

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI CATANIA

Dottorato di ricerca in:
PRODUTTIVITÀ DELLE PIANTE COLTIVATE
Curriculum: *Biologia delle specie mediterranee*
(XXIII ciclo: 2007-2010)

STEFANIA TOSCANO

Risposta di specie ornamentali
allo stress idrico

Dissertazione finale

Tutor: *Prof. Giuseppe Noto*
Coordinatore: *Prof. Daniela Romano*

INDICE

PRESENTAZIONE	pag.	4
A. PARTE INTRODUTTIVA	“	8
1. I rapporti acqua-pianta-terreno	“	8
2. Lo stress idrico e i meccanismi di risposta	“	18
2.1. <i>Stress idrico</i>	“	18
2.2 <i>Meccanismi di risposta</i>	“	21
2.2.1. <i>Avoidance</i>	“	22
2.2.2. <i>Tolerance</i>	“	28
3. Le piante xerofite	“	32
4. Le piante ornamentali	“	40
4.1. <i>Definizione e caratteristiche</i>	“	40
4.2. <i>Le specificità nei confronti del deficit idrico</i>	“	42
B. PARTE SPERIMENTALE	“	49
5. Obiettivi generali della ricerca	“	49
6. Approcci metodologici comuni	“	54
7. Articolazione delle prove	“	61
7.1. <i>Effetti dello stress idrico sulla germinazione e sullo sviluppo di plantule di girasole (Helianthus annuus L.)</i>	“	61
7.1.1. <i>Presentazione della problematica</i>	“	61
7.1.2. <i>Materiali e metodi</i>	“	63
7.1.3. <i>Risultati e discussione</i>	“	65
7.1.4. <i>Conclusioni</i>	“	79
7.2. <i>Risposta morfo-fisiologica di arbusti ornamentali a condizioni differenziate di stress idrico</i>	“	100
7.2.1. <i>Presentazione della problematica</i>	“	100
7.2.2. <i>Prova B1: Risposta di lantana e ligustro a stress idrici più o meno intensi, conseguenti alla restituzione in misura diversa dell'acqua evapotraspirata, in rapporto</i>		

<i>a differenziate condizioni termo-radiative.</i>	“	102
7.2.2.1. Materiali e metodi	“	102
7.2.2.2. Risultati e discussione	“	104
7.2.3. <i>Prova B2: risposta di poligala e viburno a differenziati contenuti idrici volumetrici nel substrato</i>	“	139
7.2.3.1. Materiali e metodi	“	139
7.2.3.2. Risultati e discussione	“	140
7.2.4. <i>Conclusioni</i>	“	146
 7.3. Meccanismi morfo-fisiologici di recupero da stress idrico in arbusti ornamentali	“	163
7.3.1. <i>Presentazione della problematica</i>	“	163
7.3.2. <i>Materiali e metodi</i>	“	165
7.3.3. <i>Risultati e discussione</i>	“	166
7.3.4. <i>Conclusioni</i>	“	171
 8. Sintesi conclusiva	“	187
 9. Riferimenti bibliografici	“	189

PRESENTAZIONE

Il presente elaborato è relativo alle attività di studio e di ricerca svolte, nel triennio 2007-2010, nell'ambito della frequenza al corso di dottorato in "Produttività delle piante coltivate", curriculum "Biologia delle specie mediterranee".

L'argomento affrontato, a suo tempo sottoposto all'approvazione del Consiglio dei docenti, riguarda la risposta di specie ornamentali allo stress idrico. La scelta è apparsa coerente con i contenuti del dottorato in parola, orientato all'approfondimento delle conoscenze sulle relazioni tra i fattori ambientali ed i processi di crescita e sviluppo delle piante, che più direttamente influenzano le prestazioni specifiche richieste dall'uomo a ciascuna di esse.

In questo contesto la tesi ha voluto analizzare uno dei problemi più complessi dell'ambiente mediterraneo, quello della carenza idrica, con riferimento a un gruppo di piante, le ornamentali utilizzate negli spazi a verde, che, anche in rapporto alle particolari modalità di impiego, devono esprimere il massimo grado di compatibilità con le condizioni ambientali.

L'ambiente mediterraneo, infatti, si caratterizza per il fatto che i parametri climatici - in particolare temperature, precipitazioni, umidità atmosferica e radianza - sovente si esprimono a livelli sub-ottimali rispetto alle esigenze di molte delle suddette piante. A ciò si aggiunge che alcuni mezzi di produzione, come ad esempio l'acqua, non sempre riescono a corrispondere in misura adeguata, sotto il profilo quantitativo e qualitativo, alle richieste delle stesse.

Nell'area mediterranea molti Paesi sono infatti al di sotto della soglia minima di disponibilità di acqua; laddove presente, inoltre, questo importante fattore della produzione spesso risulta contrassegnato da caratteristiche qualitative non ottimali.

Nel dibattito scientifico degli ultimi anni il tema della risposta delle essenze vegetali alla carenza idrica ha assunto un ruolo centrale. Le questioni relative al *global change*, alla progressiva desertificazione, ecc., hanno coinvolto Paesi in passato poco attenti a queste problematiche.

La qualità e la quantità delle risorse idriche sono diventate, infatti, sempre più carenti in molte parti del mondo e le prospettive future non inducono certa-

mente all'ottimismo. L'acqua viene sempre più considerata "*fonte di vita insostituibile dell'ecosistema*" (Comitato Internazionale per il Contratto Mondiale dell'acqua, 1998), anche a causa della sua disponibilità progressivamente decrescente. Al riguardo le stime della FAO, sempre più allarmanti, fanno comprendere come il problema abbia raggiunto ormai una dimensione mondiale.

Sebbene l'acqua sia la molecola più abbondante sulla superficie terrestre, la sua disponibilità nella forma utile è infatti assai limitata. Della quantità di acqua complessivamente presente sulla Terra, solo una piccolissima percentuale, di poco superiore al 2%, può essere impiegata a scopi agricoli, industriali e civili e questo fa sì che il problema acqua, risorsa fortemente esauribile, sia ormai al centro delle scelte politiche internazionali.

La bassa disponibilità di acqua limita fortemente la produttività in diversi ecosistemi naturali, in particolare negli ambienti siccitosi, e lo stress idrico è considerato, di fatto, una delle cause più importanti del contenimento dell'aumento della produzione nel mondo (Boyer, 1982; Galmes *et al.*, 2007b). Le perdite in produzione dovute al deficit idrico superano quelle causate da tutti gli altri fattori biotici e abiotici (Boyer, 1985).

Nell'ambiente mediterraneo, in particolare, la siccità estiva è ritenuta il principale vincolo ambientale responsabile della riduzione delle produzioni e talora della stessa sopravvivenza delle piante.

A fronte di problemi di così ampia portata, le questioni relative alle piante ornamentali potrebbero sembrare di scarsa rilevanza e di facile soluzione; esse, invece, risultano piuttosto complesse e presentano numerose specificità connesse:

- alla elevata sensibilità che contraddistingue al riguardo molte specie; la puntuale risposta allo stress idrico potrebbe configurare la possibile adozione di alcune di esse quali piante modello;
- al numero di specie e di entità sottospecifiche assai grande, ciò che presuppone, in rapporto alla varietà delle configurazioni organografiche, delle forme biologiche e della durata del ciclo, livelli di risposta molto differenziati; tra l'altro possono essere incluse fra le piante ornamentali specie succulente o sclerofille, particolarmente attrezzate a resistere agli stress idrici;

- agli schemi di coltivazione adottati, che possono amplificare gli effetti dello stress idrico (dalla coltivazione in piena terra a quella in contenitore e, più in generale, fuori suolo);
- ai diversi livelli di intensificazione colturale (dal floro-vivaismo intensivo a quello estensivo adottato nella ricomposizione ambientale);
- alla fase “produttiva” di molte delle specie ornamentali, che coincide con quella vivaistica e quindi iniziale della vita delle piante, durante la quale la sensibilità allo stress in parola sembra essere più accentuata;
- al diverso tipo di “prestazione” richiesta alle piante ornamentali; queste ultime, infatti, devono assicurare talora produzioni qualitativamente e quantitativamente elevate oltre che temporalmente programmate, come nel caso delle colture da fiore reciso, talora la “semplice sopravvivenza”, come nel caso di molte delle piante utilizzate negli spazi a verde, sopravvivenza che in realtà non è sempre scontata in rapporto alla frequenza e alla intensità degli stress cui queste piante vanno incontro;
- alla aumentata diffusione degli spazi a verde in ambiente urbano, anche per contrastare gli effetti dell’urbanizzazione, cui fa riscontro una accentuazione della competizione per la risorsa “acqua” con altri usi civili;
- alla valutazione degli effetti dello stress idrico che non possono essere quantificati, come avviene nelle piante “alimentari” o “utilitaristiche”, sulla base della biomassa totale e/o utile prodotta, ma devono essere giudicati, in rapporto alla specifica funzione, soprattutto tenendo conto del valore estetico espresso dalla pianta.

Nonostante l’interesse delle tematiche sottese, le questioni relative agli effetti dello stress idrico sulle piante ornamentali ed in particolare su quelle utilizzate per la sistemazione degli spazi a verde solo marginalmente sono state oggetto di studio. Anche per questo motivo e per il rilievo che esse hanno assunto nella realizzazione di spazi a verde e nell’attività vivaistica, molte delle prove sperimentali effettuate hanno riguardato arbusti ornamentali. L’opportunità di riservare una particolare attenzione a questi ultimi deriva inoltre dal fatto che essi, per specificità morfologiche e funzionali, presentano meccanismi di risposta allo stress idrico del tutto singolari.

In particolare nel lavoro di tesi, dopo una prima parte in cui sono stati esaminati alcuni aspetti relativi alle relazioni acqua-pianta-terreno, alle conseguenze dello stress idrico e ai meccanismi di risposta dei vegetali, alle peculiarità delle piante ornamentali in ordine alla problematica in oggetto, vengono discussi e analizzati i risultati di una serie di prove sperimentali che hanno specificamente riguardato:

- gli effetti dello stress idrico sulla germinazione e sullo sviluppo di plantule di girasole (*Helianthus annuus* L.);
- la risposta morfo-fisiologica di arbusti ornamentali a condizioni differenziate di stress idrico;
- i meccanismi morfo-fisiologici di recupero da stress idrico in arbusti ornamentali.

Le ricerche, in estrema sintesi, sono state rivolte allo studio degli effetti dello stress idrico, imposto o attraverso l'impiego di soluzioni osmotiche particolarmente concentrate durante la germinazione dei semi o mediante livelli differenziati di restituzione dell'acqua persa per traspirazione nel corso dei primi mesi del ciclo colturale, cioè nella fase vivaistica, su alcuni parametri morfo-anatomici e funzionali della pianta che, sulla base delle indicazioni disponibili, risulterebbero maggiormente influenzati dallo stress in oggetto. Ciò, ovviamente, al fine di individuare i possibili meccanismi di azione e quindi definire le strategie in grado di attenuarne i danni.

A. PARTE INTRODUTTIVA

1. I rapporti acqua-pianta-terreno

L'acqua è un componente essenziale delle cellule vegetali e in taluni casi anche il maggior costituente delle stesse; raggiunge circa il 10% del peso fresco in alcuni semi e supera il 95% in alcuni frutti e giovani foglie. A livello cellulare, l'acqua è il veicolo per il trasporto delle sostanze nutritive dal terreno, mediante le radici, al resto della pianta (Kozlowski, 1964; Kramer e Boyer, 1995).

In virtù della sua polarità, l'acqua è un ottimo solvente ed è in grado di sciogliere rapidamente grandi quantità di sostanze polari quali zuccheri, amminoacidi e proteine, che sono fondamentali per il metabolismo e la vita. A livello della pianta intera, l'acqua è il mezzo di trasporto dei materiali grezzi (carboidrati e nutrienti) oltre che di alcuni fitormoni necessari per la crescita e lo sviluppo degli organi della pianta stessa. Grazie all'alta concentrazione di soluti, le cellule vegetali inoltre esercitano una pressione positiva (turgore) contro le cellule adiacenti, meccanismo che nelle piante erbacee assicura il sostegno meccanico dei diversi organi.

Quando le piante perdono il loro turgore, non sono capaci più di svolgere funzioni fisiologiche fondamentali, come l'espansione cellulare e la fotosintesi. Prolungandosi il periodo di appassimento, la pianta muore.

L'alimentazione idrica riveste per il vegetale grande importanza sul piano fisiologico, tenuto conto anche della notevole quantità di acqua necessaria per il suo metabolismo. Al riguardo è opportuno ricordare che, mentre per nutrienti come l'azoto, il fosforo e il potassio le piante incorporano oltre il 90% delle quantità assorbite e che circa il 10-70% del carbonio è fotosinteticamente fissato all'interno dei nuovi tessuti, per quanto concerne l'acqua meno dell'1% di quella sottratta al terreno mediante le radici è trattenuta nella biomassa, perché la restante parte è persa tramite la traspirazione.

L'assai modesto livello di efficienza delle piante con riferimento alla utilizzazione dell'acqua è una inevitabile conseguenza della fotosintesi. Gli stomi, che consentono alla CO₂ di entrare, sono anche responsabili delle perdite idriche. Infatti la CO₂ che penetra all'interno della foglia deve attraversare le cellule vegetali

del mesofillo prima di diffondersi nei siti preposti alla carbossilazione. La superficie delle cellule che delimitano gli spazi intercellulari all'interno della foglia, attraverso le quali si ha l'evaporazione dell'acqua, in base alla specie e alle condizioni di crescita, è da 7 a 80 volte maggiore di quella della superficie fogliare esterna (Lambers *et al.*, 1998). Ciò fa sì che l'aria si saturi di vapore acqueo, che dagli spazi intercellulari del mesofillo fuoriesce all'esterno attraverso le aperture stomatiche.

La quantità di acqua presente in un sistema è un dato molto utile per determinare lo stato idrico della pianta o del suolo. Il contenuto di acqua nei tessuti della pianta è espresso come frazione dell'acqua presente nelle condizioni di pieno turgore; in questi tessuti (quando $\Psi_w = 0$), il contenuto idrico relativo è una misura particolarmente idonea ai fini della quantificazione dello stato di idratazione del vegetale in quanto strettamente correlato al volume delle cellule ed è utile in molti studi riguardanti gli effetti metabolici del deficit idrico. La misura associata allo stato idrico di una pianta o a una porzione di essa è denominata potenziale idrico (Taylor, 1968). Il potenziale idrico definisce l'energia con cui l'acqua è trattenuta dal suolo o dagli elementi che costituiscono il sistema di trasporto della pianta e ne esprime la disponibilità e quindi l'abilità a muoversi. Le condizioni di riferimento adottate per definire il potenziale idrico fanno sì che questo sia espresso, in termini dimensionali, come una pressione, quindi convenzionalmente è in genere misurato in MPa o in bar (1 MPa=10 bar). Comunemente lo stato di idratazione della pianta, in termini di potenziale idrico, viene definito come il lavoro necessario per portare l'acqua biologicamente legata a livello di potenziale di acqua pura (Slatyer e Taylor, 1960); è quindi la misura dell'energia libera dell'acqua per unità di volume. Il potenziale idrico (Ψ_w) in termini matematici può essere descritto utilizzando la seguente equazione:

$$\mu_w - \mu_w^\circ = RT \ln(a_w) + \bar{V}_w p + m_w gh$$

dove:

μ_w	potenziale chimico dell'acqua	J mol ⁻¹
μ_w°	potenziale chimico standard (per convenzione = 0) riferito all'acqua pura, a pressione atmosferica ed alla T considerata	J mol ⁻¹
R	costante dei gas (8.3143)	J mol ⁻¹ K ⁻¹

T	temperatura assoluta	°K
a_w	frazione molare dell'acqua pura posta = 1	
$\overline{V_w}$	volume di una mole d'acqua (= $18 \cdot 10^{-6}$)	$^3 \text{ mol}^{-1}$
P	pressione atmosferica	$\text{m}^3 = \text{Pa}$
m_w	massa molare parziale dell'acqua (18.0160)	g mol^{-1}
g	accelerazione gravitazionale	m s^{-2}
h	altezza	m

Dividendo per il volume molare parziale dell'acqua si ottiene il Ψ_w per unità di volume J /m^3 (= Pa):

$$\frac{\mu_w}{V_w} - \frac{\mu_w^0}{V_w} = \frac{RT}{V_w} \ln(a_w) + \frac{PV}{V_w} + \frac{m_w gh}{V_w}$$

semplificando:

$$\psi_w = \frac{RT}{V_w} \ln(a_w) + P + \frac{m_w gh}{V_w}$$

i cui termini corrispondono alle diverse componenti del potenziale idrico:

$$\psi_w = -\pi + P + \rho_w gh$$

L'equazione di cui sopra equivale a dire che il potenziale dell'acqua (ψ_w) di una cellula o di un tessuto vegetale è uguale alla somma algebrica della componente osmotica (ψ_π), della componente idrostatica (ψ_p) e della componente gravitazionale (ψ_h), in cui:

Ψ_w = potenziale idrico totale MPa

Ψ_π = potenziale osmotico (= - π) MPa

Ψ_p = potenziale di pressione idrostatica (= P) MPa

Ψ_h = potenziale gravitazionale (= $\rho_w gh$) MPa

e precisamente:

ρ_w = densità dell'acqua (998.2 a 20°C) k gm^{-3}

g = accelerazione gravitazionale m s^{-2}

h = altezza m

La *componente osmotica* (o potenziale osmotico Ψ_{π}) rappresenta l'effetto dei soluti disciolti nella soluzione sul potenziale idrico a seguito dell'abbassamento dell'energia libera dell'acqua; il suo valore è sempre negativo. Si può dimostrare che il potenziale osmotico è legato alla frazione molare dell'acqua (x_w) o alla sua attività (a_w):

$$\psi_{\pi} = \frac{RT}{V_w} \ln(\phi_w x_w) = \frac{RT}{V_w} \ln(a_w)$$

dove ϕ_w è il coefficiente di attività che misura la devianza da una soluzione ideale.

Quando la concentrazione dei soluti aumenta, x_w e Ψ_{π} decrescono. Una modificazione assai utile dell'equazione, che assicura risultati molto affidabili per diverse soluzioni biologiche, può essere ottenuta mediante l'applicazione della relazione di Van't Hoff :

$$\psi_{\pi} = -\pi = -RTC_s$$

in cui:

R = costante dei gas

T = temperatura assoluta

C_s = concentrazione totale dei soluti espressa come osmolarità, cioè come numero di moli di soluti totali disciolti in un litro di acqua, mol/L.

A mano a mano che tra due successive irrigazioni l'acqua viene persa per evapotraspirazione, si innalza la concentrazione dei sali, facendo aumentare lo stress idrico ed osmotico (Hsiao, 1973).

La *componente idrostatica* (o *pressione idrostatica* Ψ_p) si riferisce alla pressione esercitata dall'acqua sul sistema e può essere negativa (ad esempio nei vasi xilematici e nelle pareti cellulari) o positiva (turgore cellulare). La pressione idrostatica si misura come deviazione dalla pressione ambientale. All'interno delle cellule la pressione idrostatica è positiva, si parla quindi di *pressione di turgore*, i cui valori normalmente sono compresi tra 0.5 e 1 mol.

La *componente gravitazionale* (Ψ_h) è legata alla gravità, che fa sì che l'acqua tenda a muoversi verso il basso, a meno che la forza di gravità dell'acqua stessa non venga contrastata da una forza uguale ed opposta. L'effetto della gravità sul potenziale idrico dipende dall'altezza (h) dell'acqua rispetto al piano di

riferimento, dalla densità dell'acqua e dall'accelerazione gravitazionale. Possiamo quindi scrivere la relazione come:

$$\psi_g = \rho_w g h$$

dove:

ρ_w = densità dell'acqua al di sopra del piano di riferimento (998.2 a 20°C)

h = altezza dal piano di riferimento

g = accelerazione gravitazionale.

La componente gravitazionale è di limitata importanza ed è spesso omessa quando i dislivelli che l'acqua deve superare sono modesti; è il caso, ad esempio, delle piante erbacee per le quali essa di norma non viene considerata. La sua incidenza diventa rilevante solo per gli alberi di notevole altezza, in quanto il potenziale gravitazionale diminuisce di 0.1 MPa ogni 10 metri d'altezza.

La *componente matriciale* (Ψ_m) fa riferimento alla forza con la quale l'acqua è trattenuta sulle superfici dei corpi, come cellule vegetali, particelle del suolo o colloidali. Il potenziale matriciale ha sempre un valore negativo (zero nei terreni saturi d'acqua), perché questa forza riduce la tendenza delle molecole d'acqua a reagire chimicamente o ad evaporare (Taiz e Zeiger, 1996). Il potenziale di matrice non è una forza che si aggiunge a quelle prima indicate poiché i suoi effetti si esercitano su Ψ_π e Ψ_p (Passioura, 1980; Nobel, 1991). Nel caso di cellule con pareti cellulari idratate il potenziale matriciale viene omesso.

Uno strumento relativamente veloce per stimare il potenziale idrico di organi della pianta, come germogli e foglie, è rappresentato dalla camera a pressione. Questa apparecchiatura è stata ideata da Henry Dixon del Trinity College, a Dublino, ma resa funzionale da Scholander che la ha migliorato sul piano della progettazione e ne ha reso più pratico l'uso (Scholander *et al.*, 1965). La camera a pressione valuta la pressione idrostatica negativa (tensione) presente nello xilema, in considerazione del fatto che il valore del potenziale idrico dello xilema è ritenuto abbastanza vicino al potenziale idrico medio dell'organo intero.

La disponibilità di acqua per la pianta nel terreno dipende principalmente dalla quantità di acqua che viene immagazzinata nel suolo e dal suo potenziale. Il contenuto idrico e la velocità di movimento dell'acqua nel suolo dipendono prevalentemente dal tipo e dalla struttura del substrato.

Il terreno lega l'acqua con una forza, detta tensione, che in genere assume valori negativi. In condizioni di terreno non saturo, il potenziale idrico è sempre negativo e di conseguenza la pianta deve esercitare uno sforzo per assorbire l'acqua. A determinare il potenziale idrico concorrono diversi fattori, fra i quali la presenza di soluti nell'acqua.

In condizioni ordinarie il potenziale idrico si identifica approssimativamente con il potenziale matriciale, che considera le forze di interazione fra l'acqua e le molecole di una fase solida a cui aderisce, come quelle di una particella di suolo o della parete cellulare. Nel caso di suoli con un elevato accumulo di sali sarà determinante il potenziale osmotico, che arriva a prevalere su quello matriciale; infatti un aumento della salinità di acqua causa un aumento della pressione osmotica circolante, che si traduce in una ridotta disponibilità di acqua per le piante.

In terreni con caratteristiche simili e stesso contenuto idrico, ma uno di questi privo sali, la pianta sarà in grado di estrarre ed usare più acqua da quest'ultimo che non da quelli salini (Barbieri e De Pascale, 1992). Inoltre, man mano che tra le successive irrigazioni l'acqua viene persa per evapotraspirazione, si ha un incremento della concentrazione dei sali e di conseguenza una riduzione della disponibilità di acqua, con accentuazione del deficit idrico e degli effetti osmotici.

Il potenziale idrico di suoli non salini alla capacità di campo è prossimo allo zero (-0.01 a -0.03 MPa).

L'acqua immagazzinata nel suolo è di fondamentale importanza non solo per la crescita della pianta ma anche per i nutrienti che sono disciolti nella soluzione circolante. Nei terreni leggeri le radici esplorano una larga frazione di volume di suolo, quindi la quantità di acqua che è disponibile per la pianta è relativamente elevata. In suoli pesanti le radici sono incapaci di estendersi nel terreno e tendono a rimanere circoscritte ad una limitata parte della massa del substrato, per cui la quantità di acqua disponibile per la pianta è più modesta. I movimenti dell'acqua tra il suolo e le radici possono essere ostacolati da incompleto contatto radici-suolo, causato ad esempio dalla presenza di aria o dalla contrazione degli apparati radicali durante i periodi di siccità. In condizioni di suolo asciutto la superficie della radice può allontanarsi dalle particelle del suolo che trattengono l'acqua e la scarsa adesione delle radici dal terreno diventa un elemento di osta-

colo al flusso dell'acqua dal suolo alla pianta. Quest'ultima incrementa la conduttanza radicale principalmente tramite la produzione di nuove radici; un ruolo fondamentale hanno al riguardo i peli radicali, che permettono di mantenere e aumentare il contatto tra suolo e radici. In terreni estremamente asciutti, dove il potenziale idrico del substrato è più basso rispetto a quello della pianta ed essa non è più in grado di estrarre acqua dal suolo, può risultare utile ridurre la conduttanza radicale. Ad esempio, i cactus in estate perdono i peli radicali e così preven- gono le perdite d'acqua da parte della pianta ad opera del suolo; dopo una pioggia, invece, sono capaci nell'arco di sole 24 ore di produrre nuovi peli radicali e di utilizzare così le risorse idriche resesi disponibili (Nobel, 1996).

Diverse piante presentano invece radici contrattili, in grado ridurre la loro lunghezza e incrementare invece la larghezza, ciò che permette alla pianta di mantenere il contatto idraulico con il terreno circostante. Durante la contrazione delle radici in *Hyacinthus*, le cellule corticali adulte aumentano il diametro e diminuiscono la lunghezza (Pritchard, 1994).

Dal suolo l'acqua nella pianta viene trasportata fondamentalmente per flusso di massa; il movimento dell'acqua nei vasi xilematici è paragonabile a quello di una massa che attraversa una tubazione e può essere rappresentata dall'equazione di Hagen Poiseuille:

$$J_v = \frac{\Delta P \pi r^4}{8\eta}$$

dove:

J_v	= velocità del flusso	$\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$
r	= raggio della tubazione	m
η	= viscosità del liquido	Pa s
ΔP	= differenza della pressione idrostatica	Pa m^{-1}

Questa equazione mostra che la conduttanza idraulica è proporzionale alla quarta potenza del diametro del tubo.

L'acqua può fluire dall'epidermide all'endodermide delle radici attraverso due vie: apoplastica e cellulare. Nel primo caso l'acqua si muove esclusivamente attraverso la parete cellulare senza attraversare nessuna membrana (Taiz e Zeiger, 1996). Con il termine apoplasto intendiamo il sistema continuo di pareti cellu-

lari e di spazi aeriferi intercellulari dei tessuti della pianta. Il movimento dell'acqua attraverso la via apoplastica è bloccato dalle bande del Caspary dell'endodermide, che sono strisce di parete cellulare radiale impregnate da una sostanza idrofoba: la suberina.

La via cellulare può realizzarsi in due modi: attraverso la via transmembrana e mediante la via simplastica. La via transmembrana è quella seguita dall'acqua allorché entra da una parte della cellula e ne esce dall'altra. In questo caso il liquido attraversa, in ogni cellula che incontra nel suo cammino, almeno due membrane. Nella via simplastica, l'acqua si muove da una cellula a quella successiva tramite i plasmodesmi. Il simplasto è rappresentato dalla continuità di tutto l'intreccio dei citoplasmi cellulari collegati dai plasmodesmi.

Il *trasporto a lunga distanza* avviene principalmente tramite i vasi xilematici; è all'interno di questi ultimi che l'acqua viene trasportata dalle radici agli apici meristemati, grazie ad una differenza di potenziale idrico tra la soluzione del terreno e la linfa presente nello xilema.

Le cellule conduttrici dello xilema hanno una conformazione anatomica che permette loro di trasportare notevoli quantità di acqua con grande efficienza. Nello xilema troviamo le tracheidi e gli elementi vasali. Le tracheidi sono delle cellule allungate e fusiformi che comunicano con le tracheidi contigue tramite le punteggiature. Sono solitamente lunghe 5 mm ed hanno un diametro compreso tra i 15 e gli 80 μm . Gli elementi vasali sono costituiti da file di cellule che formano tubi continui la cui lunghezza varia da pochi cm a diversi metri e presentano un diametro che oscilla dai 20 ai 500 μm .

Le trachee conducono l'acqua più velocemente rispetto le tracheidi; infatti si può arrivare a 1-2 m l'ora nelle conifere, che hanno nel legno solo tracheidi, e a 100-150 m l'ora in alcune liane che hanno trachee di eccezionale larghezza (Longo, 1986).

Lo spostamento dell'acqua dallo xilema ai tessuti circostanti si configura come un *trasporto a breve distanza* e può avvenire per via sia apoplastica che simplastica.

