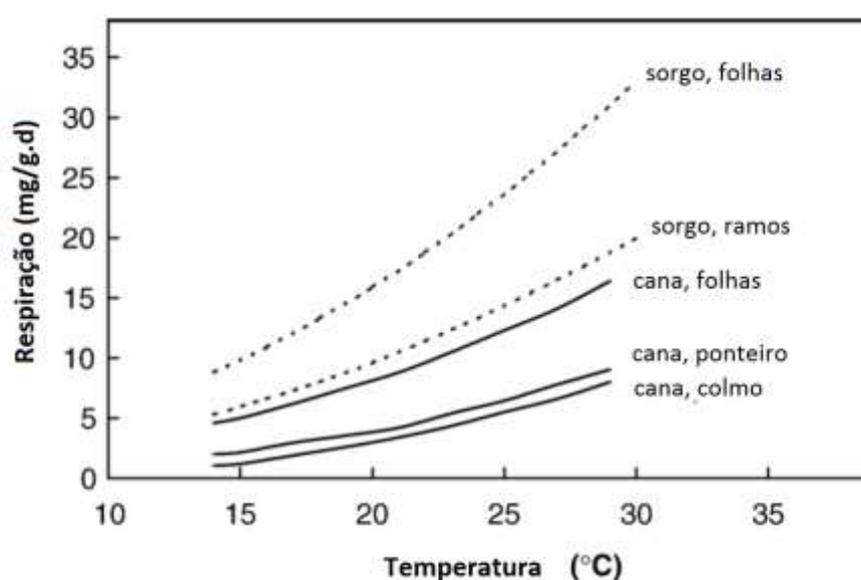


Figura 9 - Taxa de respiração de manutenção, em relação à temperatura, de folhas e ramos inteiros de sorgo (dados de McCree, 1983, 1988) e dependência térmica da taxa de respiração no escuro de folhas, ponteiros e colmo de cana-de-açúcar (dados de Glover, 1973). Adaptado de Allison et al., 2007.

### 6.4. Referencias

- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S., others, 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. *Encyclopedia of plant physiology* 12, 549–587.
- Mäkelä, A., Pulkkinen, M., Kolari, P., Lagergren, F., Berbigier, P., Lindroth, A., Loustau, D., Nikinmaa, E., Vesala, T., and Hari, P. 2008. Developing an empirical model of stand GPP with the LUE approach: analysis of eddy covariance data at five contrasting conifer sites in Europe. *Global Change Biology*, 14, 92-108.
- McCree, K.J., 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. *Crop science* 14, 509–514.