Nella pianta l'acqua giunge alle foglie tramite lo xilema dei fasci vascolari fogliari, che si ramifica in una rete di venature che attraversano le lamine. È sulla superficie delle pareti cellulari delle foglie che si sviluppa la pressione negativa

che causa il movimento ascensionale xilematico dell'acqua. Le cellule del meso-fillo fogliare sono a diretto contatto con l'atmosfera tramite un esteso sistema di spazi aeriferi intercellulari. Inizialmente l'acqua evapora da una sottile pellicola che avvolge questi spazi aeriferi, man mano che l'acqua viene dispersa nell'aria l'acqua che resta viene trascinata verso gli interstizi della parete cellulare. La superficie aria-acqua diventa ricurva e forma dei menischi tondeggianti; la tensione di superficie dà origine ad una tensione negativa dell'acqua. Quando l'acqua evapora dalle superfici delle pareti cellulari che delimitano gli spazi intercellulari all'interno della foglia, durante la traspirazione, è sostituita da acqua proveniente dall'interno delle cellule. Quest'acqua si diffonde attraverso la membrana plasmatica, che è facilmente permeabile a questo liquido ma non ai soluti della cellula. Il risultato è che in questo modo la concentrazione di questi ultimi tende ad aumentare facendo abbassare il potenziale idrico della cellula stessa, che pertanto diventa sempre più negativo. Si determina quindi un gradiente di potenziale idrico tra questa cellula e le cellule adiacenti più sature che, conseguentemente, le cedono acqua. Queste cellule, a loro volta, richiamano acqua da altre cellule vicine finché tale concatenamento di eventi non raggiunge una tracheide.

Strettamente legato alla traspirazione è l'assorbimento di acqua attraverso le radici, poiché la perdita di acqua da parte di queste ultime fa sì che il potenziale idrico delle stesse si abbassi, aumentando la loro capacità di assorbire acqua dal terreno.

Di fatto ogni abbassamento di potenziale idrico nella soluzione circolante del terreno determinerà un decremento del gradiente rispetto a quello delle radici, cui farà riscontro un minore assorbimento, a meno che le radici non siano in grado di adattarsi abbassando ulteriormente il proprio potenziale, così come avviene nelle piante sottoposte a stress salino, che accumulano ioni inorganici o soluti compatibili per effettuare l'aggiustamento osmotico. Dato il continuum suolo-pianta-atmosfera si avrà un abbassamento del potenziale idrico in tutta la pianta.

La pianta, infatti, può essere considerata un sistema idraulico continuo, che mette in connessione l'acqua presente nel suolo con il vapore acqueo contenuto nell'atmosfera. Il trasporto dell'acqua attraverso il suolo-pianta-atmosfera, si realizza in un continuum suolo-pianta-aria che è interconnesso attraverso un film di acqua continuo. L'acqua si muove attraverso la pianta lungo un gradiente, da

un alto a un basso potenziale idrico (se il trasporto avviene attraverso una membrana semipermeabile), da una alta a una bassa pressione idrostatica (se non sono coinvolti questi tipi di membrane) o da una alta a una bassa pressione parziale di vapore acqueo (Lambers *et al.*, 1998). Van den Honert, nel 1948, formulò il concetto di continuum suolo-pianta-atmosfera (CSPA), secondo cui nel passaggio dell'acqua da suolo ad atmosfera si incontrano una serie di resistenze. Analogamente al flusso di corrente in una rete di resistenze elettriche (Legge di Ohm), il flusso idrico può essere descritto come segue:

$$E = \frac{\psi_s - \psi_l}{R_s + R_r + R_{st} + R_l} = \frac{\psi_s - \psi_r}{R_s} = \frac{\psi_r - \psi_{st}}{R_{st}} = \frac{\psi_{st} - \psi_x}{R_{st}} = \frac{\psi_x - \psi_l}{R_l}$$

dove:

E è il flusso dell'acqua attraverso il sistema e dipende dalla differenza di potenziale dell'acqua (Ψ) tra due punti divisa la resistenza (R) interposta al flusso stesso.

L'acqua si muove dal suolo alle radici della pianta, da punti a più alto potenziale idrico a punti a più basso potenziale; di norma il flusso seguirà la direzione dal suolo ($\Psi_m = -0.01 \div -0.15$ MPa) verso l'atmosfera ($\Psi_{atm} = -50 \div -100$ MPa) passando attraverso la pianta (fig. 1).



fig. 1 – Movimento dell'acqua dal suolo alla pianta.

2. Lo stress idrico e i meccanismi di risposta

2.1 Stress idrico

Il termine “stress”, sebbene difficile da definire da un punto di vista fisiologico, è comunemente usato per indicare qualsiasi fattore negativo esterno che inibisce il normale funzionamento e il benessere di una pianta (Jackson *et al.*, 1981; Jones e Jones, 1989). L'espressione stress idrico è riferita alla condizione in cui le cellule vegetali e i tessuti perdono il loro pieno turgore. Ciò accade quando la cessione di acqua per traspirazione supera l'assorbimento della stessa (Kramer, 1969) e può verificarsi allorché la disponibilità di acqua nel suolo è bassa e quindi l'alimentazione idrica risulta insufficiente; il fenomeno può avvenire anche quando la temperatura ambientale e il livello di radianza sono elevati, il che comporta un eccessivo incremento della traspirazione.

Un ambiente stressante per una pianta può non esserlo per un'altra: le piante xerofite e quelle mesofite, ad esempio, che hanno il loro punto di appassimento rispettivamente a -70 bar e a -15 bar, man mano che il terreno si asciuga mostrano segni di stress idrico molto differenti, ovviamente molto più accentuati per le seconde che per le prime.

Nel corso della coltivazione le piante sono spesso esposte a stress ambientali. Di solito sono diversi i fattori di stress che agiscono simultaneamente sulla pianta, come effetto combinato di elevate temperature, assenza d'acqua, alto livello di radianza (Yordanov *et al.*, 2000)

Sebbene, come già rilevato, l'acqua sia la molecola più abbondante presente sulla superficie terrestre, la sua disponibilità è il fattore che maggiormente condiziona la produzione delle piante su scala globale (Lambers *et al.*, 1998). La scarsa disponibilità di acqua, infatti, limita la produttività in molti ecosistemi naturali, soprattutto nei climi secchi (fig. 2).

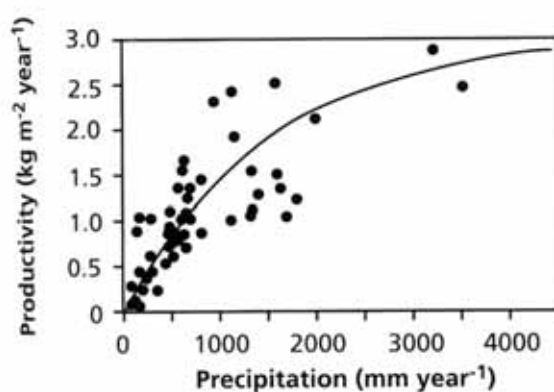


fig. 2 – Correlazione fra produttività primaria e precipitazioni per i principali ecosistemi del mondo (Lieth, 1975).

Per avere contezza del fenomeno basti ricordare come le perdite di produzione in agricoltura dovute a stress idrico siano stimate superiori a quelle determinate da tutti gli altri fattori ambientali nel loro insieme (Boyer, 1985).

Periodi di deficit idrico del suolo o dell'atmosfera si possono verificare spesso durante il ciclo vitale di una pianta anche al di fuori delle regioni aride e semi aride, come avviene ad esempio nel caso delle foreste decidue (Law *et al.*, 2000; Wilson *et al.*, 2001) o delle foreste pluviali delle aree temperate (Grace, 1999).

Gli effetti dello stress idrico si manifestano nella pianta attraverso una serie di modificazioni di ordine morfo-anatomico e fisiologico. In genere il potenziale idrico delle foglie si abbassa in presenza di stress idrico (Turner, 1979). Tale decremento determina la chiusura degli stomi e la riduzione della traspirazione (Huang e Fry, 1999) con conseguente incremento della temperatura superficiale della foglia a scapito dei processi biochimici. La riduzione del tasso di traspirazione riduce inoltre l'assimilazione di CO₂ (Flexas *et al.*, 1998; Sánchez-Blanco *et al.*, 2004; Lizana *et al.*, 2006; Tambussi *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2007). È stato anche osservato che lo stress idrico riduce l'assorbimento dei nutrienti. Stress idrici piuttosto intensi influenzano l'accumulo di biomassa (Banon *et al.*, 2004), limitano la produttività delle piante e le rese, riducendo la fotosintesi e la crescita delle foglie (Blum, 1997), e possono anche influenzare la partizione della biomassa nelle diverse porzioni delle piante (Hsiao, 1981; Boyer, 1982; Saini e Lalonde, 1998). Piante sottoposte a stress idrici appaiono anche più suscettibili nei confronti delle malattie (Blaker e MacDonald, 1981; Erbaugh *et al.*, 1995).

Le risposte delle piante alla scarsità d'acqua sono molto complesse e causano cambiamenti adattativi e/o effetti in grado di compromettere la stessa sopravvivenza. La riduzione della crescita determinata dalla bassa disponibilità idrica è principalmente dovuta alla modificazione in negativo del bilancio del carbonio, che dipende dall'equilibrio tra fotosintesi e respirazione (Lambers *et al.*, 1998).

Nell'ambiente mediterraneo, in cui la carenza idrica è piuttosto frequente, le piante hanno sviluppato numerosi meccanismi di adattamento alla scarsa disponibilità di acqua. Questi adattamenti sono legati, ad esempio, alla formazione di apparati radicali profondi, alla sclerofillia in alberi e arbusti sempreverdi, alla

perdita completa dell'apparato fogliare durante la stagione estiva (afillia), alla anticipazione del ciclo riproduttivo in erbacee annuali e geofite prima dell'arrivo del periodo secco (Ehleringer e Mooney, 1983).

In aggiunta a questi tratti bio-morfologici, le piante mediterranee manifestano adattamenti fisiologici, come il controllo stomatico, la limitazione dell'attività fotosintetica, la fotorespirazione.

I meccanismi con cui la pianta riesce a contrastare gli effetti della carenza idrica vengono comunemente distinti in "evitanza" (*drought avoidance*) e in "tolleranza" (*drought tolerance*). Considerato che i suddetti termini inglesi sono entrati ed ampiamente utilizzati nella letteratura scientifica italiana, essi di seguito saranno impiegati anche nella presente trattazione.

In realtà le modalità con le quali le piante si adattano a condizioni di scarsa disponibilità idrica sono assai numerose (fig. 3), il che rende più complessi i tentativi di classificazione della risposta delle piante stesse.

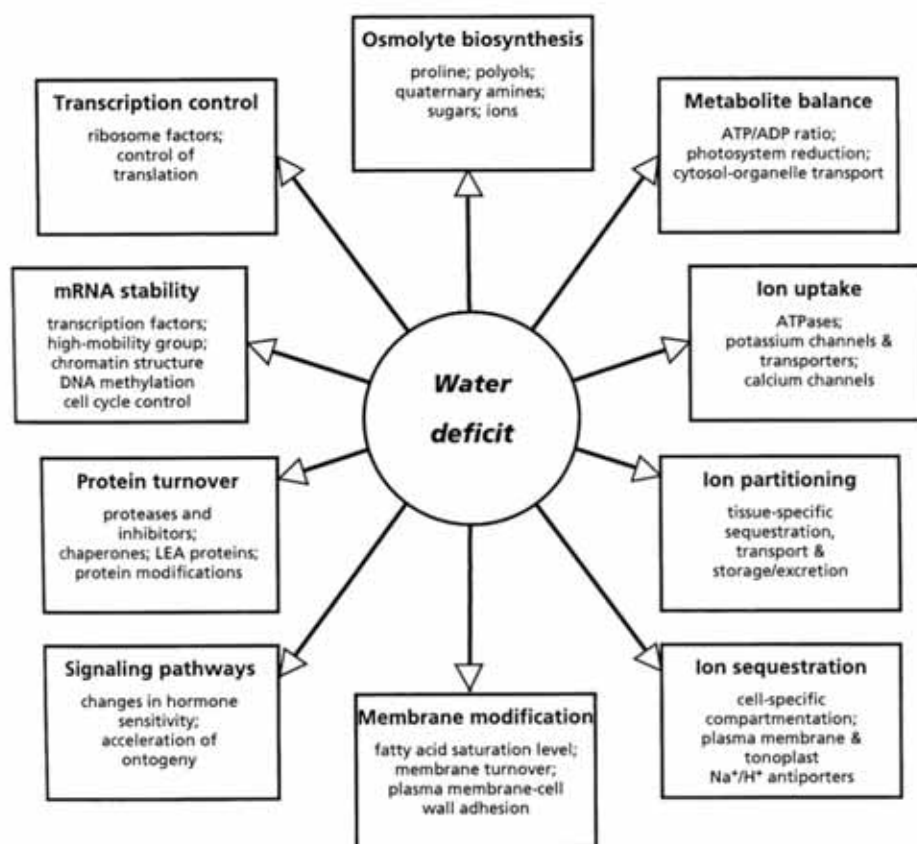


fig. 3 – Possibili meccanismi di risposta al deficit idrico (Lambers et al., 1998).

Per classificare le piante particolarmente idonee a sopravvivere agli stress idrici, cioè le xerofite, sono stati ad esempio proposti nel tempo diversi criteri, (Kearney e Shantz, 1911; Maximov, 1929; Levitt, 1980) che, sulla base delle differenti nicchie ecologiche occupate dalle specie, fanno riferimento alla “fuga dalla siccità, *drought escaping*”, alla “elusione della siccità, *drought evading*” o alla “resistenza alla siccità, *drought enduring*” (Jones, 1983).

2.2 Meccanismi di risposta

Come richiamato in precedenza, le strategie adottate dalle piante per far fronte alla siccità normalmente coinvolgono un insieme di meccanismi di *avoidance* e *tolerance* e variano con la specie e nell’ambito di quest’ultima spesso anche con il genotipo.

A causa delle difficoltà di assegnare le piante ad un gruppo piuttosto che a un altro, si è ritenuto che l’approccio più utile sia quello di fare riferimento al meccanismo che maggiormente contribuisce alla capacità della pianta di adattarsi a condizioni di siccità, non escludendo la possibilità che, a questo fine, essa possa disporre di meccanismi diversi (Jones, 1980).

Questi ultimi, secondo Jones, possono essere classificati in tre tipologie:

- a) *Stress avoidance*: sono quei meccanismi che minimizzano il verificarsi di danni da deficit idrico, grazie al mantenimento di un elevato contenuto di acqua nei tessuti.
- b) *Stress tolerance*: comprendono tutti quegli adattamenti fisiologici che permettono alle piante di continuare le funzioni vitali nonostante la presenza di carenza idrica.
- c) *Efficienza dei meccanismi*: consistono nell’ottimizzazione delle risorse, in particolare dell’acqua, per permettere alle piante stesse di superare periodi di carenza.

I meccanismi di *stress avoidance*, ad esempio, comprendono le modificazioni della superficie fogliare o dell’orientamento e dell’anatomia delle foglie (Jones, 1980). *Stress tolerance* coinvolge almeno due meccanismi, cambiamento della concentrazione osmotica e dell’elasticità e proprietà dei tessuti (Munns, 1988; Savé *et al.*, 1993).

Una possibile schematizzazione di questi meccanismi è riportata in tabella 1.

tab. 1 – *Meccanismi di resistenza al secco (Fonte: Jones, 1983).*

1. *Avoidance* del deficit idrico da parte delle piante
 - (a) *Drought escape* – ciclo biologico breve, periodo di dormienza.
 - (b) *Conservazione dell'acqua* – foglie piccole, area fogliare modesta, chiusura stomatica, alta resistenza cuticolare, limitato assorbimento della radiazione.
 - (c) *Efficace assorbimento dell'acqua* – apparato radicale espanso, profondo e denso.
 2. Tolleranza al deficit idrico da parte della pianta
 - (a) *Mantenimento del turgore* – adattamento osmotico, modulo a bassa elasticità.
 - (b) *Soluti protettivi, enzimi tolleranti la disseccazione, ecc.*
 3. Meccanismi di efficienza
 - (a) *Uso efficiente dell'acqua disponibile.*
 - (b) *Massimizzazione dell'harvest index.*
-

2.2.1. Avoidance

Fra i meccanismi di *avoidance*, come ricordato in tabella 1, vi è il *drought escape*. Le piante che rapidamente completano il loro ciclo vitale o almeno il loro ciclo riproduttivo possono, infatti, svilupparsi durante il periodo in cui le risorse idriche del terreno sono favorevoli e quindi evitare i periodi di siccità. Questo meccanismo è tipico delle piante effimere del deserto, che sono in grado di completare il loro ciclo biologico, dalla germinazione alla maturazione dei semi, in un arco temporale assai breve, compreso tra 4 e 6 settimane, e non necessitano pertanto di specifici dispositivi di resistenza allo stress idrico. Walter e Stadelmann (1974) hanno tuttavia dimostrato che piante annuali degli ambienti desertici posseggono un potenziale osmotico più basso rispetto a quello degli arbusti perennanti che vivono nei suddetti ambienti. Mulroy e Randel (1977) hanno individuato inoltre una serie di adattamenti morfologici e fisiologici al deficit idrico in alcune annuali presenti nel deserto. Molti di questi non sono adattamenti al deficit idrico in sé, ma hanno lo scopo di ostacolare la germinazione dei semi dopo piogge non sufficientemente abbondanti o favorire la germinazione e l'accrescimento delle piante allorché le condizioni ambientali sono ottimali.

Adattamenti simili, ma meno marcati, si riscontrano in alcune specie coltivate; la maggior parte delle cultivar resistenti alla siccità spesso sono quelle che fioriscono e maturano più rapidamente, evitando così il sopraggiungere della sta-

gione secca. Diverse annuali mostrano al riguardo una risposta dinamica, essendo in grado di fiorire anticipatamente se soggetti a stress idrico. Derera *et al.* (1969) hanno osservato in diverse cultivar di grano coltivato in condizioni di siccità una correlazione negativa tra resa in granella e giorni per l'emergenza delle auricole ed hanno concluso che tra il 40 e il 90% delle differenze registrate nelle rese erano dovuti alla diversa precocità.

Un'altra strategia di *avoidance* è connessa alla capacità che hanno le piante di conservare quantitativi di acqua sufficienti al completamento del loro ciclo vitale.

Le piante che sono in grado di limitare le perdite d'acqua sono state definite "*water-savers*", risparmiatrici d'acqua, (Levitt 1980) e comprendono numerose specie che sono comunemente considerate xerofite.

Tra gli adattamenti che riducono al minimo la traspirazione possiamo ricordare: l'aumento dello spessore della cuticola, il che determina una bassa conduttanza della stessa; la diminuzione della dimensione delle foglie con riduzione della superficie traspirante (in alcuni casi si può osservare l'assenza totale di foglie, come ad esempio nella ginestra comune, *Spartium junceum* L., in cui la funzione clorofilliana è svolta dallo stelo completamente inverdito); l'elevata riflessione della luce da parte delle foglie e comunque un modesto assorbimento delle radiazioni; la bassa conduttanza stomatica, legata alla chiusura degli stomi o alla presenza di stomi molto piccoli, infossati e piuttosto radi sulla superficie fogliare.

Il principale meccanismo attraverso il quale le piante regolano le perdite d'acqua è comunque il controllo stomatico. Al riguardo è stato ampiamente dimostrato che la densità stomatica è tra i principali parametri ecofisiologici della risposta delle piante a diversi fattori quali la tolleranza alla siccità (Jones, 1977), l'efficienza di uso dell'acqua (Ferris *et al.*, 1996) e la conduttanza stomatica (Pearson *et al.*, 1995). La densità stomatica, inoltre, dipende dalle condizioni ambientali, ed in particolare dalla luce, dall'ombreggiamento, dalla CO₂, dall'umidità relativa dell'aria e dalla disponibilità idrica del terreno (Smith *et al.*, 1989; Romero-Aranda *et al.*, 1994; Beerling *et al.*, 1997).

Le risposta degli stomi allo stress idrico è fondamentale sia per la sopravvivenza della pianta che per l'efficienza della stessa in termini di produzione primaria. La chiusura stomatica è il primo e più importante strumento di difesa della

pianta allorché esposta a stress idrici. Le cellule-guardia possono regolare la loro apertura per limitare le perdite traspirative e, allo stesso tempo, mantenere una certa capacità fotosintetica. Quando il potenziale idrico di una foglia raggiunge un determinato valore soglia, le cellule di guardia degli stomi perdono turgore e si chiudono. La maggiore resistenza alla perdita d'acqua generalmente previene il determinarsi di bassi potenziali idrici, che possono causare danni al metabolismo del vegetale (Crafts, 1968).

In molti casi un potenziale idrico fogliare molto negativo è quello che più di tutte le altre condizioni ambientali attiva la chiusura degli stomi (Stålfelt, 1955). In una situazione di stress idrico, inizialmente, il primo effetto che si determina è una parziale e momentanea apertura degli stomi; ciò come conseguenza di un temporaneo afflosciamento delle cellule circostanti e di un aumento del turgore delle cellule di guardia. Questa fase è tuttavia passeggera considerato che, se lo stress si prolunga, l'acqua viene perduta anche dalle cellule di guardia e, conseguentemente, gli stomi si chiudono progressivamente, in un movimento definito idropassivo, in quanto è legato direttamente alla disponibilità idrica piuttosto che all'attività metabolica delle suddette cellule.

Una seconda modalità di chiusura degli stomi, definita idroattiva, avviene quando si disidratano la foglia intera e/o le radici e dipende dai processi metabolici a carico delle cellule di guardia. Il meccanismo di perdita dei soluti dalle cellule di guardia è innescato dalla diminuzione dello stato idrico del resto della foglia, ma ci sono prove evidenti che anche l'acido abscissico ha una funzione importante in questo processo.

Le piante CAM, e soprattutto le succulente desertiche, rappresentano l'esempio più evidente di controllo delle perdite idriche tramite la chiusura stomatica; gli stomi sono molto sensibili ad una diminuzione del potenziale idrico totale e tendono ad aprirsi di notte, quando le perdite di acqua per questa via sono minime e quelle per via cuticolare sono estremamente basse (Ting 1976; Nobel, 1976, 1977).

Nobel (1977), in particolare, ha dimostrato che la durata dell'apertura degli stomi nei fusti di cactus (*Ferocactus acanthodes*), nell'arco delle 24 ore, si andava riducendo con l'aumentare del tempo trascorso dopo l'evento piovoso; la pianta era in grado di non fare aprire gli stomi perfino per circa 40 giorni consecuti-

tivi quando il suo potenziale idrico era più alto di quello del suolo. Grazie a questo meccanismo, circa 7 mesi dopo il verificarsi della precipitazione, il potenziale idrico totale delle piante si era abbassato solamente da -1 a -6 bars sebbene il terreno, nella zona prossima alle radici, presentasse un potenziale di -90 bars (Nobel, 1977). Risultati simili sono stati ottenuti in *Opuntia basilaris* (Szarek e Ting, 1974).

Le piante coltivate mostrano un intervallo nella sensibilità stomatica al deficit idrico abbastanza ampio. Turner (1974a) e Turner e Begg (1978) hanno trovato un range di chiusura stomatica compreso tra -8 bars nel fagiolo e -28 bars nel cotone. Il valore in corrispondenza del quale si attiva la chiusura degli stomi varia con la posizione (Turner, 1974b; Millar e Denmead, 1976) e l'età della foglia (Frank *et al.*, 1973), con le condizioni di crescita (Jordan e Ritchie, 1971; Beadle *et al.*, 1978) e con l'andamento dello stress cui è andata incontro la pianta (McCree, 1974; Brown *et al.*, 1976; Thomas *et al.*, 1976; Turner *et al.*, 1978). In ogni caso molto importante è l'influenza della specie; differenze sono state inoltre talvolta riscontrate in rapporto alle cultivar per alcune colture come il sorgo, anche se modeste (Blum, 1974; Blum e Sullivan, 1974; Henzell *et al.*, 1976).

È comunque da non trascurare il fatto che, sebbene la chiusura degli stomi costituisca per la pianta un efficace strumento per ridurre la perdita d'acqua e mantenere elevato il contenuto idrico dei tessuti, soprattutto quando questo processo si realizza integralmente e la resistenza cuticolare è elevata, la riduzione degli scambi gassosi ha anche effetti negativi perché impedisce la fotosintesi. La chiusura stomatica può determinare inoltre un aumento della temperatura fogliare che può ridurre l'efficienza d'uso dell'acqua (Gates, 1968; Begg e Turner, 1976).

Un'altra strategia per contenere le perdite idriche è la riduzione della quantità di radiazioni luminose intercettate, grazie ai movimenti delle foglie. In diverse piante questo obiettivo è raggiunto tramite l'inclinazione verso il basso della lamina, il paralleleotrofismo e l'arrotolamento della foglia (Morris 1989; Nobel 1991, Pereira e Chaves, 1993).

Il movimento passivo delle foglie riduce l'intercettazione delle radiazioni solari (Begg e Turner, 1976), contenendo così l'incremento di temperatura foglia-

re conseguente alla chiusura stomatica (Gates, 1968) e prevenendo l'ulteriore aumento del deficit idrico.

Le foglie, se la disponibilità di acqua è adeguata alle esigenze della pianta, seguono i movimenti del sole e si dispongono in modo perpendicolare alle radiazioni incidenti; in condizioni di deficit idrico, invece, esse vengono orientate parallelamente alle radiazioni incidenti. Questi movimenti di paralleotrofismo sono stati riscontrati in fagiolo (Dubetz, 1969).

In diverse cereali, quali il sorgo e il riso, sono stati osservati fenomeni di arrotolamento fogliare (Matthews *et al.*, 1990). Questo processo, nelle piante soggette a stress idrico, risulta assai efficace ai fini della protezione delle foglie dalla eccessiva insolazione (Corlett *et al.*, 1994); grazie alla riduzione della captazione della luce si può avere inoltre una diminuzione del tasso di traspirazione nell'ordine del 46-83% (Oppenheimer, 1960; Begg, 1980). Si tratta di un meccanismo di "avoidance" assai efficace, grazie alla rapidità con cui esso si realizza, che è frequentemente messo in atto dalle piante presenti nelle regioni aride (Clarke, 1986). Nelle colture cerealicole, per effetto dell'arrotolamento delle foglie, è stato riscontrato un aumento della resistenza al deficit idrico (Townley-Smith e Hurd 1979) e nel grano in particolare una riduzione della superficie di captazione delle radiazioni del 41-48 % (Clarke, 1986). Un effetto analogo è stato osservato in una pianta ornamentale da fogliame (*Ctenanthe setosa*), in cui tale riduzione è stata addirittura del 61-65% (Turgut e Kadioglu, 1998). L'arrotolamento è facilitato da cellule specializzate "bulliformi" che funzionano da "perno" per la restante parte della foglia.

La pubescenza fogliare è un tratto morfologico molto importante nelle piante soggette a stress idrico, anche perché svolge una efficace funzione di difesa da fattori biotici e abiotici, in particolare fisici e chimici (Johnson, 1975). In comunità naturali, la tomentosità o l'aumento della presenza di peli al crescere dell'aridità sono considerati adattamenti al deficit idrico (Ehleringer *et al.*, 1976). È stato osservato, tra l'altro, che quest'ultimo promuove un incremento della pelosità della foglia in diverse varietà di girasole (Begg e Turner, 1976) e grano (Quarrie e Jones, 1977).

Una ulteriore strategia per ridurre le perdite idriche è la riduzione della superficie traspirante della pianta. Poiché l'evaporazione è correlata linearmente,

almeno fino alla completa copertura del suolo, all'area fogliare, la diminuzione di quest'ultima riduce le perdite idriche. È stato dimostrato che in diverse specie l'entità della superficie fogliare è fortemente legata alla disponibilità di acqua (Boyer, 1970; Hsiao *et al.*, 1970; Acevedo *et al.*, 1971). Infatti quando il contenuto idrico della pianta diminuisce, le cellule rimpiccioliscono perché la parete cellulare si restringe per effetto della minore pressione di turgore. Lo stress, inoltre, riduce l'estendibilità della parete cellulare perché inibisce il trasporto dei protoni dalla membrana plasmatica verso la parete cellulare, innalzando il pH di quest'ultima.

La perdita di foglie e la riduzione dell'area fogliare negli ambienti naturali sono ritenute importanti strategie di tolleranza alla siccità nelle regioni aride (Orshan, 1954, 1963; Evenari *et al.*, 1971; Kozlowski, 1976).

La traspirazione può essere ridotta anche favorendo l'aumento dell'umidità relativa dell'aria adiacente alla superficie fogliare, ciò che determina un microclima in grado di meglio preservare le scarse risorse idriche (Oppenheimer, 1960).

In aggiunta a questi adattamenti essenzialmente di natura morfologica, che hanno ovvie implicazioni sulla conservazione dell'acqua, diverse piante xeromorfe presentano un elevato sviluppo dei tessuti strutturali, come lo sclerenchima e il collenchima, e sono provviste di spine e di altre strutture di protezione. Le suddette modificazioni probabilmente si sono originate non al fine di aumentare la tolleranza allo stress idrico, ma piuttosto per ridurre i danni dovuti al pascolamento in ambienti dove la vegetazione è modesta, anche per la scarsa disponibilità di acqua.

Un ultimo meccanismo di *avoidance* è connesso alla capacità della pianta di assorbire l'acqua in maniera più efficace. Un miglioramento in tal senso può essere conseguito attraverso una maggiore penetrazione in profondità delle radici, con conseguente aumento della superficie assorbente. Grazie a questo adattamento, molte piante riescono a sopravvivere in ambienti aridi, in quanto l'approfondimento dell'apparato radicale consente a quest'ultimo di raggiungere strati di suolo nei quali è ancora disponibile umidità.

L'incidenza degli apparati radicali sulla biomassa totale può essere molto alta e in talune specie le radici, in condizioni estreme, possono rappresentare fino al 90% della sostanza secca della pianta (Larcher, 1975; Caldwell, 1976; Fischer

e Turner, 1978). Per effetto degli stress idrici, infatti, si modifica considerevolmente la distribuzione degli assimilati tra le varie parti della pianta, considerato che questi ultimi tendono preferenzialmente ad allocarsi negli apici radicali in via di crescita, con conseguente rallentamento e persino arresto dello sviluppo delle strutture epigee. In condizioni di basso potenziale idrico, ad esempio, nel mais prosegue sia pur lentamente l'accrescimento della radice principale, laddove invece quello della parte aerea è completamente inibito (Saab *et al.*, 1990; Sharp *et al.*, 1998); stesso comportamento è stato riscontrato in piantine di pomodoro (Liptay e Tan, 1985). Giovani polloni di piante arboree si adeguano all'ambiente secco formando delle radici fittonanti che a volte raggiungono una lunghezza 10 volte superiore a quella della parte aerea.

2.2.2. Tolerance

Le strategie con le quali le piante riescono a mantenere un'adeguata attività fisiologica in condizioni di stress idrico sono numerose. Fra queste molto importante è il *mantenimento del turgore*, grazie all'aumento della concentrazione dei soluti nelle cellule; esso può interessare organi diversi, quali foglie, radici e strutture riproduttive (Turner e Jones, 1980).

Questo processo, spesso denominato adattamento osmotico, è il principale meccanismo per preservare lo stato di idratazione delle cellule o dei tessuti allorché il potenziale idrico (Ψ_w) dell'ambiente circostante si abbassa; al fine di evitare che si vada incontro a disidratazione è necessario, infatti, che a un decremento di detto potenziale (Ψ_w) faccia riscontro un analogo decremento del potenziale osmotico (Ψ_n).

Ai fini dell'adattamento delle piante allo stress idrico, la regolazione osmotica riveste certamente un ruolo fondamentale (Flexas e Medrano, 2002; Chaves *et al.*, 2003), perché, grazie all'accumulo di soluti, consente la prosecuzione dell'assorbimento dell'acqua e il mantenimento del turgore fogliare. La regolazione osmotica nella maggior parte dei casi può essere determinata mediante un aumento della concentrazione di soluti comuni come gli zuccheri, gli amminoacidi, ecc. Sono chiamati soluti compatibili quei composti organici che si accumulano nel citosol delle cellule vegetali, in modo da mantenere l'equilibrio del poten-

ziale idrico all'interno delle stesse, e che non interferiscono con le funzioni enzimatiche, le quali sono molto inibite da alte concentrazioni di ioni.

Le differenze tra le specie nella loro capacità di adeguamento del potenziale osmotico ai fini della prosecuzione dell'assorbimento dell'acqua disponibile nel suolo sono piuttosto elevate; l'iniziale decremento dei valori del potenziale idrico fogliare prima dell'alba, "*pre-dawn*", durante un periodo di deficit idrico, può costituire, nel caso delle specie erbacee, un valido indice per cogliere le suddette differenze.

In generale i cambiamenti del Ψ_n su scala giornaliera sono abbastanza modesti: l'adattamento osmotico, che tende al mantenimento del turgore, di solito impiega giorni o mesi per realizzarsi. In aggiunta all'attività di aggiustamento osmotico dei soluti cellulari totali, vi è anche l'effetto dovuto alla concentrazione passiva. È stato anche suggerito che la diminuzione delle dimensioni delle cellule, che avviene generalmente durante la siccità, possa contribuire a mantenere il turgore.

Il processo di differenziazione definitiva dei tessuti strutturali di molte piante xeromorfe determina la formazione di cellule inestensibili con un elevato modulo di elasticità (ϵB). Questo è un ulteriore strumento di adattamento a condizioni di ridotta disponibilità idrica, in quanto consente alle cellule di sopportare alte pressioni di turgore e quindi di mantenere una elevata concentrazione osmotica e di sopravvivere in presenza di bassissimi valori di potenziale nell'ambiente.

La costanza del volume cellulare può essere anche importante per il mantenimento delle attività fisiologiche entro un intervallo di potenziale assai variabile, senza la necessità di osmoregolazione o la presenza di soluti compatibili.

Una situazione opposta si riscontra nei tessuti delle specie succulente; in questo caso il modulo di elasticità è molto basso (ϵB). Ne consegue che variazioni del volume della cellula si verificano in corrispondenza anche di piccole modifiche del potenziale idrico e ciò può aiutare a contrastare i rapidi mutamenti delle condizioni ambientali.

Un altro meccanismo di tolerance è quello connesso alla capacità delle piante stesse di resistere alla "*disseccazione*". Le diverse specie manifestano un differente grado di deidratazione; un caso estremo di tolleranza alla disseccazione si riscontra nelle piante "poichiloidriche", nelle quali si assiste alla cosiddetta

“resurrezione”. Il protoplasma di queste piante è in grado di resistere alla completa deidratazione, dato che il potenziale idrico delle cellule è in equilibrio con l'aria completamente secca; esse, inoltre, sono capaci di deidratarsi e reidratarsi in base alla disponibilità di acqua, senza subire alcun danno, e di ripristinare la loro normale attività fisiologica allorché le condizioni idriche dell'ambiente lo consentono (Gaff, 1971, 1981; Walter e Stadelmann, 1974; Larcher, 1975).

Anche alcune angiosperme (es. *Myrothamnus flabellifolius*) sono caratterizzate da questo meccanismo di “resurrezione”; in particolare sono stati distinti due gruppi di piante tolleranti la disseccazione: le omoclorofille (HDT) e le poichiloclorofille (PDT) (Bewley, 1979; Gaff, 1989). La principale ed essenziale differenza tra HDT e PDT è che l'apparato fotosintetico delle HDT durante la disseccazione è conservato in una forma recuperabile, mentre nel caso delle PDT sia la clorofilla che il sistema tilacoidale sono degradati e devono essere completamente ricostituiti al momento della reidratazione (Tuba *et al.*, 1996). Le specie poichiloclorofille, pertanto, richiedono un tempo maggiore di recupero rispetto alle omoclorofille considerato che devono ricostituire i loro cloroplasti (Sherwin e Farant, 1996).

La maggior parte delle piante sono comunque omoidriche; per quasi tutta la durata del ciclo biologico, in particolar modo durante la crescita e lo sviluppo, il protoplasma delle loro cellule, infatti, non può tollerare un potenziale idrico molto basso senza subire alcun danno. D'altra parte quasi tutte le piante possono resistere ad un potenziale idrico molto basso in alcune fasi della loro vita, ad esempio nella condizione di semi.

Variazioni considerevoli vi sono inoltre tra le diverse specie con riferimento al grado di deidratazione che il protoplasma è capace di tollerare senza subire alcun danno (Levitt *et al.*, 1960; Stocker, 1960). Detta capacità di sopravvivenza o tolleranza al disseccamento è spesso misurata in termini di potenziale idrico dell'ambiente o di acqua contenuta nei tessuti in corrispondenza del quale si registra la morte del 50 % delle cellule (Parker 1968; Gaff 1980; Levitt 1980).

È comunque chiaro che una elevata capacità di sopravvivenza alla disseccazione è comune in piante primitive come alghe, licheni e briofite mentre sono relativamente poche le specie superiori che sono in grado di “resuscitare”, dato che, come già rilevato, i tessuti della pianta non tollerano gravi disseccazioni.

Il mantenimento dell'integrità delle strutture subcellulari nelle piante "poichiloidriche" probabilmente coinvolge i soluti protettivi, gli enzimi speciali e le strutture membranose. Alcuni zuccheri, amminoacidi e composti simili alle glicinebetaine e altre betaine sono stati denominati soluti compatibili e possono agire a protezione del citoplasma e delle membrane durante la disseccazione. Questi composti sono probabilmente più efficaci se compartimentati nel citoplasma (Wyn Jones e Storey, 1981). Meccanismi simili sono coinvolti nella tolleranza al freddo, dove il danno è anche causato dalla disidratazione dei tessuti. Anche se la prolina, uno dei soluti compatibili maggiormente studiati, è ritenuta in grado di favorire l'adattamento alla siccità ed è stato dimostrato che tale sostanza è importante come soluto protettivo o osmotico nelle piante primitive e nei batteri (Hellebust, 1976), non sembra che essa sia presente nelle piante superiori in quantità significativa (Stewart e Hanson, 1980).

Malgrado le numerose ricerche sulla resistenza alla disidratazione dei tessuti delle piante (Oppenheimer, 1960; Stocker, 1960), i fattori che contribuiscono alla tolleranza del protoplasma alla deidratazione non sono ancora ben noti. Iljin (1957) ha ipotizzato che la disidratazione sia causata da danni meccanici al protoplasma subiti durante le fasi di sottrazione dell'acqua e di restringimento: piccole cellule senza vacuolo e cellule che hanno perduto i loro vacuoli durante la disidratazione possono sopportare la più severa disseccazione senza danni meccanici. Altri autori hanno osservato che cambiamenti nella viscosità del protoplasma e nella permeabilità delle membrane si verificano durante lo stress idrico e suggeriscono che ciò gioca un ruolo fondamentale nella tolleranza alla disseccazione (Stocker, 1960; Stadelmann, 1971; Lee-Stadelmann e Stadelmann, 1976).

3. Le piante xerofite

La risposta allo stress idrico è piuttosto differenziata fra le specie. Ve ne sono alcune particolarmente attrezzate a resistere a tale stress e per questo sono denominate “xerofite”. Tali piante presentano numerosi adattamenti, sia morfologici che fisiologici, per resistere alla carenza idrica (Shantz, 1927).

Gli adattamenti morfologici, in particolare, riguardano la riduzione della superficie fogliare traspirante, l'aumento della resistenza al passaggio del vapore acqueo nell'atmosfera, il contenimento del gradiente di umidità fra fillosfera e atmosfera, il miglioramento dell'efficienza degli apparati radicali con riferimento alla alimentazione idrica e la realizzazione di riserve d'acqua all'interno dei tessuti per far fronte alle perdite per evaporazione.

Si tratta di modificazioni che di norma si verificano contemporaneamente e conferiscono un particolare habitus alla pianta.

L'adattamento allo xerofitismo, in genere, si manifesta in primo luogo attraverso una riduzione del LAI (*Leaf Area Index*, indice di area fogliare) e, di conseguenza, della superficie traspirante (Oppeneimer, 1960; Soliman e Khedr, 1997). Espressioni di un adattamento di questo tipo sono il ridotto sviluppo in altezza della pianta, l'accorciamento degli internodi e il portamento arbustivo in sostituzione di quello arboreo.

Il ridotto sviluppo in altezza è una caratteristica che è indice di adattamento allo stress ma anche conseguenza dell'adattamento stesso.

La modesta attività fotosintetica della pianta, causata dai lunghi periodi di arresto del processo in oggetto, determina infatti una minore disponibilità energetica nel corso della vita del vegetale (Nunes *et al.*, 1992; Castell *et al.*, 1994; Damesin e Rambal, 1995; Grammatikopoulos *et al.*, 1995); l'accrescimento, quindi, viene naturalmente sacrificato a favore della riproduzione. In altri termini, la pianta destina le poche risorse di cui dispone principalmente alla riproduzione piuttosto che all'incremento delle sue dimensioni corporee. D'altra parte il ridotto accrescimento crea le condizioni per una minore esposizione della pianta stessa all'azione del vento e alla insolazione, attenuando nel complesso quei fattori che intensificano la traspirazione.

L'accorciamento degli internodi è una condizione che favorisce la formazione, all'interno della chioma, di un microambiente che rallenta la dispersione del vapore acqueo nell'atmosfera, limitando il gradiente di umidità fra fillosfera e atmosfera: una chioma compatta, determinata dalla fitta ramificazione e dall'accorciamento degli internodi, ostacola la ventilazione al suo interno, facendo in modo che si crei, in prossimità delle foglie, una zona d'aria più umida rispetto a quanto si verifica nelle parti più esterne della vegetazione.

La chioma compatta determina inoltre un maggiore ombreggiamento all'interno della chioma stessa, riducendo l'azione dei fattori che favoriscono l'evapotraspirazione.

Il portamento arbustivo è un adattamento che in generale si accompagna a quelli precedentemente indicati e porta alla formazione di una chioma più compatta e, nel complesso, meno esposta all'azione del vento e alla elevata insolazione.

Questi adattamenti si manifestano in misura estrema nelle piante di forma mammellonare, con la caratteristica conformazione a pulvino, tipica di molte specie che vivono nelle garighe aride delle coste mediterranee: la sfera è, infatti, la forma sterica che espone la minore superficie a parità di volume e permette di raggiungere al meglio l'obiettivo di ridurre la traspirazione. Gli arbusti a portamento mammellonare formano una chioma fittamente ramificata, spesso spinescente, e con una superficie esposta alla luce compatta e quasi impenetrabile. Queste modificazioni rappresentano anche una difesa dal pascolamento e quindi una forma di contenimento delle perdite di biomassa causate dagli erbivori.

Gli adattamenti più evidenti del fusto e dei rami, che si riscontrano in un gran numero di piante xerofite, riguardano la presenza di un tessuto parenchimatico, detto parenchima acquifero, in grado di accumulare considerevoli quantità di acqua (Maximov, 1930). Questa proprietà è dovuta alla presenza di mucillagini nei vacuoli che hanno la proprietà di richiamare e trattenere l'acqua disponibile.

Le piante che mostrano questo adattamento sono comunemente chiamate "piante succulente" o "piante grasse" per la consistenza carnosa e per l'elevato tenore in acqua del fusto o delle foglie (Niklas, 1997). In altre piante la proprietà di accumulare acqua è affidata all'epidermide costituita da numerosi strati (Metcalf, 1983).

Piante succulente si riscontrano in particolare nelle famiglie delle *Cactaceae*, delle *Euphorbiaceae* e delle *Crassulaceae*; tuttavia sono abbastanza numerose le famiglie botaniche che includono specie succulente (Willert *et al.*, 1992). La presenza di parenchimi acquiferi si accompagna spesso alla perdita precoce delle foglie, al loro mancato o ridotto sviluppo e alla loro trasformazione in spine, per cui i rami assumono funzione fotosintetica (Pupillo, 2007). Ad esempio, nel fico d'India le foglie sono presenti solo nei giovani germogli ma vengono perse precocemente, mentre i rami, detti cladodi, assumono una forma appiattita per svolgere al meglio la attività fotosintetica (Tonzing, 1983).

La mancanza delle foglie e il trasferimento della funzione fotosintetica ai rami è un adattamento xerofitico che tuttavia non sempre si accompagna alla presenza dei parenchimi acquiferi. Singolari al riguardo sono la morfologia e l'anatomia dei *Pachypodium*, piante succulente dell'Africa. Esse sono caratterizzate da tronchi pachicauli e da una più o meno marcata spinescenza. Il fusto ha un vistoso ingrossamento alla base ed è sede di accumulo di riserve idriche, mentre la parte superiore e le rade ramificazioni portano un numero assai modesto di foglie. L'intero apparato di sostegno, fusto e rami, svolge anche funzioni fotosintetizzanti che integrano oppure possono sostituire del tutto il ruolo svolto dalle foglie. Queste ultime presentano un lembo piuttosto ampio che contrasta con l'habitus xerofitico delle restanti parti della pianta (Tonzing, 1983).

Le spine, oltre a svolgere una funzione di difesa dagli animali, rappresentano un meccanismo di adattamento alla siccità (Sajeva e Costanzo, 1997), in quanto favoriscono la condensazione del vapore acqueo.

Le radici nelle piante xerofitiche non presentano sostanziali adattamenti morfologici; tuttavia la tendenza che esse hanno a formare un apparato radicale piuttosto profondo può essere considerato un carattere tendenzialmente xerofitico (Rhizopoulou e Psaras, 2003). In generale, un elevato assorbimento idrico da parte della pianta è reso possibile grazie alla rapida crescita delle radici e alla capacità di queste ultime di penetrare in profondità nel terreno. In questo modo esse sono in grado di raggiungere punti del suolo ancora umidi e di assorbire anche l'acqua presente negli strati più profondi (Tonzing, 1983).

L'apparato fogliare delle specie xerofite è quello che in generale manifesta le modificazioni più importanti ai fini dell'adattamento allo stress idrico. La xerofilia può esprimersi in vari modi; i più frequenti sono:

- la riduzione della superficie traspirante (Collin P., 2001);
- una conformazione istologica delle foglie che aumenta la resistenza intrinseca al flusso di vapore verso l'atmosfera e/o che rallenta le perdite d'acqua per evaporazione (Shields, 1950).

Una riduzione della superficie traspirante particolarmente significativa si realizza a seguito della parziale o totale eliminazione delle foglie (Orshan, 1954, 1963; Evenari *et al.*, 1971; Kozlowski, 1976). Ove da parte della pianta si voglia raggiungere questo obiettivo assai rapidamente, essa può ricorrere al piegamento o all'arrotolamento delle foglie (Kadioglu e Terzi, 2007).

La riduzione del numero delle foglie è un meccanismo piuttosto frequente nelle piante ad habitus xerofitico per limitare le perdite di acqua (Wickens, 2001); diverse piante legnose, infatti, come ad esempio l'olivo, lasciano cadere spontaneamente una parte più o meno considerevole delle proprie foglie nel periodo di siccità al fine di ridurre la superficie traspirante e prevenire l'appassimento. Poiché l'evaporazione dell'acqua è funzione della suddetta superficie traspirante, una area fogliare più modesta consente di meglio conservare le riserve d'acqua.

La riduzione del numero di foglie in molte piante raggiunge comunque la sua espressione più estrema nella totale assenza di foglie, come adattamento evolutivo all'ambiente xerico. Altri adattamenti sono quelli che riguardano la forma del lembo fogliare. In generale le piante non spiccatamente xerofitiche tendono ad avere foglie lanceolate, ellittiche o lineari poco espanse in larghezza, spesso con il margine revoluti (Longo, 1986). Quest'ultimo carattere, associato alla forma lineare della lamina e alla presenza di un tomento sulla pagina inferiore, permette di ridurre notevolmente le perdite d'acqua (Purves *et al.*, 2001), in quanto crea in corrispondenza dell'area in cui si aprono gli stomi un microambiente che ostacola il flusso di vapore, determinando un gradiente di umidità relativa fra fillosfera e atmosfera piuttosto modesto.

Adattamenti della morfologia fogliare all'ambiente xerico più accentuati si riscontrano nelle piante che hanno foglie aghiformi (es. *Pinaceae*) oppure squamiformi ed embricate sul rametto (es. *Cupressaceae*). In entrambi i casi il risulta-

to è quello di esporre una superficie traspirante a sviluppo cilindrico, che a parità di volume è inferiore a quella delle forme appiattite. Questo adattamento è una costante nelle conifere; dette piante sono in generale idonee a vivere in ambienti poco piovosi (sia nelle regioni calde sia in quelle fredde), anche se non mancano esempi di conifere che popolano ambienti contrassegnati da precipitazioni elevate (es. le sequoie).

La perdita d'acqua per evaporazione o per traspirazione può essere rallentata attraverso la formazione di strutture istologiche che aumentano la resistenza intrinseca al passaggio dell'acqua, dall'interno della foglia all'esterno, sotto forma di vapore. Tale adattamento si realizza con la riduzione del numero di stomi per unità di superficie e, soprattutto, con l'ispessimento della cuticola fogliare (Oppenheimer, 1960; Soliman *et al.*, 1997).

Gli adattamenti fisiologici sono in generale meno evidenti di quelli morfologici, ma possono rappresentare in taluni casi la più alta espressione di capacità di tolleranza alla siccità.

L'accorciamento del ciclo biologico rappresenta un'altro dei principali adattamenti xerofitici dei vegetali. La concentrazione dell'attività vegetativa e della prima fase dell'attività riproduttiva nei periodi più favorevoli sotto il profilo delle disponibilità idriche del terreno consente, infatti, alle piante di superare le difficoltà imposte dalla stagione secca. Questo adattamento si manifesta in gradi di differente intensità. Dove le condizioni ambientali diventano sempre più proibitive, la vegetazione arborea e arbustiva è sempre più sostituita da quella erbacea, che in generale è in grado di adattarsi meglio alla stagione secca, specialmente nelle zone temperate a clima continentale, che alternano una stagione calda e arida ad una fredda. In questo caso la vegetazione arborea scompare del tutto in quanto la lunghezza del ciclo vegetativo è tale da non consentire il suo svolgimento nella stagione di transizione (primavera-inizio estate).

Nell'ambito delle piante erbacee l'adattamento xerofitico è maggiore nelle annuali rispetto alle biennali e alle perenni; le prime quindi tendono a prevalere dove l'aridità s'intensifica. La massima espressione di questo adattamento si realizza nelle piante effimere, specie erbacee annuali adattate a vivere in ambienti desertici. Esse sono in generale sprovviste di adattamenti morfologici xerofitici perché sono in grado di sfruttare gli eventi piovosi sporadici e di carattere ecce-

zionale che si verificano nei deserti, dove le precipitazioni sono estremamente limitate (Bewley, 1979; Niklas, 1997). La durata del ciclo di una pianta effimera è, infatti, dell'ordine di poche settimane, in genere 6-8; i semi restano in dormienza anche per diversi anni, ma quando si verifica una occasionale pioggia germinano prontamente e gli individui che da essi prendono origine si accrescono e si riproducono con rapidità, prima del sopraggiungere delle condizioni di aridità, che ne determinano la morte.

Un'altra strategia è l'estivazione che è un comportamento tipico di molte xerofite perenni che vivono in ambienti a clima caldo-arido come, ad esempio, gli ecosistemi mediterranei. In questo caso la pianta svolge il suo ciclo vegetativo durante le stagioni più fresche; la massima attività si riscontra in primavera mentre durante l'estate essa è in riposo vegetativo e riprende a vegetare eventualmente in autunno. La riproduzione può realizzarsi all'inizio dell'estate oppure in autunno, ma in genere si svolge nel corso della primavera. Sono normalmente soggette a estivazione, ad esempio, piante arbustive come le *Cistaceae*, l'*Euphorbia dendroides*, piante fruticose come l'elicriso, piante erbacee rizomato-se come il cardo selvatico e bulbose come molte *Liliaceae*.

Molte specie arboree o arbustive mediterranee attraversano, comunque, durante i mesi più caldi e asciutti una fase di arresto vegetativo anche senza avere un'estivazione vera e propria, mostrando un'attività di intenso accrescimento vegetativo nei mesi primaverili e autunnali.

A differenza delle altre, le piante xerofite hanno in generale la proprietà di regolare attivamente l'apertura degli stomi, modificando lo stato di turgore delle cellule di guardia. In condizioni di stress idrico, pertanto, chiudono gli stomi impedendo la fuoriuscita di vapore acqueo proveniente dall'evaporazione dell'acqua tissulare (Mansfield e Davies, 1981).

Questo comportamento, se da un lato implica l'arresto della fotosintesi e, quindi, dell'attività vegetativa, dall'altro permette alla pianta di prolungare la sua sopravvivenza. Inoltre, l'epidermide di queste foglie è densamente cutinizzata, cioè ricoperta di cutina, o rivestita di peluria (Fitter e Hay, 1987). La riduzione naturale della traspirazione può essere incrementata da sostanze antitraspiranti che formano una pellicola superficiale o provocano la chiusura degli stomi.

Un meccanismo fisiologico di adattamento sofisticato è quello che permette alle piante xerofite di acquisire un'elevata efficienza nell'assorbimento radicale dell'acqua. Questo meccanismo raggiunge la sua massima espressione nelle alofite, piante adattate a vivere in condizioni estreme.

Di norma, com'è noto, l'acqua arriva alle foglie in virtù del basso potenziale idrico causato dalla concentrazione ionica e dal passaggio allo stato di vapore. Il basso potenziale idrico genera una pressione negativa (tensione) nello xilema che si trasmette alla radice. Nella radice il flusso è alimentato dal trasporto attivo degli ioni, che permette il passaggio dell'acqua dall'apoplasto al simplasto (Taiz e Zeiger, 1996).

Nel complesso il flusso di umidità dal terreno all'atmosfera, attraverso l'assorbimento e la traspirazione, come rilevato in precedenza, è alimentato da un gradiente di potenziale idrico decrescente: l'acqua arriva alle foglie in virtù della differenza di potenziale idrico che s'instaura tra il terreno e le radici in primo luogo e successivamente all'interno della pianta. Per effetto di questi processi, di natura in parte fisica e in parte chimica, la pianta soddisfa le sue esigenze idriche, e ciò è possibile finché, almeno con riferimento alla maggior parte delle specie, il potenziale idrico del terreno si mantiene sopra un valore limite compreso fra -15 e -25 bar.

Esiste tuttavia una notevole variabilità tra le specie vegetali nella loro capacità a tollerare bassi potenziali idrici. Le idrofite manifestano sintomi di sofferenza a valori notevolmente più alti e hanno un punto di appassimento compreso tra -5 e -10 bar. Le specie xerofite sono capaci di creare, al loro interno, un potenziale idrico molto basso, di valore tale da vincere tensioni dell'acqua nel terreno che per alcune specie può addirittura essere inferiore a -70 bar.

La capacità di disidratare e reidratare i tessuti è forse uno degli adattamenti xerofitici più estremi, diffuso per lo più fra gli organismi inferiori (batteri, alghe, funghi e licheni). Casi, ancorché molto rari, si riscontrano tuttavia anche nelle piante superiori (Gaff, 1987). L'esempio più significativo è quello della rosa di Gerico (*Selaginella lepidophylla*), emblematicamente chiamata anche "Pianta della Resurrezione"; questa specie, proveniente dalla Terra Santa, è in grado di disidratare completamente i tessuti dei propri microfilli e sopravvivere a condizioni di ambiente secco anche per decine d'anni restando in uno stato di latenza;

quando viene reidratata riacquista la vitalità e la funzionalità senza perdere le proprie strutture morfo-anatomiche. Il particolare comportamento delle piante poichiloidriche (Tuba, 2008), che lo differenzia nettamente dagli altri adattamenti xerofitici in precedenza esaminati, risiede nel fatto che nei casi precedenti si assiste a modificazioni che presuppongono comunque il mantenimento dell'attività vegetativa in condizioni più o meno estreme oppure la perdita, in condizioni sfavorevoli, degli organi che rappresentano il fattore di criticità, salvo poi rigenerarli al ripristino delle condizioni favorevoli o, infine, l'adattamento del ciclo biologico all'alternanza fra condizioni favorevoli e sfavorevoli. Le piante poichiloidriche, viceversa, adattano alle condizioni idriche ambientali il loro contenuto d'acqua e con la riduzione del contenuto idrico fanno registrare una drastica riduzione delle varie funzioni fisiologiche, come la fotosintesi e la respirazione (Gaff, 1987). Allorché si ripristina il rifornimento idrico le piante riprendono la loro normale attività di ricambio e di crescita (Bernacchia *et al.*, 1996).

4. Le piante ornamentali

4.1. Definizione e caratteristiche

Definire cosa sia una pianta ornamentale è solo apparentemente semplice. Se si pensa infatti alla radice etimologica del termine “ornamentale”, constatiamo che esso deriva dal latino “*ornare*”, ordinare, e si riferisce agli elementi decorativi utilizzati per rendere bello o più bello qualcosa. In realtà non sempre si riscontra che, nella sua veste di elemento “decorativo”, la pianta “ornamentale” sia realmente “bella” o “vistosa”. Come del resto ricordava Tesi (1975) alla voce “piante ornamentali” dell’Enciclopedia Agraria della Reda, con questo termine si fa riferimento alla funzione svolta dalle piante stesse, prescindendo dalle loro intrinseche caratteristiche decorative.

La “funzione ornamentale”, peraltro, può essere esplicitata da esemplari singoli, come nel caso di piante in vaso, oppure da gruppi, come nel caso di molte piante da giardino, oppure da presenze massive, come nel caso delle piante da bordura e dei tappeti erbosi. Per questi ultimi, in particolare, sono utilizzate piante della famiglia delle graminacee, coincidenti o non molto dissimili morfologicamente da molte comuni malerbe (es. gramigna).

Sulla base di tale definizione di tipo “funzionale” si comprende come il profilo biologico di queste piante possa essere estremamente ampio.

Come ricorda Savè (2009), piante ornamentali in senso lato possono essere considerate tutte le specie e/o cultivar in grado di determinare un piacere estetico o di migliorare l’ambiente o anche la qualità della nostra vita. Tale definizione indirettamente comporta una grande imprecisione con riferimento alla identificazione delle piante cui può essere dato questo attributo. Di fatto nel concetto di “ornamentale” entrano alcune differenze culturali che fanno sì che alcune piante siano considerate altamente decorative in una data area geografica, mentre in un’altra non vengano ad esse riconosciute tali caratteristiche. Un altro elemento di confusione è la stessa modalità d’uso: nell’attuale fase di incremento degli spazi urbani e peri-urbani, gli aspetti sociologici del rapporto fra piante e popolazioni stanno determinando schemi di utilizzazione nuovi e assai diversificati (Hichmough, 2004). Le piante vengono infatti impiegate per risanare ambienti degradati, per controllare l’erosione del suolo e contenere i problemi idro-geologici,

per migliorare la qualità estetica degli ambienti rurali e urbani, per realizzare parchi ricreativi, per l'arredo di spazi interni e di centri commerciali, ecc.. In rapporto ai suddetti obiettivi le scelte biologiche possono essere ovviamente molto differenti. Tutto ciò comporta che, anche in considerazione delle differenti aree geografiche interessate e delle diverse funzioni svolte, il numero di specie che può essere utilizzato, in senso lato, quale pianta ornamentale sia estremamente ampio. Paradossalmente qualsiasi pianta superiore e in qualche caso anche inferiore (es. le felci), può potenzialmente essere considerata ornamentale.

In rapporto alla funzione svolta possiamo, solo per opportuna schematizzazione, ricondurre le piante ornamentali a due grandi settori: da una parte le specie "floreali", di cui si occupa soprattutto la cosiddetta floricoltura intensiva o industriale, dall'altra le piante destinate alla sistemazione di spazi a verde e più in generale per la ricomposizione ambientale, per le quali le attività agricole sono soprattutto connesse a quella vivaistica, e cioè alla fase di propagazione e di produzione di giovani piante.

Questa classificazione, sicuramente artificiosa – spesso infatti si assiste all'impiego della stessa specie e talvolta della stessa cultivar per entrambi i fini – ha comunque il merito di fare chiarezza sulle "prestazioni" richieste alle piante, ivi compresa quella di tollerare una scarsa disponibilità di risorse idriche.

Per le colture floreali, infatti, la produzione delle stesse è da ricondurre, nella quasi totalità, all'ambito agricolo; spesso nel caso di fiori e fronde da recidere il prodotto che si ottiene può essere parametrato sia in termini numerici (es. fiori recisi) che in quantità di biomassa prodotta (accrescimento complessivo). Nella coltivazione in vaso la crescita ponderale e l'eventuale raggiungimento della fase di sviluppo (soprattutto per le piante da fiore) rappresentano importanti parametri produttivi.

Per le specie utilizzate nella sistemazione degli spazi a verde, i parametri di riferimento diventano invece di più difficile definizione; non sempre l'incremento di biomassa, infatti, assume specifico interesse, mentre diventa prevalente la capacità delle piante stesse di assicurare le prestazioni richieste e a questo fine determinante risulta la loro resistenza a condizioni di stress, piuttosto frequenti nei contesti in cui queste piante svolgono il loro ciclo biologico.

Il particolare agroecosistema rappresentato dagli spazi a verde, infatti, si presenta spesso difficile ed ostativo per l'inserimento e la crescita delle piante, a causa dei numerosi stress ambientali e degli elevati livelli di inquinanti presenti. Inoltre, prescindendo dalle considerazioni di carattere economico, in rapporto alle caratteristiche dell'area interessata e spesso alla sua stessa scarsa accessibilità, non sempre è possibile l'adozione di quegli interventi tecnici che potrebbero essere in grado di contenere alcuni stress, ivi compreso quello idrico.

4.2. Le specificità nei confronti del deficit idrico

Le piante ornamentali, come già richiamato, anche a causa della loro eterogenea finalità d'uso e della diversa modalità di utilizzazione, rappresentano un gruppo estremamente vasto (Savè, 1999).

Questo fatto, ovviamente, se da una parte offre la possibilità di individuare specie particolarmente resistenti allo stress idrico, dall'altro ne complica, e non di poco, lo studio, in quanto occorre indagare su un numero molto ampio di biotipi.

Altro aspetto della questione è quello relativo allo stesso concetto di "stress" nelle piante ornamentali. In taluni casi, infatti, per queste ultime, il non disporre di un fattore nella misura ottimale, non è in assoluto un elemento negativo, in quanto ciò potrebbe determinare delle modifiche (quale ad esempio la riduzione della taglia, frequente in piante sottoposte a carenze idriche) che nel complesso possono essere considerate utili ai fini ornamentali.

A tal proposito Lichtenthaler (1998) ha proposto di introdurre il concetto di "eu-stress" in contrapposizione a quello di "dis-stress": nel primo caso si ottengono effetti positivi, nel secondo negativi sulla prestazione produttiva delle diverse piante.

L'ultimo aspetto che si vuole richiamare in premessa è che di solito il problema dello stress idrico si pone con maggior evidenza nel settore delle piante ornamentali utilizzate per la sistemazione di spazi a verde. La disponibilità di acqua nel suolo è di fatto uno dei fattori ambientali determinanti la scelta delle piante da utilizzare nella progettazione di aree verdi che non prevedono apporti idrici diretti (Mori *et al.*, 1998).

Nel caso della floricoltura industriale per l'ottenimento di fiori recisi e di piante in vaso, infatti, i problemi connessi alle carenze idriche assumono spesso

una connotazione quasi esclusivamente speculativa in quanto, le dimensioni modeste delle superfici destinate alle coltivazioni e la elevata redditività delle stesse, rendono possibile il pieno soddisfacimento delle esigenze delle piante, ivi comprese quelle idriche.

La questione si pone, invece, con particolare enfasi per le piante ornamentali utilizzate negli spazi a verde, ed in particolare in ambiente mediterraneo nel quale la carenza idrica nel corso della stagione estiva risulta piuttosto intensa. Di fatto la siccità estiva è considerata, nelle regioni del Mediterraneo, il fattore di maggiore criticità per l'attecchimento delle piante dopo il trapianto e per la crescita delle stesse (Mooney, 1982).

Soprattutto lungo le aree costiere, la scarsità delle piogge e l'elevata domanda evapotraspirativa determinano frequenti stress idrici alla vegetazione. La sopravvivenza delle piante nel clima mediterraneo dipende, fra gli altri fattori, dall'abilità di queste ultime a fare buon uso delle scarse ed imprevedibili piogge della stagione calda, quando il deficit idrico è causato da radiazione elevata e da alte temperature (Pereira e Chaves, 1993).

La desertificazione, nell'ambito del *global change*, inoltre, sta accentuando i problemi di cui sopra poiché, oltre a determinare una riduzione delle aree ricoperte dalla vegetazione, con rischi elevati di erosione del suolo, rende concreta la possibilità di forti restrizioni nell'uso dell'acqua di irrigazione, a scapito delle piante utilizzate negli spazi a verde.

In questo quadro, l'individuazione e la valorizzazione per l'arredo delle aree a verde di piante resistenti allo stress idrico appare la soluzione più interessante e promettente (Savè *et al.*, 1996, 1997, 2000).

Prospettive particolarmente incoraggianti, al riguardo, offrono le piante autoctone, le quali manifestano in genere un'elevata efficienza nell'uso dell'acqua e sono in grado di contenere fortemente i consumi idrici. È ben noto, infatti, che le suddette piante presentano numerosi adattamenti morfologici e fisiologici (riduzione dell'area fogliare, chiusura stomatica, aggiustamento osmotico, ecc.) che le rendono idonee a ben tollerare lo stress idrico, anche se ovviamente il grado di adattabilità varia considerevolmente all'interno dei diversi generi e talvolta anche nell'ambito delle singole specie (Torrecillas *et al.*, 1996).

Nell'ambiente mediterraneo, infatti, la vegetazione naturale ha sviluppato numerose forme di adattamento allo stress, il che ha determinato una elevata diversità di forme biologiche. Vi sono infatti alberi ed arbusti sclerofilli, dotati di un apparato radicale molto approfondito, che mantengono le foglie verdi durante il periodo secco estivo, arbusti semi-decidui, che perdono parzialmente le foglie durante l'estate, e specie geofite o terofite che adottano una strategia di *avoidance*, completando il loro ciclo vegetativo prima del sopraggiungere del periodo secco (Ehleringer e Mooney, 1983). *Phillyrea angustifolia* L., arbusto sempreverde sclerofillo della regione mediterranea, si è dimostrato, ad esempio, assai adatto a sopravvivere in queste avverse condizioni ambientali, dal momento che è in possesso di diversi dei meccanismi indicati (Peñuelas *et al.*, 2004).

A tali differenze di strategie è indubbio che corrispondono assetti morfologici delle piante profondamente differenziati, di cui ci si giova ampiamente nella sistemazione di spazi a verde, anche per esaltarne l'aspetto estetico.

Oltre alla diversità di forme biologiche, vi sono numerosi e diversi tratti ecofisiologici che consentono alle specie mediterranee di adattarsi alla ridotta disponibilità di acqua (Galmes *et al.*, 2005a, 2005b, 2007). La capacità di osmoregolazione offre ad esse la possibilità di sopportare temporanei o prolungati periodi di deficit idrici (Hsiao *et al.*, 1976); una elevata concentrazione di soluti contribuisce, inoltre, all'abbassamento del potenziale osmotico dei tessuti e al mantenimento del potenziale di turgore e migliora la tolleranza dei tessuti stessi a valori di potenziale idrico assai negativi (Tyree e Jarvis, 1982).

La riduzione della traspirazione, attraverso la chiusura degli stomi, rappresenta un altro strumento per meglio tollerare lo stress idrico, anche se comporta un più limitato assorbimento di CO₂, con conseguente riduzione dell'attività fotosintetica (Jones, 1998; Nayyar e Gupta, 2006; Yang *et al.*, 2006). Di fatto, il rallentamento della fotosintesi produce anche cambiamenti nella riflettanza delle foglie, cui fanno riscontro variazioni di colore dovute alla riduzione dell'assorbimento delle radiazioni luminose nello spettro del blu e del rosso (Jones, 1983).

Una maggiore produzione di tricomi rappresenta talora il mezzo mediante il quale la pianta fa fronte allo stress idrico (Quarrie e Jones, 1977); attraverso tale via, infatti, si incrementa l'assunzione di acqua da parte delle foglie e si man-

tiene una temperatura di queste ultime più bassa (Ehleringer e Mooney, 1978). Anche la densità stomatica fa registrare variazioni per effetto delle condizioni idriche del terreno, oltre che di altri fattori ambientali come la luce, l'ombreggiamento, l'umidità, la CO₂ (Smith *et al.*, 1989; Romero-Aranda *et al.*, 1994; Beerling *et al.*, 1997).

Un altro importante adattamento al clima mediterraneo è l'orientamento fogliare che consente alla pianta di ridurre la quantità di luce intercettata (Morris, 1989; Nobel, 1991; Pereira e Chaves, 1993), permettendole così di contenere la temperatura fogliare senza dover aumentare la traspirazione.

In genere le piante cresciute in condizioni di stress, oltre ad una riduzione di crescita, presentano un minor contenuto di pigmenti clorofilliani e cambiamenti nei parametri della fluorescenza (Lu e Zhang, 1999; Lima *et al.*, 2002; Colom e Vazzana, 2003; Souza *et al.*, 2004; Zlatev e Yordanov, 2004; Ekmekçi *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2006; Nayyar e Gupta, 2006; Yang *et al.*, 2006). Durante le condizioni di stress l'assorbimento dei nutrienti decresce a causa della riduzione della traspirazione, danneggiando l'attività di trasporto e la permeabilità delle membrane, con conseguente ridotto assorbimento da parte delle radici (Tanguilig *et al.*, 1987).

L'utilizzazione di piante autoctone in progetti di rivegetazione e nella realizzazione di aree a verde che prevedono un rilevante contenimento dei consumi idrici (*xeriscape*), ha fatto registrare un crescente interesse nelle regioni a clima mediterraneo, in considerazione della loro potenziale capacità di valorizzare condizioni ambientali avverse (Fernández *et al.*, 2006). In queste aree geografiche, contrassegnate da precipitazioni modeste e irregolari e durante l'estate da elevati livelli di radianza e di temperatura, mentre gli inverni sono nel complesso miti, la domanda, per le sistemazioni a verde, di piante che necessitano di basse quantità di acqua si è fortemente incrementata (Terradas e Savè, 1992).

Il successo dell'attuale orientamento a utilizzare nella paesaggistica le specie della flora autoctona dipende, tuttavia, dall'appropriata scelta del biotipo (Savè *et al.*, 1996, 1997, 2000). Sebbene tale scelta possa essere affidata alla "selezione naturale", cioè alla morte delle piante che non riescono a sopravvivere, è evidente che questo modo di procedere oltre che poco razionale è anche assai oneroso sotto il profilo economico; è ovvio che è molto più conveniente de-

terminare prima la disponibilità idrica dell'ambiente in cui si opera e le esigenze delle specie che si intende utilizzare.

Ai fini della scelta di queste specie bisogna quindi preliminarmente conoscere la loro risposta ai fattori ambientali e la capacità di adattamento in fase vivaistica e dopo il trapianto in campo (Montenegro *et al.*, 1980, 1982; Mooney *et al.*, 1987; Sachs 1991; Savé *et al.*, 1993, 1997, 1999; Marfà *et al.*, 1998). Sfortunatamente le informazioni disponibili in letteratura al riguardo sono molto modeste e particolarmente carenti sono i dati sui consumi di acqua, anche con riferimento alle specie ornamentali maggiormente utilizzate nella paesaggistica. Sebbene infatti gli studi dedicati agli effetti dello stress idrico siano molto numerosi, poche sono invece le notizie relative alle piante ornamentali (Sonneveld e Vooght, 1983; Zurayk *et al.*, 1993; Augé *et al.*, 2003; Rodriguez *et al.*, 2005; Franco *et al.*, 2006; Fornes *et al.*, 2007).

Gran parte delle indicazioni disponibili, inoltre, sono piuttosto empiriche e basate sulle prestazioni delle piante in una determinata sistemazione a verde (Still e Davies, 1993; Schuch e Burger, 1997; Mugnai *et al.*, 1999).

Questo approccio ovviamente risulta non del tutto corretto, tenuto conto che spesso negli spazi a verde le piante vengono impiegate in consociazione con altre specie, per cui le singole prestazioni possono essere profondamente modificate dalla presenza delle altre essenze, soprattutto se queste ultime sono molto competitive nei confronti delle risorse disponibili, come nel caso dell'acqua. Ne consegue che non sempre si riesce a stabilire se una pianta è in grado di resistere ad un basso livello di disponibilità idrica perché consuma piccole quantità di acqua oppure perché la pianta stessa è in grado di competere meglio per questa risorsa rispetto alle piante vicine (Stuart *et al.*, 2002; Clary *et al.*, 2004).

Al contempo non sempre negli spazi a verde si possono utilizzare metodologie ampiamente adottate e valide in altri contesti. Le stime dei consumi idrici delle colture, infatti, sono comunemente basate sull'evapotraspirazione reale delle stesse o su determinazioni empiriche di coefficienti colturali che tengono conto dell'evapotraspirazione potenziale (ET_0) (Doorenbos e Pruitt, 1975; Kelliher e Jackson, 2001).

Le condizioni richieste per queste procedure – elevata uniformità della copertura vegetale e ottimale disponibilità di acqua e di fertilizzanti per raggiun-

gere il massimo potenziale di crescita – non si realizzano quasi mai negli spazi a verde. La presenza di esemplari isolati o di gruppi di piante con esigenze idriche differenziate e contrassegnati da diversa capacità di tollerare la carenza idrica, nonché l'influenza di strutture o di manufatti adiacenti determinano, inoltre, notevoli imprecisioni nel calcolo dei coefficienti colturali (Araujo-Alves *et al.*, 1999; Vignolio *et al.*, 2002, 2005).

Così Costello *et al.* (1994) hanno cercato di risolvere alcuni dei problemi di cui sopra considerando il coefficiente dello “spazio a verde”, definito come il prodotto del fattore specie per quelli della densità della vegetazione e del microclima. A questo scopo è quindi estremamente importante quantificare le esigenze idriche delle diverse specie presenti nelle varie tipologie di verde urbano.

In questo quadro, la conoscenza delle esigenze idriche delle diverse specie e dei meccanismi di tolleranza e/o di resistenza che esse sono in grado di mettere in atto a livello della parte aerea risulta fondamentale ai fini degli obiettivi indicati. Definire la resistenza all'assorbimento dell'acqua da parte dell'apparato radicale delle piante impiegate, è parimenti essenziale, dato che essa potrebbe essere influenzata dalla modalità di irrigazione e dall'efficienza nel consumo di acqua (Garcia-Navarro *et al.*, 2004; Serrano *et al.*, 2005; Galmes *et al.*, 2006).

Al riguardo occorre tuttavia ricordare che la resistenza e/o la tolleranza allo stress idrico delle diverse specie, oltre di difficile “misurazione”, dipende molto dalla attitudine che esse hanno di adattarsi ad una situazione sub-ottimale, cioè dalla capacità di acclimatarsi.

È stato così dimostrato che la resistenza delle piante agli stress può essere stimolata mediante trattamenti fisici e chimici e attraverso il miglioramento genetico. Con riferimento a questo ultimo, molto interessante appare il contributo che l'ingegneria genetica potrà offrire nel futuro.

Per quanto concerne i prodotti chimici, quelli che hanno assicurato i risultati più interessanti appartengono fondamentalmente a due categorie: i brachizanti e gli antitraspiranti. I primi possono indurre un aumento del rapporto radici/germogli che, in alcuni casi, determina una minore suscettibilità allo stress idrico (Biasi *et al.*, 1989; Steinberg *et al.*, 1991). Il PBZ (paclobutrazolo), ad esempio, è utilizzato, oltre che per ridurre la taglia della pianta e migliorare la compattezza della chioma, anche per aumentare la resistenza a stress da fattori biotici e

abiotici (Fernández *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2007). Questo prodotto, inoltre, induce tolleranza a lievi stress in piante sia giovani che adulte, ed in particolare riduce gli effetti indesiderati causati dalla siccità (Asare-Boamah *et al.*, 1986; Marshall *et al.*, 1991, 2000; Fletcher *et al.*, 2000; Banón *et al.*, 2001; Berova e Zlatev, 2003). La maggiore tolleranza della pianta allo stress idrico indotta dal PBZ è legata a una riduzione della traspirazione, a una statura più contenuta, a una minore biomassa e area fogliare (Atkinson e Crisp, 1983; Asamoah e Atkinson, 1985), a un incremento nella resistenza stomatica e a modificazioni dell'architettura della parte aerea (Wample e Culver, 1983).

In genere le piante trattate con regolatori di crescita necessitano di apporti idrici più contenuti e quindi possono essere opportunamente impiegate in ambienti siccitosi o dove l'irrigazione non può essere assicurata o è molto costosa (Rizzitelli *et al.*, 2000).

Utilizzate in fase vivaistica su piante in vaso, prima del trapianto, consentono di ottenere esemplari di dimensioni ridotte, con una chioma compatta e di forma tendenzialmente più sferica; la presenza di un maggior contenuto in clorofilla accentua, inoltre, la tonalità verde del fogliame (Wang *et al.*, 1984). Nel complesso l'impiego di queste sostanze chimiche, oltre a favorire una maggiore tolleranza agli stress, contribuisce ad assicurare alle piante caratteristiche estetiche utili ai fini della specifica destinazione.

In ogni caso, al di là della possibilità di migliorare le prestazioni dei singoli esemplari mediante l'impiego di mezzi tecnici, è indubbio che lo strumento più efficace per il controllo dello stress idrico nelle piante ornamentali resta la valorizzazione delle risorse genetiche disponibili, attraverso l'individuazione delle specie meglio attrezzate a resistere o a tollerare il suddetto stress.

B. PARTE SPERIMENTALE

5. Obiettivi generali della ricerca

Adeguati livelli idrici e idonee quantità di nutrienti sono determinanti ai fini della crescita delle piante e della loro produzione (Ahmad *et al.*, 2009).

La disponibilità di acqua assume una importanza fondamentale, e ciò in particolar modo nelle regioni aride e semi-aride, che rappresentano circa un terzo delle terre emerse (Johnson *et al.*, 1981). Condizioni di carenza idrica si verificano frequentemente anche nell'ambiente mediterraneo a causa della lunga estate siccitosa (Boyer, 1982).

Lo stato della vegetazione è un indicatore del livello di stress espresso dalle piante nel loro ambiente (Larcher, 1995). Lo stress, come già ricordato, in termini semplicistici può essere definito come un fattore negativo esterno che esercita un'influenza svantaggiosa sulla pianta. Lo stress idrico in particolare si verifica allorché la pianta perde di turgore a seguito di un bilancio idrico negativo, cioè quando la quantità di acqua traspirata supera quella comunque assorbita.

Lo stress idrico può verificarsi a cadenza stagionale, nei periodi in cui le riserve di umidità del terreno non sono sufficienti a far fronte ai fabbisogni della pianta (Munns, 2002; Bartels e Sunkar, 2005), o nel corso del giorno, quando il ritmo di traspirazione temporaneamente supera la traslocazione dell'acqua nelle foglie.

Nel caso delle produzioni agrarie, in genere, al fine di ottenere i migliori risultati si cerca di ottimizzare, nel corso della coltivazione, tutti i fattori che influenzano sulla resa e sulla qualità del prodotto, e quindi anche la disponibilità idrica.

Per le piante impiegate nell'arredo a verde, non è viceversa sempre possibile o conveniente, nella fase vivaistica e soprattutto di utilizzazione, un puntuale controllo dei fattori ambientali e tecnici; in particolare spesso risulta assai carente il soddisfacimento delle loro esigenze soprattutto per quanto concerne l'acqua. Ciò comporta che possano frequentemente determinarsi stress idrici che influenzano quasi tutti i processi associati con la crescita delle piante stesse. Gli effetti possono essere assai diversi in rapporto all'entità e alla durata del periodo di secco e allo stadio fenologico in corrispondenza del quale esso si verifica

(Chaves *et al.*, 2003). Con riferimento a quest'ultimo aspetto, la pianta, di norma, mostra una sensibilità particolarmente accentuata nelle prime fasi dell'accrescimento (Ashraf e Mehmood, 1990) che in genere coincidono con il periodo di allevamento in vivaio (Augé *et al.*, 1990).

I problemi legati agli stress idrici, per queste piante, che di norma svolgono tutto il loro ciclo biologico in pien'aria, si pongono già a partire dalla fase vivaiistica (Fornes *et al.*, 2007), tenuto conto che, in genere, esse sono allevate in contenitore; in queste condizioni, infatti, a causa della limitata massa di substrato, più facilmente possono andare incontro a periodi di carenza d'acqua (Bauerle *et al.*, 2003). Ciò anche in considerazione degli elevati consumi idrici che la loro produzione comporta. È stato infatti calcolato che, in rapporto alle diverse specie, occorrono in genere da 100 a 350 kg di acqua per ogni chilogrammo di sostanza secca prodotta (Jiménez e Caballero, 1990).

I problemi legati alla scarsa disponibilità di acqua assumono per queste piante una rilevanza ancora maggiore nella fase di utilizzazione. Negli ultimi anni la diffusione degli spazi a verde ha fatto registrare notevoli incrementi per effetto della accresciuta esigenza di rendere più vivibili le aree urbanizzate. A livello comunitario ed internazionale, la foresta urbana (*urban forest*), intesa come insieme di tipologie diverse di aree a verde di superficie, struttura e finalità variabili, è sempre più percepita in termini di spazio vitale per lo svolgimento di importanti funzioni che vanno da quelle più propriamente ecologico-ambientali a quelle sociali ed economiche (Sanesi, 2006).

L'acqua utilizzata per l'irrigazione del verde pubblico e privato, nell'ambiente urbano, è spesso quella immessa nella rete idrica per scopi civili e rappresenta una quota considerevole dei consumi complessivi; significativo al riguardo il dato relativo allo stato dello Utah negli USA, dove, da una indagine effettuata, è emerso che ben il 60% dell'acqua potabile è utilizzato per l'irrigazione degli spazi a verde (Utah Division of Water Resources, 2003). Secondo altre stime, riferite all'intero territorio statunitense e temporalmente antecedenti, il consumo di acqua per gli spazi a verde in ambito urbano incide per il 40% su quello complessivo (Ferguson, 1987). Le indicazioni di cui sopra mettono chiaramente in evidenza la necessità di porre particolare attenzione ai consumi idrici delle sistemazioni a verde. D'altra parte, pur se è vero che le elevate quantità di acqua

utilizzate nei Paesi industrializzati per scopi civili possono essere dovute a molteplici fattori, anche diversi dal soddisfacimento idrico delle aree a verde, è pur tuttavia evidente che queste ultime, per la loro “esposizione visiva”, come ricordava Thayer (1976), sono un indicatore prontamente percepibile dello “spreco di acqua”.

È significativo, del resto, che molte municipalità del Sud degli USA hanno imposto restrizioni nel tipo e nel numero di piante utilizzabili negli spazi a verde, sulla base di quelli che sono i consumi idrici delle diverse specie (Stabler e Martin, 2000). L'impiego negli spazi a verde di specie tolleranti la siccità non sembra, però, avere dato risultati significativi in termini di risparmio idrico e questo soprattutto perché non sono state contestualmente adottate idonee modalità di gestione dell'irrigazione (Peterson *et al.*, 1999a). Sembrerebbe di fatto che la disponibilità idrica non sia il fattore limitante l'efficienza nel consumo idrico (WUE), ma lo sia invece l'uso efficiente delle acque a disposizione della pianta: un'irrigazione frequente potrebbe addirittura avere effetti negativi sul parametro in oggetto a causa dell'influenza su alcuni meccanismi fisiologici che predispongono le piante a un maggior consumo d'acqua (Stabler e Martin, 2000). La modalità ottimale di somministrazione idrica potrebbe essere diversa fra le specie: in *Caesalpinia pulcherrima*, ad esempio, sembrerebbe più vantaggioso un regime irriguo che eviti variazioni rilevanti del contenuto idrico del suolo; in *Cercis floridum* un elevato WUE è stato realizzato con più brevi ma frequenti irrigazioni durante la fase di attecchimento e con adacquamenti più distanziati dopo l'impianto (Stabler e Martin, 2000).

Nella gestione delle piante nell'ambiente urbano, per stabilire un ottimale valore di WUE, inoltre, si preferisce tenere conto degli effetti sulle caratteristiche estetiche e sulla possibilità di minimizzare le operazioni di manutenzione, mentre si presta scarsa attenzione all'influenza esercitata sulla crescita delle piante (Stabler e Martin, 2000).

Nell'ambiente mediterraneo, caratterizzato da bassa piovosità, elevata radiazione luminosa e alte temperature, l'acqua, come già rilevato, è una risorsa sempre più limitata. L'incremento delle superfici destinate al verde ornamentale, a fronte della cronica carenza in questa area di detta risorsa, come logica conseguenza ha comportato, analogamente a quanto si è verificato in molti altri ambienti semiaridi (Urbano, 1990), lo sviluppo di programmi volti a preservare le ri-

sorse idriche disponibili (Stabler e Martin, 2000; Spinti *et al.*, 2004) e a individuare modalità di gestione degli spazi a verde in grado di ridurre i consumi di acqua (Gleick, 1998; Stabler e Martin, 2000). Del resto le tecniche di *xeriscape* sono da anni proposte per cercare di favorire la diffusione del verde in quelle aree in cui le disponibilità di acqua risultano scarse (Kielgren, 2000; Cerny *et al.*, 2002; Carrow, 2006;).

Una delle principali strategie che può essere adottata ai fini indicati è quella connessa con l'individuazione di genotipi idonei agli ambienti aridi (Ranney *et al.*, 1990; Bauerle *et al.*, 2003). Le piante ornamentali utilizzate negli spazi a verde, anche in rapporto alla loro ampia base biologica, possiedono meccanismi piuttosto efficaci di resistenza allo stress idrico. Ai fini della realizzazione di aree a verde possono essere utilizzate, ad esempio, piante, come le C₄ o le CAM, che manifestano una migliore efficienza nell'utilizzo dell'acqua (Cerny *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2005;). Adattamenti morfologici e fisiologici consentono poi alle specie autoctone di sopravvivere in ambienti semiaridi (Caballero e Cid, 1993; Jackson e Overpeck, 2000; Jiang e Huang, 2001). Molte specie arbustive, grazie a sistemi radicali assai sviluppati, sono in grado di vivere in ambienti con disponibilità idriche scarse (Cleverly *et al.*, 1997; Ryel, 2004; Leffler, 2005).

La valorizzazione delle risorse genetiche può fare affidamento, inoltre, sulla differente tolleranza allo stress idrico dei diversi genotipi presenti all'interno della stessa specie (Abrams e Kubiske, 1990). Questa possibilità appare assai concreta, tanto da far ipotizzare la opportunità di selezionare, fra le numerose cultivar disponibili per alcune specie ornamentali, quelle più idonee a sopportare gli stress idrici nella fase vivaistica o nelle diverse condizioni di impiego (Stettler *et al.*, 1988; Anella e Whitlow, 1998, 2000).

La scelta dei tipi più idonei agli ambienti aridi pone tuttavia, nel caso delle piante da destinare al verde urbano, una problematica specifica legata alla parametrizzazione della risposta. A differenza delle altre piante agrarie in cui, secondo una procedura consolidata, vengono registrate le eventuali riduzioni causate dallo stress idrico sulla porzione utile (seme, frutto, radice, ecc.), nelle piante ornamentali gli effetti dello stress in oggetto sono valutati sulla base delle modificazioni di carattere estetico e degli eventuali danni verificatisi, soprattutto a carico dell'apparato fogliare. Per le specie utilizzate negli spazi a verde, inoltre, specifi-

co interesse assume la sopravvivenza alla aridità nel corso della utilizzazione, tenuto conto delle condizioni di marginalità, sotto il profilo pedologico e climatico in senso lato, degli ambienti dove esse sono state trasferite.

In questo contesto, contrassegnato da un livello di conoscenze ancora assai limitato, anche in considerazione della molteplicità di fattori coinvolti nella risposta alla carenza idrica e alla variabilità dei caratteri che sostengono la tolleranza allo stress idrico delle piante ornamentali, l'attività di ricerca sviluppata si è posta come obiettivi generali quelli di:

- analizzare, anche in rapporto al genotipo, l'influenza dello stress idrico durante le prime fasi del ciclo biologico: germinazione e accrescimento delle plantule;
- valutare le conseguenze di livelli idrici differenziati sulle prestazioni di alcune specie arbustive;
- definire i meccanismi di azione della carenza di acqua, anche per cercare di individuare quali possono essere le strategie più efficaci per contrastarne gli effetti.

In coerenza con tali obiettivi l'attività di ricerca ha avuto, inoltre, lo scopo di individuare i parametri che meglio possono esprimere la risposta delle piante al fattore allo studio, ponendo ovviamente specifica attenzione su quelli di maggiore significato dal punto di vista ornamentale in rapporto alla particolare destinazione delle piante stesse.

Gli obiettivi prima richiamati sono stati perseguiti con le prove, di seguito riportate, che hanno riguardato alcuni arbusti ornamentali largamente diffusi nell'ambiente mediterraneo e una specie erbacea, *Helianthus annuus*, di recente utilizzata nell'arredo a verde e che, per tratti peculiari, viene spesso impiegata quale pianta modello per gli studi sullo stress idrico in fase di germinazione.

In particolare le prove condotte hanno riguardato:

- gli effetti dello stress idrico sulla germinazione e sullo sviluppo di plantule di girasole (*Helianthus annuus* L.);
- la risposta morfo-fisiologica di arbusti ornamentali a condizioni differenziate di stress idrico;
- i meccanismi morfo-fisiologici di recupero da stress idrico in arbusti ornamentali.

6. Approcci metodologici comuni

Le prove sono state condotte negli anni 2009 e 2010, nei campi sperimentali e nei laboratori della sezione OrtoFloricoltura del Dipartimento di OrtoFloroArboricoltura e Tecnologie Agroalimentari dell'Università di Catania.

Con riferimento alle prove di "campo", queste hanno riguardato le specie arbustive riportate nella tab. 2 e sono state realizzate costantemente in ambiente confinato. Le cure colturali sono state praticate sulla base delle indicazioni reperite in letteratura; le concimazioni sono state eseguite regolarmente e con analoghi criteri.

Le prove di germinazione, hanno preso in considerazione il girasole (*Helianthus annuus* L.) e hanno previsto, in particolare, la valutazione di 6 ibridi F1: 'Elit', 'Goldy Double', 'Hadar', 'Orit', 'Pazit' e 'Zohar'.

Per quanto concerne i rilievi sulle piante, il **peso secco** delle diverse porzioni organografiche è stato determinato in stufa termoventilata a 70°C fino a peso costante; la **superficie fogliare** a mezzo di un elaboratore di immagini della Delta T-Devices; sulla base dei valori relativi all'area fogliare e al peso secco delle foglie è stato calcolato lo **Specific Leaf Area (SLA)** cioè la superficie fogliare dell'unità di peso secco delle foglie.

La **lunghezza delle radici** è stata stimata con il metodo proposto da Newman (1966) e successivamente semplificato da Tennant (1975). Tale metodo si basa sulla relazione intercorrente tra la lunghezza delle radici e il numero di intersezioni di un campione di peso noto e casualmente disposto su un reticolo. La lunghezza delle radici di un campione pari a 1 g è stata calcolata quindi adottando la seguente formula:

$$\text{lunghezza radici} = \pi/4 \times \text{numero di intersezioni} \times \text{l'unità di griglia.}$$

La lunghezza complessiva delle radici della pianta è stata, ovviamente, il risultato del prodotto del peso fresco in grammi dell'apparato radicale per la lunghezza di 1 g di quest'ultimo.

Per valutare gli effetti dei trattamenti sulla crescita della pianta, sono stati inoltre calcolati **RGR (Relative Growth Rate)**, **NAR (Net Assimilation Rate)**,

LAR (Leaf Area Ratio) e LWR (Leaf Weight Ratio), secondo Rodríguez *et al.* (2005) come segue:

$$RGR = \frac{\ln W_2 / W_1}{t_2 - t_1}$$

$$NAR = \left[\frac{W_2 - W_1}{A_2 - A_1} \right] \left[\frac{\ln A_2 / A_1}{t_2 - t_1} \right]$$

$$LAR = \left[\frac{A_2 - A_1}{W_2 - W_1} \right] \left[\frac{\ln W_2 / W_1}{\ln A_2 / A_1} \right]$$

$$WLR = \left[\frac{W_{L2} - W_{L1}}{W_2 - W_1} \right] \left[\frac{\ln W_2 / W_1}{\ln W_{L2} / W_{L1}} \right]$$

dove W è il peso secco totale, t il tempo, A l'area fogliare totale, W_L il peso secco totale delle foglie e 1 e 2 rappresentano rispettivamente l'inizio e la fine del periodo sperimentale.

Il **contenuto in clorofilla** è stato valutato mediante l'utilizzo di uno strumento portatile, SPAD-502 (Minolta). Il principio di funzionamento dello SPAD si basa sul grado di attenuazione che la luce subisce nell'attraversare il mesofillo; l'attenuazione è considerata proporzionale alla quantità di clorofilla presente nella foglia. Tale strumento offre il vantaggio di potere stimare con sufficiente rapidità il contenuto di clorofilla a partire dalle caratteristiche ottiche della foglia. Per pervenire ad un calcolo quanto più possibile corretto del contenuto reale di clorofilla, è stata inoltre predisposta, per ogni specie una curva di taratura relativa alla relazione tra indice SPAD e quantità di clorofilla determinata per estrazione; questa verifica è stata eseguita su 30 foglie le quali esprimevano, sulla base di un preliminare esame visivo, una variabilità della colorazione verde quanto più ampia possibile. Il metodo adottato per l'estrazione della clorofilla è stato quello descritto da Moran e Porath (1980). Esso prevede l'estrazione della clorofilla per 24h con 3 ml di N,N-Dimetilformamide e la successiva lettura allo spettrofotometro dell'assorbanza a due lunghezze d'onda pari a 647 e 664.5 nm. Sulla base del dataset ottenuto è stata quindi calcolata la relativa funzione di secondo grado (fig. 4).

Le misurazioni degli **scambi gassosi** della foglia sono state effettuate impiegando un Gas Exchange Analyzer (LCi Portable Photosynthesis System) della ADC (Analytical Development Corporation) che è composto da un IRGA (infra red gas analyzer) a stato solido (ADC-LA), da una camera di assimilazione con superficie pari a 6.25 cm² e da un sistema per l'acquisizione e per l'elaborazione dei dati. Il flusso d'aria con cui si è operato è stato pari a 350 ml min⁻¹. Le variazioni della CO₂ per effetto dell'assimilazione sono state determinate per via differenziale. In rapporto agli obiettivi della ricerca, le misurazioni degli scambi gassosi sono state eseguite nelle condizioni di accrescimento delle piante, in corrispondenza delle ore di maggiore insolazione.

L'analisi della **fluorescenza della clorofilla a** è stata eseguita in vivo utilizzando un fluorimetro portatile "OS1-FL Modulated Fluorometer" della OPTISCIENCES. Le misurazioni sono state precedute da un adattamento al buio delle foglie per 30 minuti. Attraverso questa strumentazione è stato possibile determinare alcuni parametri: F_0 = livello minimo di fluorescenza, F_m = livello massimo di fluorescenza. L'efficienza massima apparente del PSII è stata determinata dal rapporto F_v/F_m con $F_v = F_m - F_0$ = fluorescenza variabile.

Le misurazioni del **potenziale idrico** della foglia prima dell'alba (Ψ_{pd}) e a mezzogiorno (Ψ_{md}) sono state eseguite, adottando la metodica descritta da Scholander *et al.* (1965), utilizzando una camera a pressione della PMS Instrument Company alimentata da una bombola contenente azoto. Le foglie sono state recise in prossimità della base del picciolo ed immediatamente sottoposte a misurazione, previa rifinitura della zona di taglio con una lama ben affilata.

Lo stato idrico delle piante, è stato inoltre valutato mediante il **Relative Water Content** prima dell'alba (RWC_{pd}) e a mezzogiorno (RWC_{md}), adottando il metodo proposto da Jones e Turner (1978). Per ogni trattamento 30 dischi di foglie (10 mm Ø), scelte tra quelle completamente espanse, sono stati pesati (FW, peso fresco); subito dopo sono stati immersi totalmente in acqua distillata per 4 ore a temperatura ambiente. I campioni sono stati successivamente asciugati con carta assorbente e pesati per ottenere il peso turgido (TW), poi disseccati per 24 ore a 80°C (DW, peso secco) fino a raggiungimento del peso costante. Il RWC è stato determinato adottando la seguente formula:

$$RWC (\%) = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100.$$

Lo **studio anatomico della foglia** è stato effettuato previa inclusione in Istoresina Tecnovit 7100 delle sezioni dei campioni prelevati; questo prodotto è costituito da una resina di base liquida (2-idrossietil-metacrilato), da un attivatore (dibenzolperossido) e da un induritore (hardener). Dopo il prelievo, le foglie sono state poste in una soluzione di FAA (soluzione costituita da: 90% di alcool etilico al 70%, 5% di acido acetico assoluto e 5% di formaldeide) e conservate in frigorifero a 4°C; i campioni sono stati quindi progressivamente immersi, per tempi diversi, in soluzioni di alcool etilico a gradazione via via crescente: 1 ora a 30°C e poi ancora 1 ora a 50°C, 1 ora a 60°C, 1 ora a 70°C, 20 ore a 80°C, 4 ore a 90°C e infine 2 ore 95°C (sotto vuoto). Nella fase di pre-infiltrazione i campioni sono stati immersi in una soluzione di alcool etilico assoluto e di liquido di base nel rapporto 1:1, mantenuta sotto vuoto per 2 ore, e successivamente posti per 12 ore nella soluzione di lavoro costituita da 1 grammo di attivatore sciolto, mediante agitatore magnetico, in 100 ml di liquido di base (infiltrazione). Nella fase di polimerizzazione i campioni così trattati sono stati posti nella apposite vaschette di plastica (Histoform S) e ricoperti con un miscela di soluzione di lavoro e induritore nel rapporto 14:1. Una volta pronte, le inclusioni sono state prelevate dalle vaschette, montate su pezzi di plexiglas opportunamente tagliati e sezionate al microtomo rotativo con lame di vetro. Le sezioni di foglia, di spessore di 4-6 µm, poste su vetrini, sono state osservate con un analizzatore di immagini (Leitz mod. ASM 68K) per poter evidenziare eventuali differenze con riferimento ai diversi tessuti del mesofillo in relazione ai fattori allo studio.

La **densità e dimensione degli stomi** sono state determinate con il metodo dell'impronta (strip); quest'ultima è stata ottenuta mediante applicazione di un collante a base acrilica sulla superficie fogliare. Il rilievo ha riguardato solo l'epidermide inferiore tenuto conto che le specie analizzate presentano foglie ipostomatiche; sono state prese in esame almeno due foglie per pianta. Le impronte, poste su vetrini portaoggetto, sono state successivamente analizzate al microscopio binoculare, con l'ausilio di un obiettivo micrometrico.

Nel corso di tutte le prove sono stati monitorati in continuo i principali **parametri microclimatici** dell'ambiente. Le misurazioni sono state effettuate, con riferimento alla temperatura dell'aria, mediante termistori, per la determinazione dell'umidità relativa con igrometri e per il rilevamento della radiazione globale con

piranometri. I vari sensori sono stati collegati, direttamente o attraverso un multiplexer AM416, ad un data logger CR1000 della Campbell Scientific. I valori registrati sono stati trasferiti, attraverso un'interfaccia RS232, al computer e quindi elaborati.

tab. 2 – Nome scientifico e famiglia botanica di appartenenza degli arbusti ornamentali oggetto di studio (Fonte: GRIN Taxonomy for Plants).

Nome scientifico	Famiglia
<i>Callistemon citrinus</i> (Curtis) Skeels	Myrtaceae
<i>Lantana camara</i> L.	Verbenaceae
<i>Laurus nobilis</i> L.	Lauraceae
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Oleaceae
<i>Pittosporum tobira</i> (Thunb.) W.T. Aiton	Pittosporaceae
<i>Polygala myrtifolia</i> L.	Polygalaceae
<i>Thunbergia erecta</i> (Benth.) T. Anderson	Acanthaceae
<i>Viburnum tinus</i> L. var. <i>lucidum</i>	Caprifoliaceae

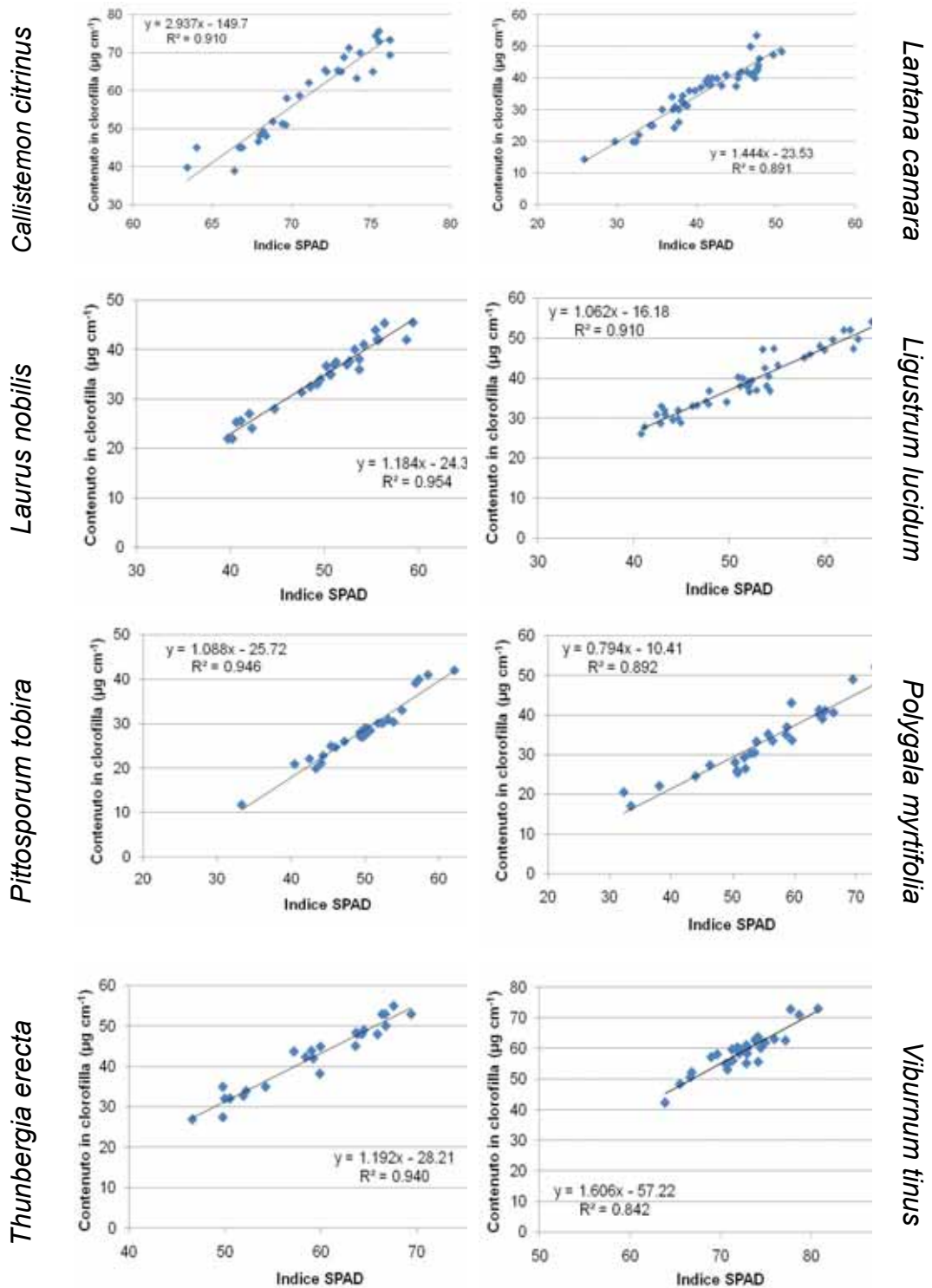


fig. 4 – Correlazione tra indice SPAD e contenuto di clorofilla determinato mediante estrazione ($df = 28$).

7. Articolazione delle prove

Come riportato in precedenza l'attività sperimentale è stata articolata nelle tre prove di seguito riportate:

- Prova A: effetti dello stress idrico sulla germinazione e sullo sviluppo di plantule di girasole (*Helianthus annuus* L.);
- Prova B: risposta morfo-fisiologica di arbusti ornamentali a condizioni differenziate di stress idrico;
- Prova C: meccanismi morfo-fisiologici di recupero da stress idrico in arbusti ornamentali.

7.1. Prova A: effetti dello stress idrico sulla germinazione e sullo sviluppo di plantule di girasole (*Helianthus annuus* L.)

7.1.1. Presentazione della problematica

La germinazione rappresenta la prima fase del ciclo vitale delle piante ed è quella in cui la sensibilità allo stress idrico è maggiore (Ashraf e Mehmood, 1990); l'abbassamento del potenziale osmotico della soluzione circolante del substrato influenza negativamente il processo in oggetto causando spesso una riduzione della percentuale di semi germinati e un rallentamento della velocità di germinazione, con possibili conseguenze sul successivo sviluppo delle plantule (Albuquerque e de Carvalho, 2003). Gli effetti dello stress idrico sono tuttavia largamente dipendenti dalla specie e nell'ambito di questa dalla cultivar presa in considerazione.

Il comportamento delle diverse entità vegetali inoltre può essere influenzato da vari fattori: ad esempio, Sharma, (1976) è stato tra i primi a mettere in evidenza gli effetti della temperatura sulla risposta di differenti specie a varie condizioni di potenziale osmotico durante la fase di germinazione e tale risultato è stato successivamente confermato da altri autori (Bonvissuto e Busso, 2007; Ghebrehiwot *et al.*, 2008).

Anche le conseguenze della germinazione in condizioni non ottimali, sulla successiva fase di sviluppo della plantula, sono non del tutto chiare. Infatti Ungar (1995) ha osservato che i semi germinati in condizioni di stress danno origine a plantule che, fanno registrare, in termini di accrescimento, comportamenti ora

negativi ora positivi in rapporto al genotipo. Pace e Benincasa (2010) hanno riscontrato che le plantule provenienti da semi di colza sottoposti durante la fase di germinazione a stress idrico, quando venivano poste in condizioni ottimali presentavano un accrescimento più elevato rispetto a quelle derivanti da semi non stressati.

Tra le specie particolarmente sensibili alle condizioni di stress idrico, soprattutto durante la fase di germinazione, il girasole occupa una posizione di assoluto rilievo (Ahmad *et al.*, 2009). Sajjan *et al.*, (1999) hanno riscontrato in questa asteracea, a seguito dell'abbassamento del potenziale osmotico nel substrato, una significativa riduzione della percentuale di germinazione e della produzione di biomassa delle plantule e un incremento del tempo medio di germinazione. Tale comportamento spesso risulta condizionato dal genotipo come dimostra l'ampia variabilità dei risultati disponibili in letteratura: Smok *et al.*, (1993) riportano che la germinazione del girasole viene inibita, in presenza di PEG 6000, ad un potenziale osmotico inferiore a -0.50 Mpa. Lenzi *et al.*, (1995) hanno riscontrato che semi mutanti di girasole manifestano un'elevata resistenza allo stress osmotico, germinando anche in condizioni di potenziale altamente negativo. Analoghi risultati sono stati ottenuti da El Midaoui *et al.* (2001), con percentuali di semi germinati pari a circa il 20%, anche in condizioni drastiche di stress idrico (-1.60 MPa).

L'impiego di cultivar tolleranti lo stress idrico potrebbe contribuire a rendere meno aleatori i risultati del processo di produzione; la selezione per il carattere in oggetto, nell'ambito delle cultivar in commercio, potrebbe risultare assai utile non solo con riferimento alla fase vivaistica, nel corso della quale il sopraggiungere di stress abiotici può compromettere il successivo sviluppo delle plantule, ma anche per la realizzazione di programmi di miglioramento genetico. A tal riguardo Somers *et al.* (1983), analizzando cultivar diverse di girasole, hanno concluso che la valutazione della germinazione in condizioni differenziate di potenziale osmotico può assumere una valenza pratica nello screening della tolleranza dei genotipi allo stress idrico.

I dati disponibili in letteratura, in ogni caso, fanno riferimento a genotipi impiegati per la produzione degli acheni da cui estrarre l'olio, mentre del tutto carenti sono le informazioni relative alle nuove cultivar ornamentali, caratterizzate

da una elevata ramificazione dello stelo e dalla presenza di numerosi capolini, utilizzate per la produzione del fiore reciso o per l'ottenimento di esemplari in contenitore.

In questo quadro, lo scopo della presente ricerca è stato quello di studiare, su sei cultivar di girasole ornamentale, gli effetti di differenti condizioni di stress idrico durante la fase di germinazione, conseguenti alla adozione di liquidi per l'imbibizione con diverso potenziale osmotico, sul processo in oggetto e sull'accrescimento iniziale delle plantule. Tali effetti sono stati esaminati anche in rapporto alla temperatura di germinazione adottata. In particolare l'attività di ricerca è stata articolata in tre successive prove sperimentali i cui obiettivi specifici possono essere sintetizzati come segue:

- **Prova A1:** screening preliminare, al fine di valutare la risposta delle cultivar a condizioni differenziate di stress idrico durante la fase di germinazione;
- **Prova A2:** risposta delle cultivar a condizioni differenziate di stress idrico durante la fase di germinazione, in rapporto alla temperatura;
- **Prova A3:** risposta delle cultivar a condizioni differenziate di stress idrico durante la fase di germinazione ed effetti sulla crescita delle plantule.

7.1.2. Materiali e metodi

Tutte le prove sono state condotte su 6 ibridi F1 di girasole ornamentale (Cois'94): 'Elit', 'Goldy Double', 'Hadar', 'Orit', 'Pazit' e 'Zohar'.

Tenuto conto degli obiettivi specifici delle singole prove, adottando uno schema fattoriale, sono state in particolare impiegate per l'imbibizione dei semi acqua distillata o soluzioni contenenti quantità crescenti di PEG 6000 (Applchem, Germania), al fine di ottenere livelli del potenziale osmotico diversi e in particolare:

- **Prova A1** - 6 livelli: 0 (testimone con acqua distillata), -0.30, -0.60, -0.90, -1.20, -1.50 MPa;
- **Prova A2** - 7 livelli: 0 (testimone con acqua distillata), -0.15, -0.30, -0.45, -0.60, -0.75, -0.90 MPa e 4 livelli termici, 15, 20, 25 e 30°C;
- **Prova A3** - 6 livelli: 0 (testimone con acqua distillata), -0.15, -0.30, -0.45, -0.60, -0.75 MPa.

Le soluzioni di cui sopra sono state ottenute aggiungendo all'acqua distillata il PEG, nelle quantità previste dalla formula proposta da Michel e Kaufmann (1973):

$$\psi_s = -(1.18 \times 10^{-2})C - (1.18 \times 10^{-4})C^2 + (2.67 \times 10^{-4})CT + (8.39 \times 10^{-7}) C^2T$$

dove ψ_s è il livello di potenziale osmotico, C è la concentrazione di PEG 6000 in g/kg di acqua distillata e T è la temperatura in °C.

Il PEG, com'è noto, è una sostanza largamente impiegata per indurre condizioni di stress idrico negli esperimenti in vitro (Pandey e Agarwal, 1998). Le sue molecole con $M_r \geq 6000$ (PEG 6000) sono inerti, non ioniche e riescono a mantenere un uniforme potenziale osmotico durante tutto l'esperimento (Lu e Neumann, 1998). Le molecole di PEG 6000, inoltre, sono abbastanza piccole da modificare il potenziale osmotico, ma grandi a sufficienza da non essere assorbite dai semi o dalle piante (Carpita *et al.*, 1979). In tal modo il PEG riesce a simulare, in rapporto alla concentrazione adottata, condizioni di potenziale osmotico differenziate più efficacemente di altri soluti che possono essere assorbiti attraverso la parete cellulare (Versules *et al.*, 1998).

La germinazione dei semi si è realizzata in scatole Petri (8 cm di Ø), su due strati di carta filtro Whatman inumiditi con 8 cc di liquido per l'imbibizione. I semi sono stati posti a germinare al buio in una camera di crescita e, ove non diversamente previsto dal piano sperimentale, ad una temperatura di 20°C. La durata delle prove di germinazione è stata di 21 giorni (periodo di incubazione indicato in letteratura per i semi di girasole); la conta dei semi germinati è stata eseguita giornalmente; questi ultimi sono stati ritenuti tali allorché le dimensioni longitudinali della radichetta raggiungevano i 2 mm (Côme, 1970).

Per ogni tesi allo studio sono state realizzate 4 ripetizioni di 25 semi ciascuna.

Per valutare gli effetti dei fattori allo studio sulla germinazione sono stati determinati gli indici di seguito riportati:

- Germinabilità (%) = $(N/NT) \times 100$;
- Tempo medio di germinazione in giorni (TMG) = $\sum(n_i \times i)/N$ (Salehzade *et al.*, 2009);
- T50 in giorni = $t_i + [(N/2 - nd_i) (t_j - t_i)] / (nd_j - nd_i)$ per $nd_i < N/2 < nd_j$ (Salehzade *et al.*, 2009);

- Velocità di germinazione (germination index, GI) = $(nd_1/1) + (nd_2/2) + (nd_3/3) + \dots + (nd_i/i)$ (Salehzade *et al.*, 2009);
- Tasso di germinazione (germination rate index, GRI) espresso in % di germinazione per giorno = $\Sigma(G_i - G_{i-1})/i$ (Maguire, 1962);
- Indice di prontezza (promptness index, PI) = $(nd_2 \times 1) + (nd_4 \times 0.75) + (nd_6 \times 0.5) + (nd_8 \times 0.25)$ (Ashraf *et al.*, 2006);
- Indice di tolleranza allo stress (germination stress tolerance index, GSI) = $[PI \text{ (in condizioni di stress)} / PI \text{ (test)}] \times 100$ (Ahmad *et al.*, 2009);

dove NT = numero complessivo di semi posti a germinare; N = numero totale di semi germinati; n_i = numero di semi germinati al giorno i ; $nd_1, nd_2, nd_3, \dots, nd_i$ = numero di semi totali germinati al giorno 1, 2, 3, ..., i ; $G_1, G_2, \dots, G_i$ = % germinazione al giorno 1, 2, ..., i ; t_i = tempo in giorni.

Nella prova A3, rivolta a valutare gli effetti dello stress idrico imposto ai semi sull'accrescimento delle plantule da essi originate, i semi germinati sono stati posti in contenitori di 7 cm di diametro su un substrato di sabbia e trasferiti in serra per 14 giorni. Al termine della prova, mediante rilievo distruttivo, sono stati determinati lunghezza della porzione epigea ed ipogea (cm), peso fresco e secco (g) delle plantule.

Tutti i dati acquisiti sono stati sottoposti all'analisi della varianza (ANOVA) per valutare la significatività degli effetti principali e delle interazioni dei fattori allo studio. I valori percentuali di semi germinati sono trasformati in valori angolari ($\arcsin \sqrt{X}$). Nelle tabelle vengono riportate le differenze minime significative secondo LSD test ($P \leq 0.05$).

7.1.3. Risultati e discussione

Per comodità espositiva i risultati saranno riportati separatamente per le diverse prove.

Prova A1

Il PEG si è confermato pienamente idoneo a realizzare condizioni in grado di simulare gli effetti dello stress idrico (Ashraf *et al.*, 1996; Turhan, 1997).

L'impiego, per l'imbibizione dei semi, di soluzioni con livelli di potenziale osmotico compresi tra -0.30 e -1.50 MPa, attraverso concentrazioni crescenti di questa sostanza, ha in primo luogo consentito di individuare il valore soglia al di

la del quale, nel girasole, la germinazione non si verifica, almeno con riferimento ai genotipi adottati.

I risultati della prova hanno infatti dimostrato che, sebbene le diverse cultivar abbiano manifestato un comportamento variabile nei confronti dello stress in oggetto, nessuna di queste è riuscita a germinare allorché il livello di potenziale ha raggiunto -0.9 MPa.

L'analisi dei fattori allo studio ha messo in evidenza inoltre per tutti gli indici adottati effetti di interazione ad attestazione di una differente influenza del livello di concentrazione del PEG sui genotipi in esame (tab. 1).

Come prevedibile si è in genere osservata una riduzione della percentuale di germinazione a mano a mano che i valori del potenziale sono stati sempre più negativi, a conferma di quanto riportato al riguardo in numerosi lavori sull'argomento (Smock *et al.*, 1993; Hu e Jones, 2004; Ahmad *et al.*, 2009). Nella media dei tipi allo studio la germinabilità è stata pari al 71.7%, 66.8% e 57.8% rispettivamente per il testimone e per valori del potenziale idrico di -0.3 e -0.6 MPa nell'ordine (tab. 2). Elevata la variabilità riscontrata per il parametro in oggetto in rapporto ai fattori allo studio: anche limitando l'esame ai valori di potenziale osmotico compresi tra 0 e -0.6 MPa, la germinabilità è infatti oscillata tra il 97% della 'Pazit' e il 17% della 'Elit' rispettivamente in condizioni di potenziale pari a 0 MPa e -0.6 MPa (tab. 2).

Nell'ambito dei genotipi analizzati si sono osservati comportamenti nettamente differenziati: in particolare la 'Orit', ha fatto registrare, almeno nell'intervallo compreso tra 0 e -0.6 MPa, valori di germinabilità praticamente sovrapponibili, anche se piuttosto modesti; in 'Goldy Double', 'Hadar' e 'Pazit', non sono emerse differenze significative tra la tesi testimone e quella che prevedeva un potenziale di -0.3 MPa, mentre in corrispondenza del valore di potenziale inferiore e pari a -0.6 MPa, si è osservata una riduzione piuttosto sensibile nel numero di semi germinati. In 'Elit', cultivar che si è dimostrata la più sensibile allo stress idrico, si sono rilevate delle riduzioni progressive della percentuale di germinazione man mano che i valori del potenziale si andavano abbassando. Per la 'Zohar', infine, la germinabilità più elevata è stata riscontrata in presenza di valori del potenziale osmotico di -0.3 e -0.6 MPa (tab. 2).

Dai dati di cui sopra sembra pertanto emergere che le cv. più tolleranti allo stress idrico in fase di germinazione siano 'Zohar' e 'Orit' mentre quella meno tollerante sia 'Elit'.

Il tempo medio di germinazione è aumentato solamente in corrispondenza di -0.6 MPa, mentre le variazioni in rapporto alle cv. e ai differenti valori del potenziale sono state di pari ampiezza a quelle rilevate per la germinabilità e comprese tra 2.2 gg di 'Zohar' a -0.3 MPa e 12.5 gg della 'Elit' testimone (tab. 3). Eccezion fatta per 'Elit', per la quale non è stato registrato un andamento univoco per effetto dell'abbassamento dei valori del potenziale osmotico, probabilmente anche in conseguenza della drastica riduzione della germinabilità da esso determinata, per tutte le altre cv. le differenze sono state piuttosto contenute. Un significativo aumento del tempo medio di germinazione si è riscontrato infatti solamente in corrispondenza di -0.6 MPa per 'Goldy Double', 'Pazit' e 'Zohar' (tab. 3).

Sulla base di tali risultati non sembrerebbe confermato quanto sostenuto da altri autori (Lafond e Baker, 1986) i quali ritengono che il tempo medio di germinazione possa rappresentare un parametro ancor più efficace della germinabilità al fine di individuare i genotipi in grado di meglio tollerare lo stress idrico.

Di fatto tra i due parametri non sono stati riscontrati andamenti sempre concordanti e le indicazioni emerse con riferimento al comportamento delle diverse cv. nei confronti dello stress idrico sulla base della germinabilità talora non hanno trovato conferma nei dati relativi al tempo medio di germinazione. I risultati di cui sopra potrebbero essere giustificati dal fatto che l'abbassamento del potenziale della soluzione acquosa è una pratica adottata nel *seed priming*, proprio per migliorare la velocità e l'uniformità di germinazione (Ghiyasi *et al.*, 2008). Naturalmente gli effetti sono legati con il livello di potenziale imposto e con la sensibilità varietale, per cui i diversi genotipi possono reagire in maniera differente alla riduzione del potenziale.

Le variazioni dell'indice T50 in rapporto ai fattori allo studio sono apparse largamente coincidenti con quelle osservate per il tempo medio di germinazione (tab. 4). Tutte le cultivar in prova hanno fatto registrare, infatti, per effetto dei diversi livelli di potenziale osmotico, differenze nei valori del T50 dello stesso senso e di pressoché pari entità, almeno in termini percentuali, rispetto a quelle rilevate per il tempo medio di germinazione (tab. 4).

Per quanto concerne l'indice GI, relativo cioè alla velocità di germinazione (tab. 5), i valori più elevati sono stati riscontrati per la 'Zohar', ad attestazione della grande celerità con cui il processo si è avviato nella suddetta cultivar, come del resto si può facilmente constatare dal grafico relativo all'andamento della germinazione stessa (fig. 1). Nella 'Orit', che sulla base dei dati relativi alla germinabilità è apparsa tra le cultivar più tolleranti lo stress idrico, i valori dell'indice di cui sopra, a causa della lentezza del processo e della limitata percentuale di semi germinati, sono stati viceversa molto bassi, ma poco influenzati dalle variazioni del potenziale osmotico, a differenza di quanto osservato per 'Elit', la quale ha fatto registrare valori parimenti bassi anche quando il potenziale era di 0 o di -0.3 MPa e ancor più bassi e in assoluto i più modesti in corrispondenza di -0.6 MPa. Nelle restanti cultivar si è osservato, infine, una riduzione dei valori più o meno marcata, ma sempre significativa, passando da -0.3 MPa a -0.6 MPa, ad attestazione del fatto che l'abbassamento del potenziale osmotico ha determinato non solo una riduzione della percentuale dei semi germinati, ma anche un ritardo del processo in oggetto (tab. 5).

I valori del GRI (tab. 6), che esprimono la percentuale di semi giornalmente germinati rispetto a quelli complessivamente posti a germinare e che pertanto riassumono il comportamento di questi ultimi con riferimento sia alla celerità con cui il processo si realizza che alla germinabilità (Emmerich e Hardegree, 1990), hanno in larga misura confermato i risultati emersi dall'analisi del GI. Anche in questo caso 'Zohar' e 'Orit' hanno fatto registrare i valori più alti in assoluto la prima, piuttosto bassi la seconda, ma per entrambe poco variabili al diminuire del potenziale osmotico. Parimenti la 'Elit', tra tutte le cv. poste allo studio, è stata quella che ha accusato la riduzione più rilevante del valore dell'indice in oggetto passando da un valore 2.8 per il potenziale 0 MPa ad un valore di 0.8 per il potenziale -0.6 MPa (tab. 6).

Variazioni ancor più simili a quelle descritte per la velocità di germinazione sono state accertate, in rapporto ai fattori allo studio, per il PI, cioè per l'indice di prontezza (tab. 7). Quest'ultimo è stato anche utilizzato per il calcolo dell'indice di resistenza allo stress (GSI) che come già ricordato, esprime gli effetti dello stress in confronto alla situazione di "non stress".

I risultati emersi dall'analisi di quest'ultimo indice (tab. 8) hanno offerto elementi assai utili con riferimento agli obiettivi della presente ricerca, considerato che, oltre a confermare alcune indicazioni emerse dagli indici in precedenza esaminati, hanno fornito ulteriori dati per valutare il comportamento delle cultivar allo studio in rapporto alle condizioni di potenziale osmotico imposto in fase di germinazione. A riprova di quanto rilevato per numerosi degli indici già esaminati, 'Orit' e 'Zohar' hanno fatto registrare valori assai elevati in corrispondenza sia del potenziale osmotico -0.3 MPa che di quello -0.6 MPa, confermando quindi la loro capacità di germinare regolarmente anche in condizioni di stress idrico, mentre per 'Elit' il valore dell'indice in oggetto è drasticamente diminuito allorché il potenziale osmotico è sceso a -0.6 MPa. Riduzioni altrettanto rilevanti dei valori del GSI sono state riscontrate per 'Goldy Double' e 'Pazit', mentre per 'Hadar' essi sono stati elevati al pari di quelli calcolati per 'Orit' e 'Zohar'. In definitiva sulla base dei risultati di cui sopra sembra possano essere individuati due gruppi di cultivar, di cui uno costituito da 'Orit', 'Zohar' e 'Hadar', l'altro da 'Elit', 'Goldy Double' e 'Pazit', contrassegnati da una differente tolleranza allo stress idrico nel corso della germinazione.

Data la sensibilità con cui l'indice GSI si modifica al variare del livello di stress imposto, molti ricercatori ritengono che esso possa costituire uno strumento assai valido ai fini della valutazione per la tolleranza al secco (Ahmad *et al.*, 2009). Secondo altri autori, viceversa, tale indice potrebbe esprimere, più che la resistenza del genotipo allo stress in oggetto, la qualità del seme stesso, dato che non sempre si è trovata correlazione fra i valori ottenuti in fase di germinazione e il comportamento degli individui nelle successive fasi di crescita (Ashraf *et al.*, 1996). D'altra parte diversi fattori possono influenzare le caratteristiche del seme, come l'età, la maturità (Shete *et al.*, 1992), le condizioni di conservazione (Elemer, 1991), la composizione biochimica (Reuzean *et al.*, 1992), la variabilità genetica (Sajjan *et al.*, 1999) e le condizioni ecologiche (Smok *et al.*, 1993).

Al riguardo è tuttavia da rilevare che l'attenzione posta nella scelta dei lotti di seme impiegati nella presente prova, ed in particolare il fatto che essi avevano identica provenienza, erano costituiti tutti da ibridi F1 e presentavano la stessa data di produzione, dovrebbe di fatto escludere tali influenze sui risultati ottenuti.

Ulteriori elementi di valutazione, con riferimento al comportamento delle cv. in rapporto ai valori di potenziale osmotico, scaturiscono infine dall'andamento del processo di germinazione (fig. 1).

In particolare per quanto concerne la 'Elit', che sulla base dei diversi indici esaminati è apparsa quella maggiormente sensibile allo stress idrico, si può rilevare che fino al decimo giorno il decorso della germinazione non ha fatto registrare rilevanti differenze per effetto del potenziale osmotico, mentre successivamente esso si modifica profondamente, tenuto conto che un ulteriore aumento del numero di semi germinati si osserva solamente nella tesi testimone. 'Goldy Double' e 'Pazit' hanno accusato da subito l'effetto negativo esercitato dal potenziale osmotico più basso, facendo registrare, in confronto al testimone e al livello -0.3 MPa di potenziale, le differenze in assoluto più elevate in corrispondenza del quinto-sesto giorno dall'avvio della prova; successivamente i semi posti nella condizione più stressante, contrariamente alle altre due tesi dove il processo si era praticamente concluso, hanno comunque continuato a germinare, recuperando almeno in parte il grave handicap che avevano manifestato nei primi giorni. In 'Hadar' e 'Orit' l'andamento è stato sostanzialmente simile fra le tre condizioni di potenziale esaminate, mentre per 'Zohar', cultivar apparsa piuttosto resistente allo stress idrico, i semi posti nelle condizioni di potenziale più basso hanno accusato solo un breve ritardo iniziale nel processo di germinazione che è stato colmato entro il quinto giorno dall'avvio della prova (fig. 1).

La prova in oggetto ha avuto lo scopo, oltre che di studiare gli effetti esercitati da differenti livelli di potenziale osmotico sul processo di germinazione di cv. diverse di girasole attraverso la utilizzazione di una serie di indici proposti a tal fine in letteratura, di acquisire anche elementi utili per valutare la rispondenza dei suddetti indici all'obiettivo indicato. L'analisi di un processo, quale quello della germinazione, attraverso indici diversi offre la possibilità, infatti, di meglio discriminare quali siano quelli più idonei ad esprimere gli effetti dei fattori allo studio (Anjum e Baiwa, 2005). I risultati emersi consentono di fatto di ritenere che alcuni degli indici utilizzati siano in grado di evidenziare meglio l'influenza dei fattori allo studio sul processo analizzato. In particolare il GSI sembra essere l'indice che con maggiore efficacia è in grado di mettere in evidenza l'influenza delle condizioni di stress sul processo di germinazione. Ciò anche in considerazione del fat-

to che molti degli indici esaminati sono apparsi meno discriminanti rispetto al GSI, mentre qualcuno di essi, come ad esempio la germinabilità, che è stato in grado di mettere in evidenza differenze apprezzabili in rapporto ai fattori allo studio, ha dato in genere risultati abbastanza contrastanti rispetto a quelli forniti dagli altri indici. D'altra parte, come già ricordato in precedenza, non si può escludere il fatto che un lieve abbassamento del potenziale possa essere utile per favorire il processo di germinazione, mentre una ulteriore riduzione del potenziale stesso possa ostacolarlo, in misura peraltro differente in rapporto alla variabile sensibilità che i genotipi possono manifestare al riguardo.

Considerato infine che alcuni indici potrebbero fornire informazioni parzialmente o totalmente coincidenti sono state calcolate le correlazioni fra gli stessi. Come largamente prevedibile, in numerosi casi gli indici adottati sono apparsi significativamente correlati fra loro (figg. 2-9). In particolare una correlazione lineare e positiva molto stretta è stata osservata fra l'indice di prontezza (IP) e la velocità di germinazione (GI) (fig. 3) e tra tempo medio di germinazione (TMG) e T50 (fig. 6). In entrambi i casi, pertanto, le indicazioni fornite dai due indici risultano strettamente sovrapponibili.

Come atteso, gli indici di prontezza e la velocità di germinazione sono apparsi inversamente correlati con il tempo medio di germinazione e con il T50 (figg. 2, 4, 5 e 7).

Prova A2

Sulla scorta dei risultati conseguiti in precedenza, l'intervallo di potenziale osmotico esplorato nella presente prova è stato limitato ai valori compresi tra 0 MPa e -0.90 MPa. Lo studio ha riguardato inoltre gli effetti di 4 livelli di temperatura (da 15 a 30°C) in rapporto alle stesse 6 cv. di girasole prima adottate.

Al pari di quanto osservato nella prova di cui si è riferito, anche in questo caso non è stata riscontrata germinazione in corrispondenza del valore di potenziale osmotico -0.90 MPa, per cui i risultati che di seguito vengono discussi si riferiscono esclusivamente alle tesi che prevedevano un potenziale fino a -0.75 MPa.

La significatività degli effetti principali e delle interazioni (tab. 9) indica chiaramente che, non solo sono emerse differenze in rapporto ai fattori allo stu-

dio (potenziale osmotico, temperatura e cultivar), ma altresì che questi ultimi hanno interagito tra loro. Con specifico riferimento agli obiettivi ultimi della ricerca, le cultivar in esame hanno manifestato un comportamento diverso al variare dei livelli osmotici e termici realizzatisi nel corso della germinazione dei semi.

La percentuale di germinazione ha fatto registrare variazioni, peraltro molto elevate, soprattutto per effetto del potenziale osmotico; nella media delle diverse cultivar e temperature, infatti, è stata pari al 63.3%, 64.4%, 66.1%, 60.6%, 32.6% e 3.4% in corrispondenza rispettivamente del potenziale 0, -0.15, -0.30, -0.45, -0.60 e -0.75 MPa (tab. 10). Da quanto sopra se ne deduce che, con riferimento alla germinabilità, gli effetti del fattore in oggetto, si rendono manifesti, rispetto al testimone, a partire da un valore di potenziale osmotico pari a -0.6 MPa e si esercitano in misura assai rilevante allorché esso si abbassa ulteriormente e raggiunge -0.75 MPa. In corrispondenza di quest'ultimo valore nessuna cv. ha fornito una germinabilità apprezzabile, eccezion fatta per la 'Zohar', i cui semi sono mediamente germinati nella misura del 15% circa (tab. 10).

La soglia di -0.6 MPa sembrerebbe quindi rappresentare, almeno per i genotipi allo studio, un limite invalicabile ai fini di un regolare processo di germinazione (tab. 10). Fra le cultivar, 'Zohar' conferma la sua tolleranza al deficit idrico mentre 'Elit' è quella che accusa la maggiore diminuzione di germinabilità passando dalla condizione di potenziale 0 MPa al potenziale più basso (-0.75 MPa). Da sottolineare inoltre come, per questo genotipo, i valori di germinabilità si siano progressivamente e significativamente ridotti con il diminuire del potenziale osmotico mentre in tutte le altre cultivar allo studio, almeno fino ad un valore -0.45 MPa di potenziale non sono state osservate, rispetto al testimone, significative variazioni in negativo ma, al contrario, in qualche caso aumenti, anche di notevole entità.

L'andamento della germinabilità al crescere del livello termico ha manifestato variazioni piuttosto interessanti (tab. 11). In particolare, fino a valori della temperatura di 25°C non si sono osservate differenze nella percentuale di semi germinati; nella media degli altri fattori allo studio 51.5%, 50.5% e 48.1% rispettivamente a 15, 20 e 25 °C, mentre l'ulteriore innalzamento della temperatura a 30 °C causa una apprezzabile diminuzione della germinabilità che si riduce al 43.5%. Tale variazione, tuttavia, va imputata alla consistente diminuzione dei va-

lori dell'indice in oggetto in presenza di potenziali osmotici pari o superiori a -0.45 MPa. In altri termini mentre a temperature comprese tra 15 e 25 °C la germinabilità si è mantenuta parimenti elevata in rapporto al potenziale osmotico, almeno fino ad un valore di quest'ultimo di -0.45 MPa, a 30 °C già a partire da -0.3 MPa si è avuta una riduzione piuttosto consistente della percentuale di germinazione, ad attestazione che le conseguenze dello stress idrico sono ancor più marcate in concomitanza con quello termico.

Gli effetti della temperatura sulla germinabilità delle diverse cultivar non sono apparsi quasi mai significativi, eccezion fatta per la cultivar 'Zohar' la quale, ha fatto registrare una percentuale di semi germinati maggiore in corrispondenza dei due livelli termici più bassi, 15 e 20°C (tab. 12).

Le variazioni del tempo medio di germinazione in rapporto al potenziale osmotico (tab. 13) sono state assai simili a quelle in precedenza descritte per la germinabilità. Anche in questo caso, infatti, i valori, nella media degli altri fattori allo studio, sono rimasti pressoché invariati, e compresi tra 6.3 e 7.2 gg, fino ad un potenziale di -0.45 MPa, sono lievemente aumentati a -0.6 MPa e più che raddoppiati a -0.75 MPa. Con riferimento alle cv. le variazioni più contenute per effetto del potenziale osmotico sono state riscontrate in 'Orit' e 'Zohar', quelle più rilevanti in 'Elit'.

Il parametro in oggetto, ovviamente, è stato influenzato in misura considerevole dalla temperatura; il TMG, infatti, si è mediamente ridotto di quasi il 20% innalzando la temperatura di germinazione da 15 a 30 °C (tab. 14). Gli effetti delle temperature, anche per il TMG, sono apparsi diversi in funzione del valore del potenziale osmotico; infatti, mentre fino ad un potenziale di -0.45 si è osservato in genere una riduzione del numero di giorni mediamente necessari per la germinazione al crescere della temperatura, l'ulteriore decremento del potenziale non solo ha causato un aumento del tempo medio di germinazione ma ha anche ridotto le differenze registratesi in rapporto alla temperatura e in corrispondenza del potenziale più basso (-0.75 MPa) addirittura il numero di giorni necessari per raggiungere la germinazione è aumentato al crescere del livello termico.

L'incremento della temperatura di germinazione ha determinato su tutte le cv. allo studio una riduzione del TMG (tab. 15); solamente per 'Zohar' non sono state osservate differenze apprezzabili.

Le variazioni riscontrate per l'indice T50 (tabb. 16,17,18), ricalcano fedelmente quanto osservato per il TMG e nel confermare le considerazioni espresse in precedenza circa gli effetti dei fattori oggetto di studio, indicano che il decorso della germinazione, ancorché più o meno celere a seconda delle singole varianti sperimentali previste, risulta comunque assai regolare nel tempo. Di fatto i valori rilevati per il T50 in funzione della cultivar e del potenziale osmotico, della cultivar e della temperatura e di quest'ultima e del potenziale osmotico, sono assai simili, anche in valore assoluto, a quelli calcolati per il TMG.

La velocità di germinazione (GI) è apparsa largamente influenzata dai fattori allo studio e ha manifestato variazioni particolarmente rilevanti soprattutto in rapporto alle cultivar e ai valori del potenziale osmotico (tab. 19).

In particolare, in conseguenza della riduzione del potenziale osmotico, sono stati rilevati valori dell'indice in oggetto, nell'ambito della stessa cv., talora abbastanza uniformi, talora assai differenti, ad attestazione di una diversa sensibilità delle stesse allo stress idrico. Per 'Orit' e 'Zohar', ad esempio, sono stati riscontrati, per potenziali osmotici compresi tra 0 e -0.45 MPa, valori del GI assai simili e addirittura in assoluto più elevati a -0.3 MPa e -0.45 MPa; solo in corrispondenza di un potenziale di -0.6 MPa si è osservata una lieve diminuzione dei valori di detto indice, che ha assunto dimensioni molto rilevanti a -0.75 MPa. 'Elit', si è confermata la cultivar più sensibile allo stress idrico fra quelle allo studio, avendo fatto registrare, passando dal potenziale osmotico 0 MPa a 0.60 MPa le riduzioni in assoluto maggiori e avendo fornito, in corrispondenza di -0.75 MPa, un valore pari quasi a 0. Comportamenti intermedi tra quelli di 'Orit' e 'Zohar' e quelli di 'Elit' si sono evidenziati per le restanti cv.

La velocità di germinazione ha presentato, in rapporto al potenziale osmotico (tab. 20), variazioni crescenti fino ad un valore di -0.3 MPa, nell'intervallo termico 15-25 °C, mentre a temperatura di 30 °C i valori dell'indice sono stati pressoché costantemente decrescenti a mano a mano che si è operato a potenziali sempre più bassi.

Con riferimento infine agli effetti determinati dai livelli termici sulla velocità di germinazione delle cv. allo studio (tab. 21), questi sono stati in genere molto contenuti e le differenze non sono risultate significative, eccezion fatta per 'Goldy

Double' e 'Orit' per le quali si è registrato un aumento sensibile dei valori dell'indice al crescere della temperatura.

Il tasso di germinazione (GRI) ha manifestato anch'esso variazioni, per effetto del potenziale, più o meno rilevanti in funzione delle diverse cultivar (tab. 22). Quelle più contenute si sono avute in 'Orit' e 'Zohar', meno sensibili allo stress idrico, mentre quelle più rilevanti nella 'Elit', per la quale, rispetto al testimone, a -0.60 MPa l'indice in oggetto si è ridotto di quasi 15 volte.

Le variazioni riscontrate con riferimento al tasso di germinazione in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico (tab. 23) sono assai simili a quelle descritte per il GI. Si conferma, in definitiva, che gli effetti dello stress idrico, almeno fino a valori di -0.45 MPa, sono modesti quando i livelli della temperatura di germinazione si collocano nell'intervallo compreso tra 15 e 25 °C, mentre si esercitano negativamente, già a valori di potenziale osmotico assai più alti di quello indicato, allorché la temperatura di germinazione è di 30 °C.

Le cv. allo studio, in genere, non hanno fatto registrare, per l'indice GRI, differenze di rilievo in funzione della temperatura di germinazione (tab. 24). Le variazioni più rilevanti per effetto del livello termico sono state osservate per 'Elit' e 'Goldy Double', ma il loro significato non è chiaro, anche perché il senso di queste variazioni non è univoco.

Con riferimento all'indice di prontezza (PI) le considerazioni espresse in precedenza trovano piena conferma nei risultati di questa seconda prova. Infatti, le indicazioni che emergono dall'analisi dei dati relativi al PI in rapporto al potenziale osmotico e alle cv. (tab. 25), al potenziale osmotico e alle temperature (tab. 26) e alle cv. e alle temperature (tab. 27), appaiono del tutto sovrapponibili a quelle acquisite attraverso l'analisi dei dati relativi alla velocità di germinazione, alle quali pertanto si rimanda.

Meritevoli di una analisi più dettagliata sono i dati riguardanti l'indice di resistenza allo stress (GSI), il quale peraltro conferma la sua efficacia ai fini della valutazione comparativa dei genotipi in esame con riferimento alla loro tolleranza allo stress idrico in fase di germinazione (tab. 28). La 'Zohar', infatti anche in questo caso fa registrare un valore dell'indice molto alto, nella media dei quattro livelli termici adottati nettamente superiore a 100, fino a -0.45 MPa di potenziale osmotico e ancora abbastanza elevato 66.5 a -0.6 MPa. Un comportamento sod-

disfacente si riscontra anche per la 'Orit', per la quale i valori del GSI sono prossimi o di poco superiori a 100 allorché il potenziale risulta compreso tra -0.15 e -0.45 MPa e solamente per effetto dell'ulteriore abbassamento del potenziale accusa un drastico decremento. Una soddisfacente tolleranza allo stress idrico, almeno sulla base del GSI, hanno messo in evidenza 'Goldy Double' e 'Pazit', per le quali l'indice risulta apprezzabilmente inferiore a 100 solamente a partire da -0.45 MPa; i dati relativi a 'Hadar' confermano per contro soltanto in parte quanto emerso nella precedente prova, considerato che questa cv. già a partire da -0.3 MPa fornisce risultati peggiori di quelli assicurati dal testimone. 'Elit', infine, a riprova di quanto fino ad ora emerso, ha fatto registrare valori dell'indice costantemente e apprezzabilmente decrescenti a mano a mano che quelli del potenziale osmotico imposti nel corso della germinazione risultavano sempre più negativi.

Il decorso della germinazione dei semi delle diverse cv. in rapporto ai valori della temperatura e del potenziale osmotico (figg. 10÷15) offre una visione completa del comportamento di ciascuna di esse e consente di cogliere chiaramente le differenze emerse. In 'Elit', ad esempio, in corrispondenza del livello termico più basso adottato (15°C) gli andamenti del processo in oggetto si differenziano nettamente in funzione del potenziale osmotico e gli effetti dell'abbassamento di quest'ultimo si manifestano in misura rilevante sia sulla rapidità che sulla entità della germinazione; con il crescere della temperatura si osserva un progressivo appiattimento delle curve che tendono a confondersi verso il basso (fig. 10). In 'Goldy Double', invece le differenze nell'andamento del processo di germinazione sono apparse rilevanti in corrispondenza di quasi tutte le temperature esplorate (fig. 11). In 'Hadar' e 'Pazit' si è osservato un decorso della germinazione abbastanza simile in rapporto alla temperatura, con andamenti delle curve relative ai potenziali osmotici compresi tra 0 e -0.45 MPa non molto differenti fra loro e nettamente distinti da quello relativo al potenziale -0.6 MPa (figg. 12 e 14). In 'Orit' il decorso della germinazione, al pari di quanto rilevato per 'Hadar' e 'Pazit', non è stato influenzato in misura elevata dalla temperatura ma, rispetto a queste ultime, le differenze per effetto del potenziale nell'andamento del processo sono state meno accentuate (fig. 13). La 'Zohar', infine, si è distinta per la grande rapidità con cui il processo in oggetto si è realizzato, prescindendo dalla temperatura di germinazione e spesso indipendentemente anche dal po-

tenziale osmotico; per questa cv., inoltre, a differenza di quanto riscontrato per tutte le altre cv. allo studio, a temperature di 15 e 20°C si è avviata, sia pure con notevole ritardo, la germinazione di un numero apprezzabile di semi (fig. 15).

Prova A3

In questa prova, dopo aver sottoposto in fase di germinazione i semi a livelli di potenziale variabile tra 0 e -0.75 di MPa, allo scopo di valutare gli effetti sul successivo accrescimento delle plantule del differente stress idrico imposto, essi dopo essere germinati sono stati posti in contenitori di 7 cm di diametro su un substrato di sabbia e trasferiti in serra per 14 giorni. Durante il periodo di allevamento in ambiente controllato le temperature medie hanno oscillato fra 15 e 20°C, mentre l'UR si è mantenuta attorno al 50 e l'88% (fig. 16).

I risultati ottenuti in fase di germinazione sono stati pressoché identici a quelli riscontrati in precedenza e pertanto per una analisi dettagliata si rimanda alle considerazioni prima espresse. In ogni caso per tutti gli indici analizzati sono stati rilevati chiari effetti di interazione fra i fattori allo studio (tab. 29); l'adozione di livelli decrescenti di potenziale in misura variabile in rapporto ai diversi genotipi ha ridotto la percentuale di germinazione (tab. 30), ha comportato un incremento del tempo medio di germinazione (tab. 31) e del T50 (tab. 32), una riduzione dell'indice di prontezza (tab. 33), del tasso di germinazione (tab. 34) e della velocità di germinazione (tab. 35). Anche per l'indice GSI le variazioni sono state perfettamente concordanti con quelle precedentemente osservate (tab. 36).

Il decorso della germinazione delle singole cv. in rapporto ai valori di potenziale osmotico è apparso assai simile a quello evidenziatosi nelle precedenti prove A1 e A2 (fig. 17).

Le pregresse condizioni in cui è avvenuta la germinazione hanno determinato, per le diverse cultivar allo studio, variazioni significative per tutti i parametri rilevati sulle plantule dopo 14 giorni di coltivazione in serra (tab. 37).

È da rilevare in primo luogo che, i semi germinati ad un potenziale di -0.75 MPa, indipendentemente dal genotipo, non sono stati in grado di svilupparsi, sebbene essi avessero già, sulla base del protocollo sperimentale adottato, una radichetta di 2 mm.

Elevati livelli di significatività per tutti i parametri considerati sono stati riscontrati con riferimento sia ai fattori principali (cv. e stress idrico, espresso dal valore del potenziale osmotico, in fase di germinazione) che alla interazione tra detti fattori (tab. 38).

I dati relativi ai parametri dell'accrescimento delle plantule, sono apparsi non sempre concordanti con quelli acquisiti con le prove di germinazione (tab. 38). Di fatto in molti casi gli effetti negativi esercitati sul processo di germinazione da un potenziale osmotico piuttosto basso (-0.6 MPa) non hanno trovato riscontro nell'accrescimento delle plantule allorché lo stress idrico è cessato. Parimenti le cv. che avevano dimostrato in fase di germinazione una minore tolleranza allo stress idrico hanno fatto registrare, alla fine della prova, valori dei parametri dell'accrescimento non dissimili e talora persino superiori a quelli delle cv. apparse più tolleranti. Emblematico al riguardo il caso di 'Elit', cv. che in fase di germinazione ha messo in evidenza una notevole sensibilità all'abbassamento del potenziale osmotico e le cui plantule originatesi dai semi sottoposti agli stress idrici più intensi ($-0.45 \div -0.6$ MPa) hanno fatto registrare, per tutti i parametri considerati, valori significativamente più elevati di quelli delle plantule originatesi da semi non stressati. Di contro la 'Zohar' distintasi per la sua tolleranza agli elevati livelli di potenziale osmotico in fase di germinazione ha fornito, con riferimento all'accrescimento delle plantule, risultati opposti a quelli in precedenza riportati per 'Elit'.

Le indicazioni emerse dalla prova di cui sopra, ancorché preliminari e da considerare con molta prudenza, attestano comunque la opportunità di valutare con molta attenzione la possibilità di estendere i risultati emersi in fase di germinazione a quello che sarà il successivo comportamento delle piante nel corso della coltivazione, almeno con riferimento alla tolleranza allo stress idrico. In ogni caso, ove ciò dovesse trovare conferma, viene meno ovviamente la possibilità di potere valutare, attraverso uno screening precoce, la capacità dei genotipi di adattarsi ad una alimentazione idrica contenuta, ma la conoscenza del comportamento di questi ultimi risulta comunque utile allorché la semina della coltura si realizza in condizioni di disponibilità di acqua nel terreno piuttosto limitata.

7.1.4 Conclusioni

I risultati delle prove rivolte a valutare gli effetti dello stress idrico, imposto attraverso l'adozione di livelli di potenziale osmotico differenti, sul processo di germinazione di cv. di girasole, hanno consentito di acquisire indicazioni di ordine generale e specifico con riferimento agli obiettivi della ricerca.

In particolare è emerso che:

- il valore del potenziale osmotico limite ai fini della germinazione, almeno con riferimento alle cv. esaminate, si è collocato intorno a -0.60 MPa; al di sopra di esso il processo si è svolto solamente per la 'Zohar' e in misura peraltro assai limitata;
- le cv. allo studio hanno messo in evidenza una tolleranza allo stress idrico in fase di germinazione notevolmente differente tra loro; i migliori risultati in assoluto sono stati riscontrati per 'Zohar', seguita da 'Orit' e quindi da 'Goldy Double', 'Hadar' e 'Pazit'; 'Elit' è apparsa la più sensibile all'abbassamento del potenziale osmotico;
- un lieve stress idrico nel corso della germinazione è stato in grado, per alcune delle cv. in prova, di migliorare il processo in oggetto; in corrispondenza di valori del potenziale osmotico di $-0.15 \div -0.30$ MPa, infatti, in diversi casi si è osservata, rispetto al testimone non stressato, una percentuale di semi germinati maggiore e un andamento più celere;
- elevate temperature di germinazione hanno abbassato la tolleranza allo stress idrico; il valore al di sotto del quale gli effetti negativi della riduzione del potenziale osmotico si sono chiaramente manifestati è stato infatti sempre minore a temperature comprese tra 15 e 25 °C (~ -0.45 MPa) che a 30 °C ($-0.15 \div -0.30$ MPa);
- l'efficacia degli indici impiegati per valutare gli effetti dello stress idrico sul processo di germinazione è apparsa apprezzabilmente diversa; in generale l'indice GSI è sembrato quello più idoneo a discriminare le cv. per la resistenza allo stress;
- le informazioni fornite da alcuni degli indici adottati sono apparse del tutto corrispondenti; una correlazione lineare, positiva e altamente significativa, è stata riscontrata in particolare tra l'indice di prontezza (PI) e la velocità di germinazione (GI) e tra tempo medio di germinazione (TMG) e T50;

- i risultati delle prove di germinazione, con riferimento al comportamento delle cv. nei confronti dello stress idrico, non sembra trovare riscontro nel comportamento delle plantule che da essi prendono origine, almeno in termini di accrescimento nelle prime fasi del ciclo.

Prova A1 - tab. 1. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto agli indici adottati.

	Germinabilità	TMG ⁽¹⁾	T 50 ⁽¹⁾	GI ⁽¹⁾	GRI ⁽¹⁾	PI ⁽¹⁾
Potenziale osm. (Po)	***	***	***	***	***	**
Cultivar (Cv)	***	***	***	***	***	***
Po x Cv	***	***	***	***	**	***

⁽¹⁾ Sono stati esclusi dall'analisi statistica i trattamenti che hanno presentato una germinabilità dello 0%.

n.s. = non significativo; *, **, *** indicano differenze significative rispettivamente per $P \leq 0.05$, 0.01 , e 0.001 .

Prova A1 - tab. 2. Valori della germinabilità (%) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	59.0 (50.29)	29.0 (31.67)	17.0 (24.19)	0.0	0.0	0.0
'Goldy Double'	69.0 (56.99)	59.0 (50.32)	48.0 (43.83)	0.0	0.0	0.0
'Hadar'	82.0 (65.16)	90.0 (73.97)	71.0 (57.70)	0.0	0.0	0.0
'Orit'	40.0 (38.78)	35.0 (35.98)	42.0 (40.30)	0.0	0.0	0.0
'Pazit'	97.0 (83.01)	95.0 (79.16)	74.0 (59.92)	0.0	0.0	0.0
'Zohar'	83.0 (66.94)	93.0 (79.25)	95.0 (77.24)	0.0	0.0	0.0

I numeri tra parentesi indicano i valori angolari.

LSD (P 0.05; d.f.= 108) = 8.85, riferito ai valori angolari.

Prova A1 - tab. 3. Valori del TMG (gg) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	12.5	7.9	9.0	-	-	-
'Goldy Double'	4.2	4.8	7.3	-	-	-
'Hadar'	7.0	6.2	6.8	-	-	-
'Orit'	9.4	8.3	8.2	-	-	-
'Pazit'	4.2	4.5	9.0	-	-	-
'Zohar'	2.3	2.2	4.3	-	-	-

LSD (P 0.05; d.f.= 108) = 1.87

Prova A1 - tab. 4. Valori del T50 in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	12.1	6.1	7.5	-	-	-
'Goldy Double'	3.2	3.8	6.1	-	-	-
'Hadar'	5.6	5.2	5.4	-	-	-
'Orit'	9.3	6.9	7.7	-	-	-
'Pazit'	3.1	3.3	7.8	-	-	-
'Zohar'	1.6	1.6	3.7	-	-	-

LSD (P 0.05; d.f.= 108) = 2.57

Prova A1 - tab. 5. Valori del GI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	10.1	10.3	4.5	-	-	-
'Goldy Double'	33.6	25.3	15.1	-	-	-
'Hadar'	28.0	34.0	22.9	-	-	-
'Orit'	10.5	10.5	12.0	-	-	-
'Pazit'	48.2	44.5	19.8	-	-	-
'Zohar'	52.8	59.7	41.8	-	-	-

LSD (P 0.05; d.f.= 108) = 7.82

Prova A1 - tab. 6. Valori del GRI (% d⁻¹) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	2.8	1.4	0.8	-	-	-
'Goldy Double'	3.3	2.8	2.3	-	-	-
'Hadar'	3.9	4.3	3.4	-	-	-
'Orit'	1.9	1.7	2.0	-	-	-
'Pazit'	4.7	4.5	3.5	-	-	-
'Zohar'	4.0	4.4	4.5	-	-	-

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 0.81

Prova A1 - tab. 7. Valori del PI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.3 MPa	-0.6 MPa	-0.9 MPa	-1.2 MPa	-1.5 MPa
'Elit'	6.50	10.44	3.44	-	-	-
'Goldy Double'	37.75	27.38	12.81	-	-	-
'Hadar'	25.50	34.31	20.06	-	-	-
'Orit'	7.81	8.81	9.88	-	-	-
'Pazit'	55.13	48.44	14.25	-	-	-
'Zohar'	64.38	73.00	47.38	-	-	-

LSD ($P 0.05$; d.f. = 108) = 9.32

Prova A - tab. 8. Valori del GSI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	-0.3 MPa	-0.6 MPa
'Elit'	160.62	52.92
'Goldy Double'	72.53	33.93
'Hadar'	134.55	78.67
'Orit'	112.80	126.50
'Pazit'	87.87	25.85
'Zohar'	113.39	73.59

Prova A2 - tab. 9. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto agli indici adottati.

	Germinabilità	TMG ⁽¹⁾	T 50 ⁽¹⁾	GI ⁽¹⁾	GRI ⁽¹⁾	PI ⁽¹⁾
Potenziale osm. (Po)	***	***	***	***	***	***
Cultivar (Cv)	***	***	***	***	***	***
Temperatura (T)	***	***	***	***	***	***
Po X Cv	***	***	***	***	***	***
Po X T	***	***	***	***	***	***
Cv X T	***	***	***	***	***	***

⁽¹⁾ Sono stati esclusi dall'analisi statistica i trattamenti che hanno presentato una germinabilità dello 0%.

n.s. = non significativo; *, **, *** indicano differenze significative rispettivamente per $P \leq 0.05$, 0.01 , e 0.001 .

Le interazioni di 3° ordine non sono risultate significative all'analisi della varianza.

Prova A2 - tab. 10. Valori della germinabilità (%) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	56.3 (48.79)	42.0 (39.92)	30.5 (33.14)	17.8 (23.93)	4.0 (7.98)	0.3 (0.72)
'Goldy Double'	39.5 (38.64)	49.3 (44.59)	47.8 (43.57)	29.8 (31.54)	13.3 (20.22)	0.3 (0.72)
'Hadar'	85.3 (68.80)	80.0 (64.91)	84.0 (69.85)	79.4 (64.85)	33.5 (34.97)	2.8 (6.69)
'Orit'	45.0 (42.14)	47.8 (43.61)	52.5 (46.18)	54.8 (47.74)	21.3 (26.98)	1.5 (3.91)
'Pazit'	88.0 (70.67)	91.8 (74.86)	94.5 (78.59)	89.0 (72.99)	43.0 (40.70)	0.8 (2.16)
'Zohar'	65.8 (56.40)	75.5 (61.05)	87.3 (72.75)	92.8 (77.33)	80.8 (65.76)	14.8 (16.25)

I numeri tra parentesi indicano i valori angolari.

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 7.07, riferito ai valori angolari

Prova A2 - tab. 11. Valori della germinabilità (%) in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	66.5 (56.15)	70.5 (58.89)	73.5 (62.93)	62.3 (55.62)	29.8 (31.44)	6.5 (8.54)
20°C	63.3 (54.49)	62.7 (54.24)	69.0 (59.89)	62.3 (54.73)	40.0 (37.28)	5.5 (7.71)
25°C	59.5 (52.06)	62.8 (53.56)	69.5 (54.83)	63.5 (54.92)	32.5 (32.26)	0.5 (1.44)
30°C	63.8 (54.26)	61.5 (52.61)	52.3 (46.74)	54.2 (46.99)	28.2 (30.11)	1.0 (2.61)

I numeri tra parentesi indicano i valori angolari.

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 10.25, riferito ai valori angolari

Prova A2 - tab. 12. Valori della germinabilità (%) in rapporto alla temperature e alla cultivar.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	32.7 (30.15)	30.5 (30.52)	64.5 (54.98)	49.8 (35.82)	67.0 (57.00)	76.2 (65.09)
20°C	30.2 (29.27)	19.3 (22.91)	65.3 (55.06)	38.7 (35.95)	72.5 (60.65)	76.8 (64.50)
25°C	20.8 (23.26)	36.2 (33.50)	49.8 (53.12)	36.2 (34.35)	68.8 (57.36)	62.7 (52.47)
30°C	16.8 (20.31)	33.8 (32.59)	49.8 (43.54)	35.3 (34.26)	63.0 (51.64)	62.2 (50.96)

I numeri tra parentesi indicano i valori angolari.

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 12.81, riferito ai valori angolari

Prova A2 - tab. 13. Valori del TMG (gg) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	11.6	10.26	9.51	9.41	14.47	20.69
'Goldy Double'	7.88	6.29	6.77	7.99	9.68	20.31
'Hadar'	5.71	5.81	6.84	6.89	9.70	17.00
'Orit'	8.12	7.46	7.30	8.20	10.54	18.34
'Pazit'	4.31	4.10	4.87	6.62	10.69	19.94
'Zohar'	4.32	3.59	3.20	3.99	6.33	16.53

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 2.03

Prova A2 - tab. 14. Valori del TMG (gg) in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	8.68	7.69	7.79	8.62	12.42	17.91
20°C	7.89	7.18	7.66	8.21	10.54	17.84
25°C	5.68	5.54	5.83	6.63	10.47	20.04
30°C	5.35	4.60	4.38	5.28	7.51	19.42

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 0.93

Prova A2 - tab. 15. Valori del TMG (gg) in rapporto alla temperatura e alla cultivar.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	13.66	12.49	9.45	11.53	9.06	6.91
20°C	13.91	10.63	9.16	11.33	8.66	5.63
25°C	12.47	8.82	8.53	9.73	8.00	6.65
30°C	10.23	7.34	7.49	7.38	7.97	6.12

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 1.87

Prova A2 - tab. 16. Valori del T50 (gg) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	10.56	9.08	8.99	8.93	14.19	20.66
'Goldy Double'	7.30	4.41	5.14	6.91	9.02	20.28
'Hadar'	4.41	4.49	6.09	6.05	8.64	16.59
'Orit'	7.41	6.23	5.79	6.81	10.08	18.19
'Pazit'	3.23	2.97	3.48	5.44	9.36	19.84
'Zohar'	2.96	2.49	2.67	3.38	5.43	15.96

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 2.24

Prova A2 - tab. 17. Valori del T50 (gg) in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	7.76	6.50	6.67	7.62	11.58	17.57
20°C	6.94	5.89	7.28	7.40	9.64	17.49
25°C	4.68	4.14	4.28	5.54	9.75	19.98
30°C	4.54	3.26	3.20	4.45	6.86	19.31

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 2.05

Prova A2 - tab. 18. Valori del T50 (gg) in rapporto alla temperatura e alla cultivar.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	13.44	11.26	8.58	10.65	7.88	5.89
20°C	13.93	9.70	8.33	10.59	7.58	4.51
25°C	11.52	7.76	7.50	8.51	7.05	6.04
30°C	9.39	6.65	6.44	6.60	7.04	5.49

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 3.26

Prova A2 - tab. 19. Valori del GI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	11.92	10.94	7.85	4.78	1.12	0.02
'Goldy Double'	13.48	20.37	17.10	10.38	3.26	0.05
'Hadar'	33.30	31.09	28.43	25.91	7.67	0.39
'Orit'	15.50	15.46	17.54	16.49	4.35	0.24
'Pazit'	40.11	43.93	40.75	30.08	9.04	0.08
'Zohar'	33.20	39.43	45.56	43.08	27.02	2.35

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 4.10

Prova A2 - tab. 20. Valori del GI in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	20.81	24.62	25.18	17.99	6.33	0.97
20°C	23.03	24.43	25.49	20.74	9.59	0.92
25°C	25.43	27.55	29.36	24.32	9.37	0.07
30°C	29.07	30.88	24.79	24.11	9.68	0.13

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 6.94

Prova A2 - tab. 21. Valori del GI in rapporto alla temperatura e alla cultivar.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	7.04	7.21	19.81	9.09	24.53	28.20
20°C	5.46	6.17	20.57	9.56	28.35	34.08
25°C	5.99	14.95	23.94	11.98	28.92	30.31
30°C	5.92	14.76	20.20	15.75	27.52	34.50

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 7.20

Prova A2 - tab. 22. Valori del GRI (% d⁻¹) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	2.68	2.00	1.45	0.85	0.19	0.01
'Goldy Double'	1.88	2.35	2.27	1.42	0.63	0.01
'Hadar'	4.06	3.81	4.02	3.79	1.60	0.13
'Orit'	2.14	2.27	2.50	2.61	1.01	0.07
'Pazit'	4.19	4.37	4.51	4.26	2.05	0.04
'Zohar'	3.13	3.60	4.15	4.42	3.85	0.70

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 0.44

Prova A2 - tab. 23. Valori del GRI (% d⁻¹) in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	3.17	3.36	3.50	2.97	1.42	0.31
20°C	3.02	2.98	3.30	2.98	1.90	0.26
25°C	2.83	2.99	3.32	3.02	1.55	0.02
30°C	3.04	2.93	2.49	2.58	1.34	0.05

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 0.67

Prova A2 - tab. 24. Valori del GRI (% d⁻¹) in rapporto alla temperatura e alla cultivar.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	1.56	1.45	3.07	1.83	3.19	3.63
20°C	1.44	0.92	3.13	1.84	3.47	3.66
25°C	0.99	1.72	3.03	1.72	3.29	2.98
30°C	0.80	1.61	2.37	1.68	3.00	2.96

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 0.78

Prova A2 - tab. 25. Valori del PI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	8.52	10.44	7.22	3.56	1.03	0.25
'Goldy Double'	12.69	20.78	17.72	10.61	1.97	0.25
'Hadar'	33.38	31.78	25.69	22.11	3.86	0.25
'Orit'	14.16	13.86	16.53	13.66	2.13	0.25
'Pazit'	43.19	47.72	44.25	28.08	3.56	0.25
'Zohar'	36.44	44.20	50.55	48.00	24.25	0.25

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 540) = 5.14

Prova A2 - tab. 26. Valori del PI in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
15°C	19.20	25.05	25.71	13.90	2.83	0.25
20°C	22.31	24.61	24.79	19.32	5.46	0.25
25°C	26.05	28.19	30.31	24.86	6.88	0.25
30°C	31.34	34.67	27.16	25.93	9.36	0.25

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 7.97

Prova A2 - tab. 27. Valori del PI in rapporto in rapporto alle cultivar e alle temperature.

	'Elit'	'Goldy Double'	'Hadar'	'Orit'	'Pazit'	'Zohar'
15°C	5.18	5.73	17.44	5.68	24.53	28.39
20°C	3.86	5.84	17.23	6.57	28.34	34.90
25°C	5.31	15.71	22.66	10.85	29.49	32.52
30°C	6.32	15.40	20.72	17.28	29.00	39.99

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 552) = 3.33

Prova A2 - tab. 28. Valori del GSI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	122.5	84.7	41.8	12.1	2.9
'Goldy Double'	163.8	139.6	83.6	15.5	2.0
'Hadar'	95.2	77.0	66.6	11.6	0.7
'Orit'	97.9	116.7	96.5	15.0	1.8
'Pazit'	110.5	102.5	65.0	8.2	0.6
'Zohar'	121.3	137.9	131.7	66.5	0.7

Prova A3 - tab. 29. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto agli indici adottati.

	Germinabilità	TMG ⁽¹⁾	T 50 ⁽¹⁾	GI ⁽¹⁾	GRI ⁽¹⁾	PI ⁽¹⁾
Potenziale osm. (Po)	***	***	***	***	***	**
Cultivar (Cv)	***	***	***	***	***	***
Po x Cv	***	***	***	***	**	***

⁽¹⁾ Sono stati esclusi dall'analisi statistica i trattamenti che hanno presentato una germinabilità dello 0%.

n.s. = non significativo; *, **, *** indicano differenze significative rispettivamente per $P \leq 0.05$, 0.01 , e 0.001 .

Prova A3 - tab. 30. Valori della germinabilità (%) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	75.0 (61.38)	31.0 (33.70)	28.0 (30.77)	22.0 (27.79)	21.0 (26.03)	1.0 (2.88)
'Goldy Double'	75.0 (60.32)	77.0 (61.96)	80.0 (63.78)	75.0 (60.12)	51.0 (45.60)	1.0 (2.88)
'Hadar'	92.0 (74.10)	87.0 (69.04)	89.0 (70.82)	79.0 (64.71)	78.0 (65.56)	5.0 (11.10)
'Orit'	50.0 (45.00)	51.0 (45.57)	55.0 (47.88)	57.0 (49.15)	53.0 (46.75)	1.0 (2.88)
'Pazit'	97.0 (83.01)	89.0 (73.22)	98.0 (84.23)	93.0 (74.79)	81.0 (64.88)	0.0 (0.0)
'Zohar'	80.0 (67.60)	96.0 (82.05)	100.0 (90.00)	99.0 (87.12)	95.0 (77.24)	26.0 (30.08)

I numeri tra parentesi indicano i valori angolari.

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 12.05, riferito ai valori angolari.

Prova A3 - tab. 31. Valori del TMG (gg) in rapporto alla temperatura e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	8.64	7.23	6.21	6.54	9.44	18.25
'Goldy Double'	6.24	4.70	4.69	5.68	6.54	20.0
'Hadar'	6.39	6.69	6.16	7.43	7.69	14.5
'Orit'	5.83	6.05	6.50	7.15	10.78	20.25
'Pazit'	3.83	5.08	6.17	6.59	8.89	>21.0
'Zohar'	3.29	3.13	4.05	4.02	4.58	11.07

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 2.59

Prova A3 - tab. 32. Valori del T50 in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	5.42	4.44	4.78	5.69	8.10	18.13
'Goldy Double'	3.34	3.68	3.68	4.35	5.80	19.88
'Hadar'	5.19	5.06	4.82	6.67	6.75	14.13
'Orit'	4.48	4.04	5.27	5.98	9.50	20.13
'Pazit'	2.94	3.84	4.46	5.13	7.13	>21
'Zohar'	2.74	2.54	3.52	3.51	4.07	9.18

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 2.43

Prova A3 - tab. 33. Valori del GI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	21.88	10.31	10.24	7.31	6.25	0.20
'Goldy Double'	31.06	32.49	33.93	28.18	16.47	0.07
'Hadar'	32.53	29.69	31.72	23.40	22.66	0.76
'Orit'	18.87	19.02	18.33	17.85	10.65	0.05
'Pazit'	46.74	36.32	35.15	31.54	21.13	0.00
'Zohar'	41.56	50.62	45.00	44.72	39.69	4.55

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 6.73

Prova A3 - tab. 34. Valori del GRI (% d⁻¹) in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	3.57	1.48	1.33	1.05	1.00	0.05
'Goldy Double'	3.57	3.67	3.81	3.57	2.43	0.05
'Hadar'	4.38	4.14	4.24	3.76	3.71	0.24
'Orit'	2.38	2.43	2.62	2.71	2.52	0.05
'Pazit'	4.62	4.24	4.67	4.43	3.86	0.00
'Zohar'	3.81	4.57	4.76	4.71	4.52	1.24

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 0.72

Prova A3 - tab. 35. Valori del PI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	20.25	10.81	11.00	6.44	5.75	0.25
'Goldy Double'	30.63	38.56	40.25	30.19	15.00	0.25
'Hadar'	30.75	29.38	31.44	19.50	20.13	0.25
'Orit'	19.50	21.38	18.25	16.44	4.25	0.25
'Pazit'	50.75	41.44	36.00	31.25	16.25	0.25
'Zohar'	44.38	53.69	55.75	55.56	43.75	1.75

LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108) = 7.68

Prova A3 - tab. 36. Valori del GSI in rapporto alla cultivar e al potenziale osmotico.

	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
'Elit'	56.7	55.4	32.9	30.6	1.31
'Goldy Double'	151.2	168.1	129.5	62.04	1.0
'Hadar'	101.1	108.2	70.7	69.2	0.9
'Orit'	137.0	111.5	98.8	26.8	1.5
'Pazit'	81.4	71.0	61.6	31.8	0.5
'Zohar'	128.6	134.4	134.5	107.0	4.4

Prova A3 - tab. 37. Significatività degli effetti principali e delle interazioni sulle caratteristiche delle plantule in rapporto ai fattori allo studio.

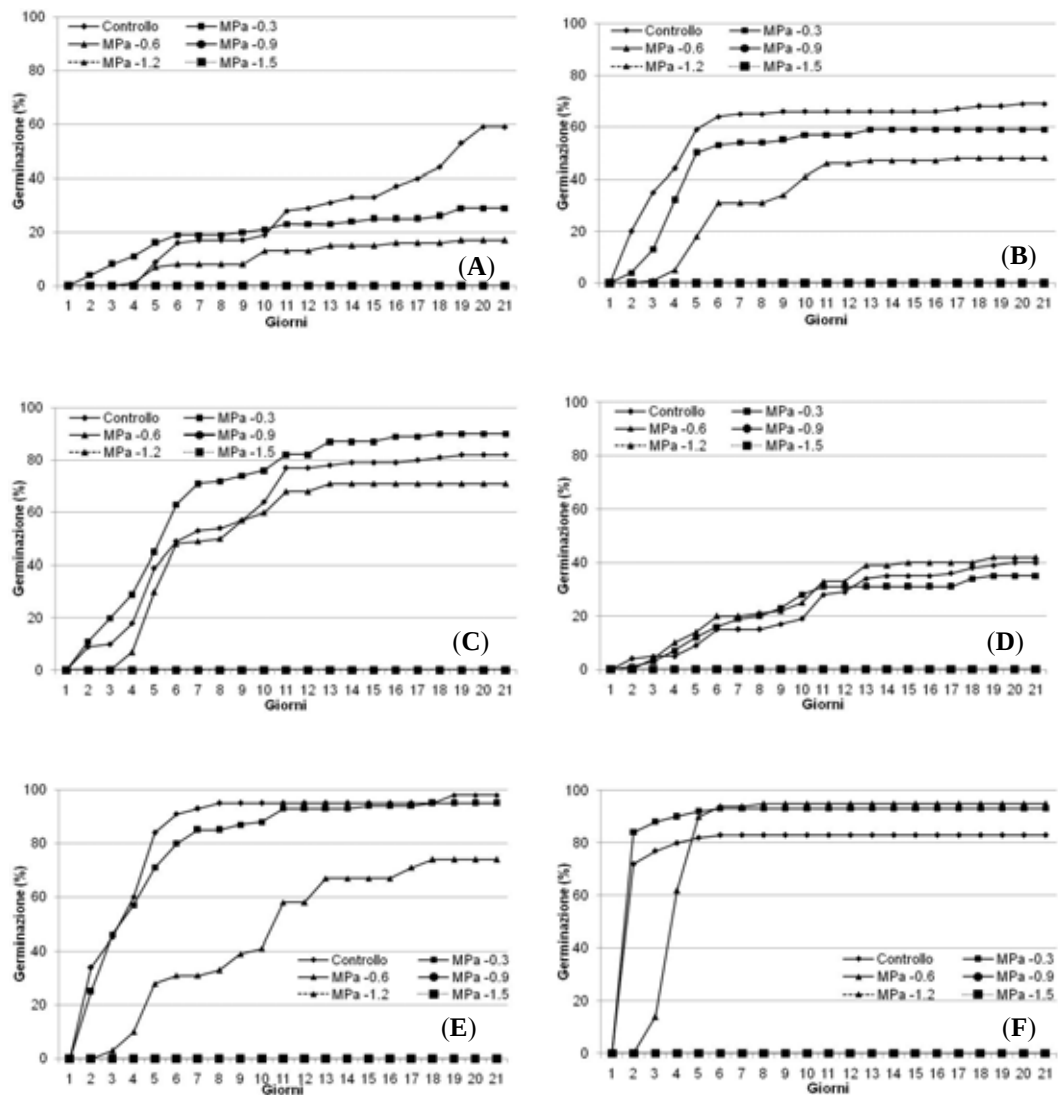
	Biomassa fresca	Biomassa secca	Lunghezza porzione epigea	Lunghezza porzione ipogea
Potenziale osm. (Po)	***	***	***	***
Cultivar (Cv)	***	***	***	n.s.
Po x Cv	***	***	***	***

n.s. = non significativo; *, **, *** indicano differenze significative rispettivamente per $P \leq 0.05$, 0.01, e 0.001.

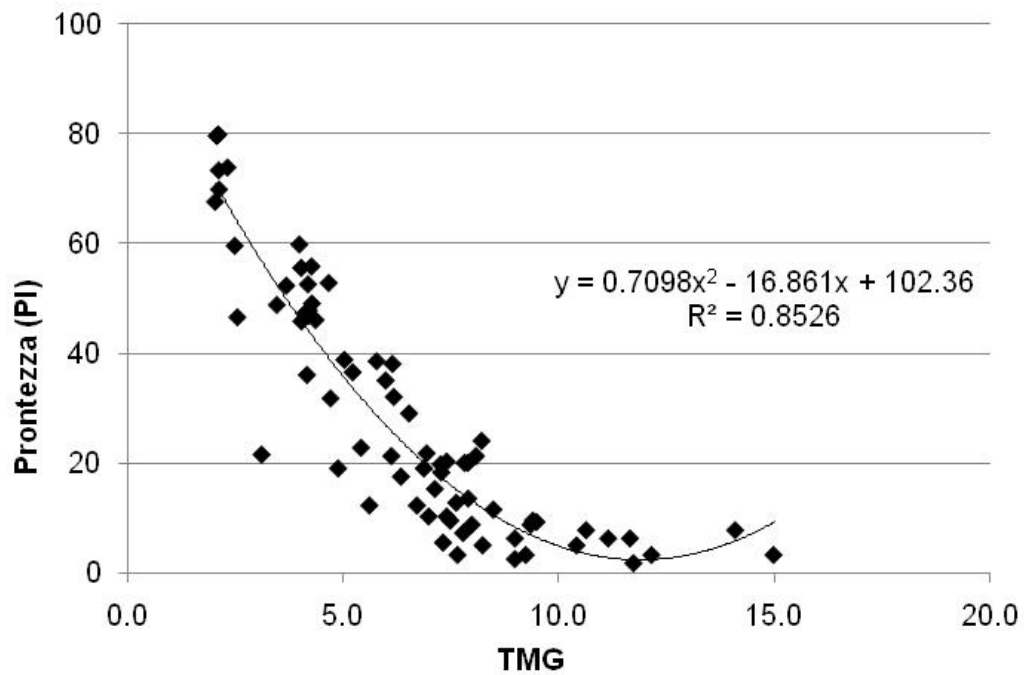
Prova A3 - tab. 38. Effetti dei trattamenti allo studio su alcune caratteristiche morfologiche e ponderali delle plantule.

Cultivar	Potenziale osmotico					
	0 MPa	-0.15 MPa	-0.3 MPa	-0.45 MPa	-0.6 MPa	-0.75 MPa
Biomassa fresca plantule (g)						
'Elit'	0.80	0.83	1.17	1.90	1.17	-
'Goldy Double'	1.17	0.37	1.09	1.21	1.22	-
'Hadar'	1.66	0.66	0.95	1.21	0.99	-
'Orit'	1.71	0.71	1.47	2.00	1.68	-
'Pazit'	1.42	0.32	1.11	1.10	1.31	-
'Zohar'	1.58	0.63	0.92	0.74	1.32	-
Biomassa secca plantule (g)						
'Elit'	0.10	0.09	0.14	0.14	0.18	-
'Goldy Double'	0.10	0.03	0.12	0.12	0.10	-
'Hadar'	0.16	0.07	0.10	0.10	0.08	-
'Orit'	0.17	0.08	0.20	0.20	0.13	-
'Pazit'	0.11	0.03	0.13	0.11	0.11	-
'Zohar'	0.14	0.13	0.10	0.06	0.11	-
Lunghezza porzione epigea (cm)						
'Elit'	8.55	10.43	10.43	12.35	13.60	-
'Goldy Double'	9.38	7.28	9.30	8.18	8.35	-
'Hadar'	9.80	9.75	10.68	15.18	8.23	-
'Orit'	13.25	6.73	12.40	16.58	18.40	-
'Pazit'	12.35	6.47	11.63	12.45	11.73	-
'Zohar'	12.78	6.03	8.58	8.90	11.00	-
Lunghezza porzione ipogea (cm)						
'Elit'	6.55	4.80	11.13	6.73	9.98	-
'Goldy Double'	9.55	4.56	9.53	6.98	8.05	-
'Hadar'	9.30	6.28	10.38	9.55	5.20	-
'Orit'	7.88	4.43	9.83	9.93	9.00	-
'Pazit'	9.45	6.27	10.00	6.75	8.25	-
'Zohar'	9.68	4.70	9.18	5.60	4.25	-

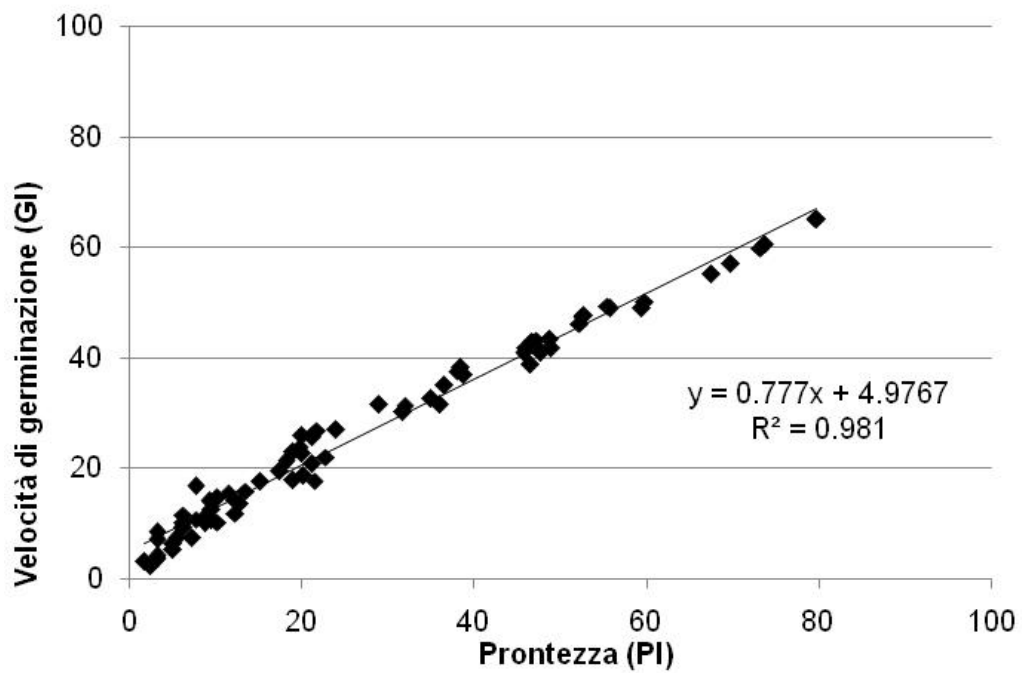
LSD ($P \leq 0.05$; d.f. = 108): Biomassa fresca plantula = 0.43; Biomassa secca plantula = 0.04; Lunghezza porzione epigea = 2.72; Lunghezza porzione ipogea = 2.61.



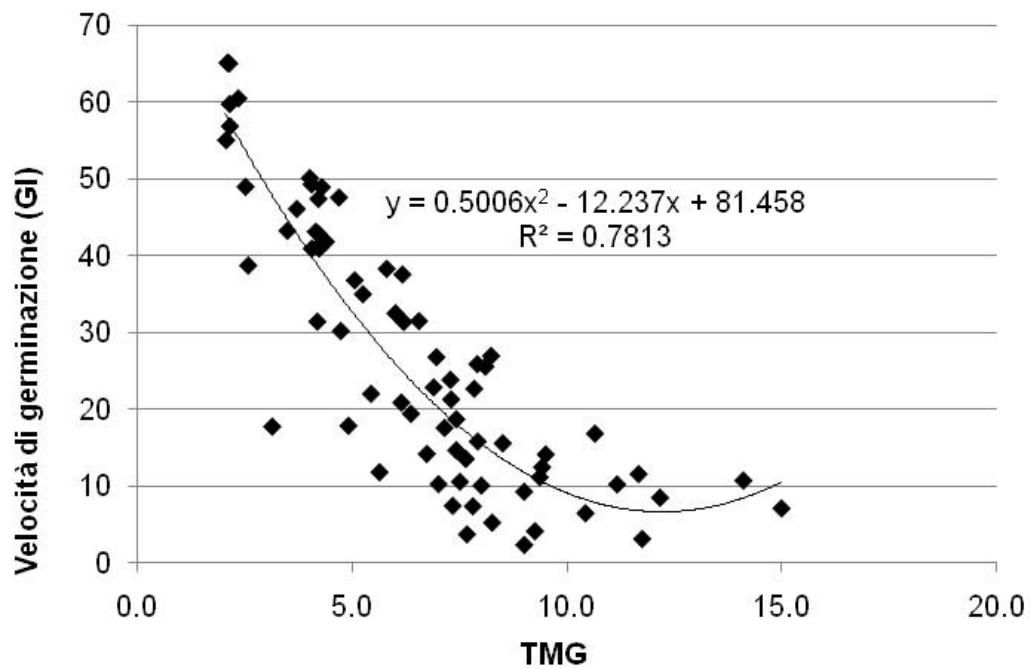
Prova A1 - fig. 1. Decorso della germinazione dei semi in rapporto ai valori di potenziale osmotico e alle cultivar: (a) 'Elit'; (b) Goldy Double; (c) 'Hadar'; (d) 'Orit'; (e) 'Pazit'; (f) 'Zohar'.



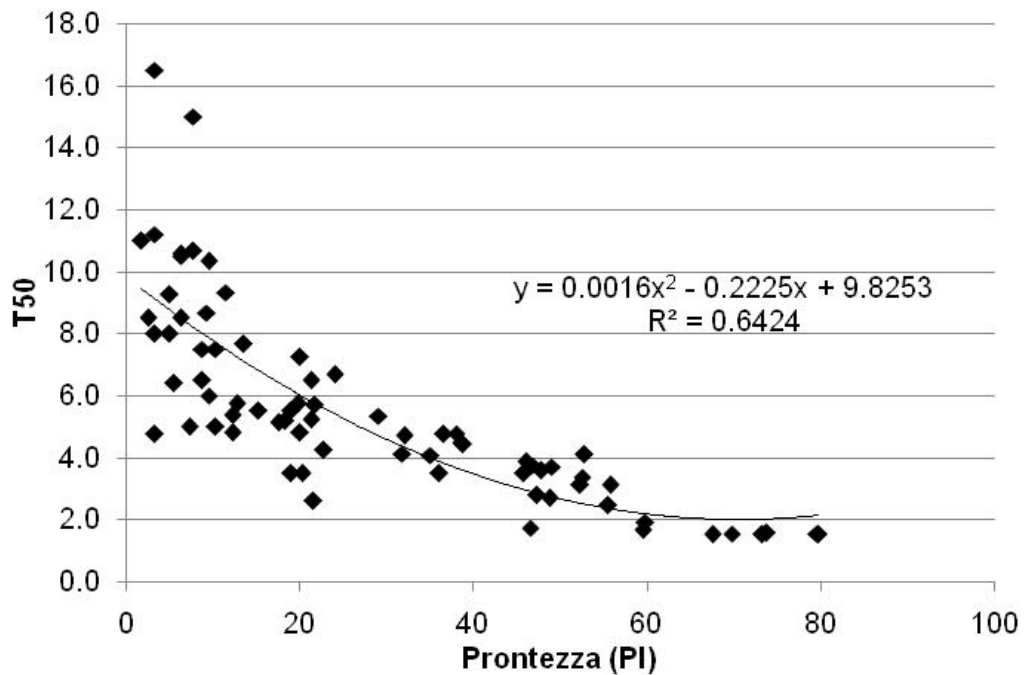
Prova A1 - fig. 2. Correlazione tra indice di prontezza (PI) e tempo medio di germinazione (TMG) (g.l. 70).



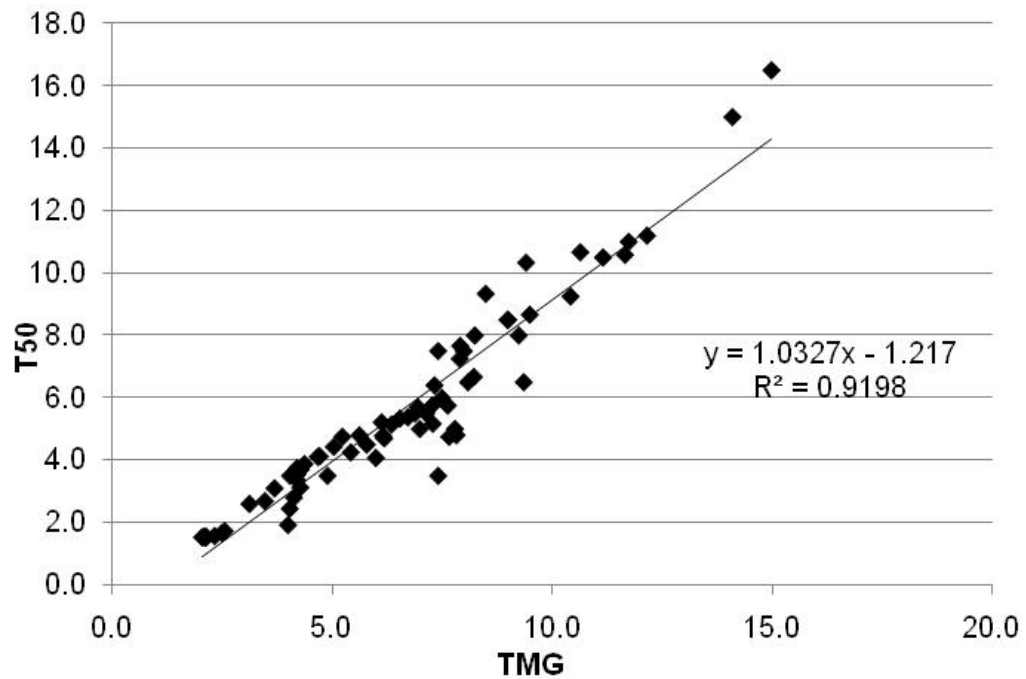
Prova A1 - fig. 3. Correlazione tra e velocità di germinazione (GI) e indice di prontezza (PI) (g.l. 70).



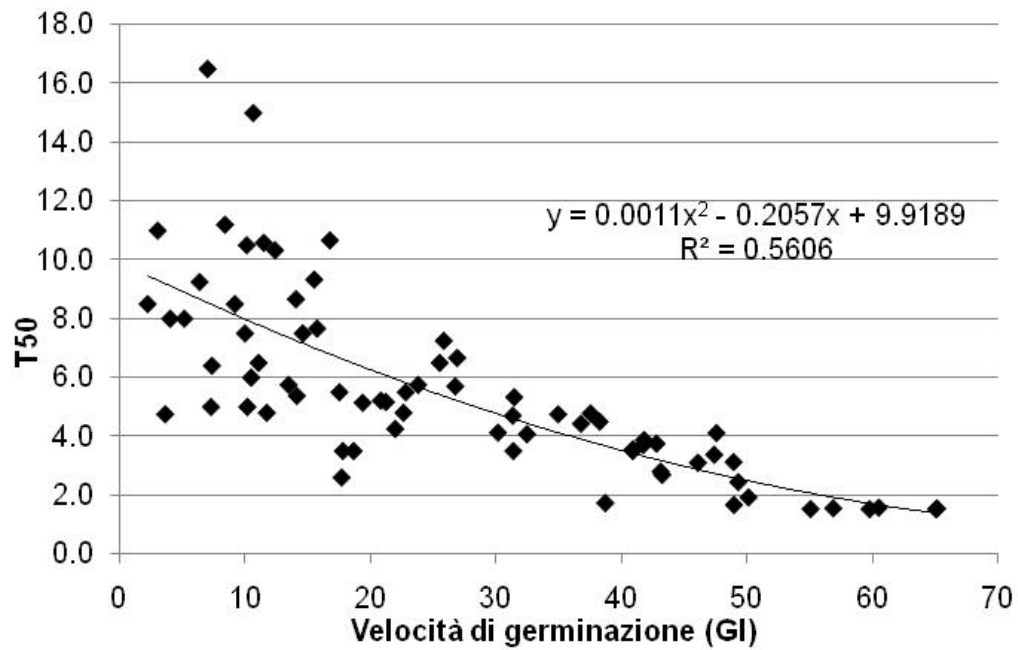
Prova A1 - fig. 4. Correlazione tra velocità di germinazione (GI) e tempo medio di germinazione (TMG) (g.l. 70).



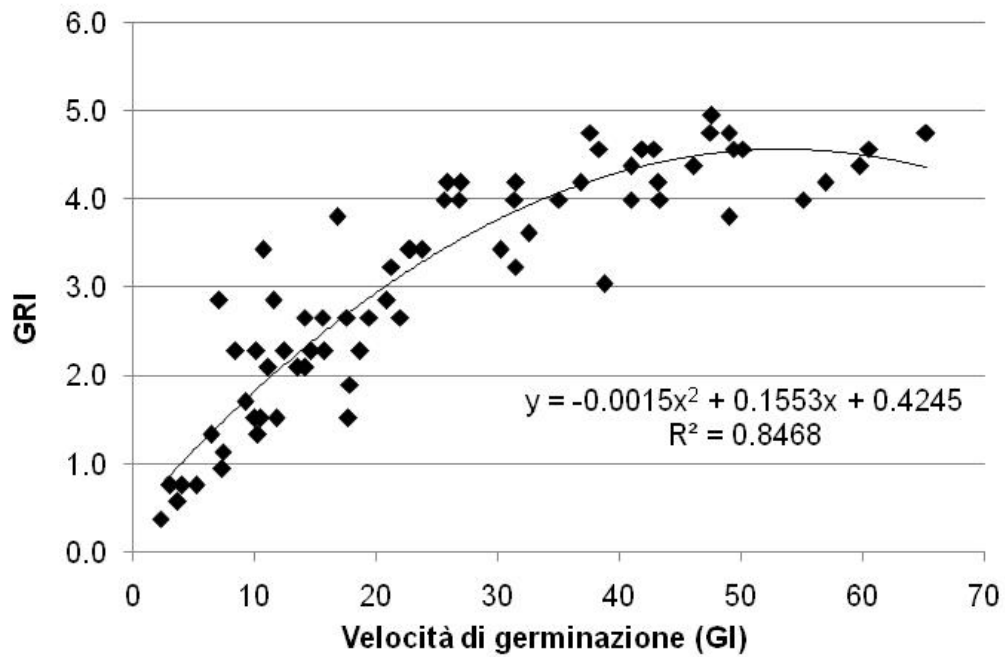
Prova A1 - fig. 5. Correlazione tra T50 e indice di prontezza (PI) (g.l. 70)



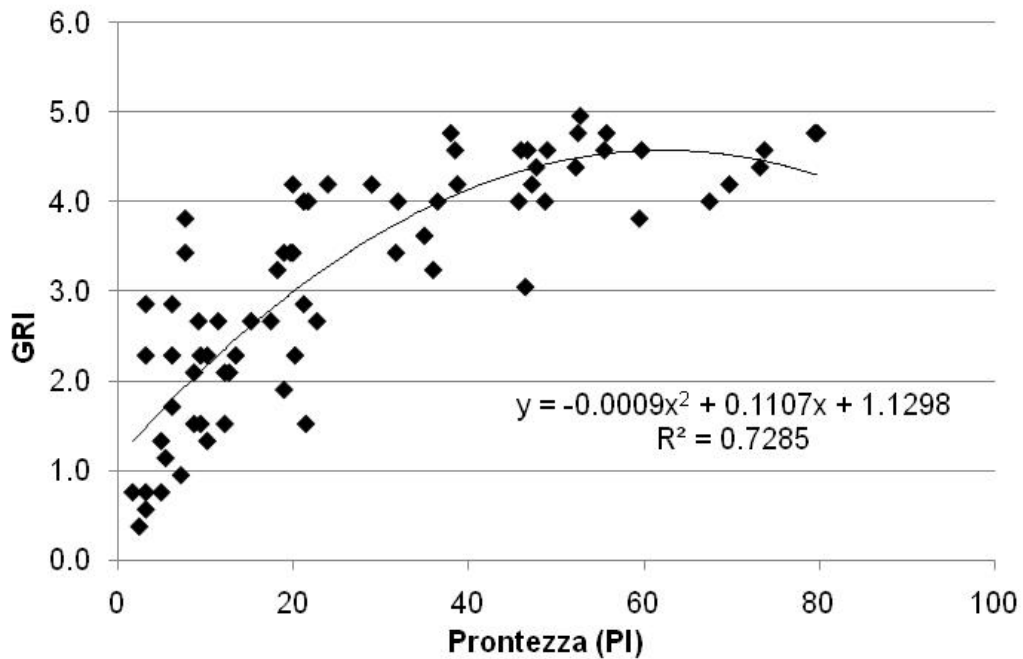
Prova A1 - fig. 6. Correlazione tra T50 e tempo medio di germinazione (TMG) (g.l. 70).



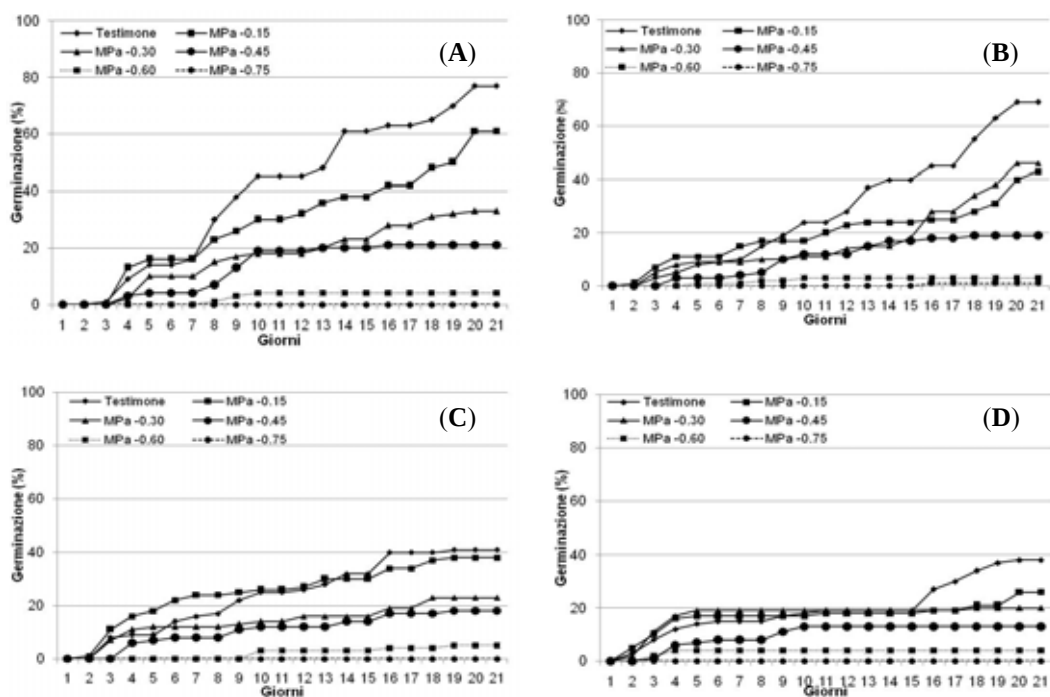
Prova A1 - fig. 7. Correlazione tra T50 e velocità di germinazione (g.l. 70).



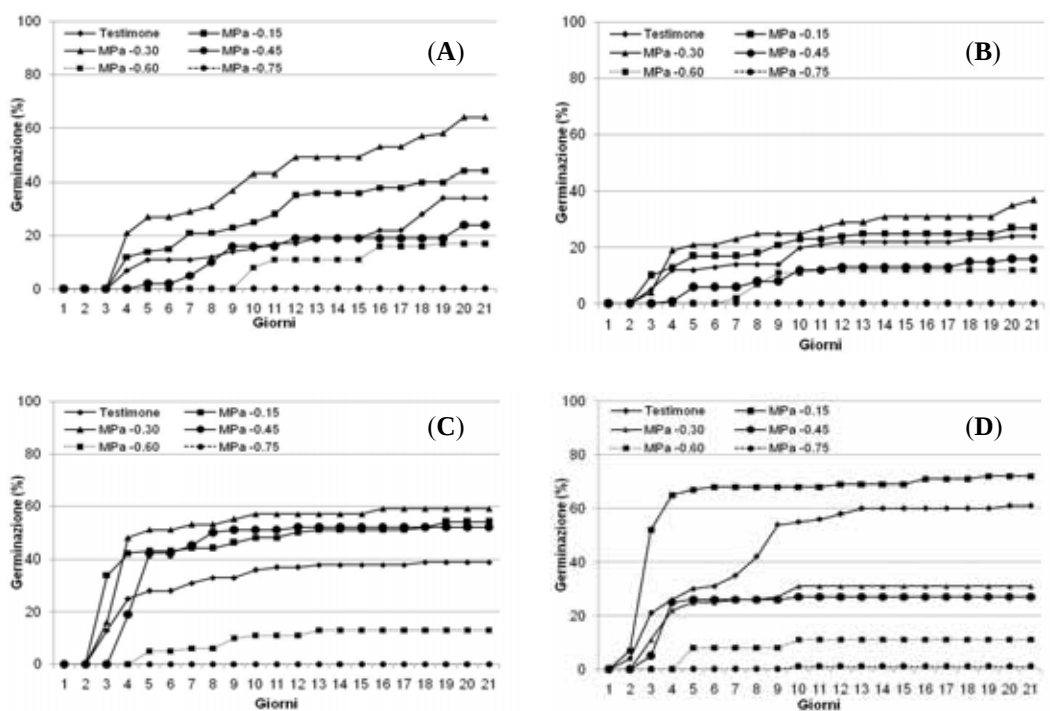
Prova A1 - fig. 8. Correlazione tra GRI e Velocità di germinazione (g.l. 70).



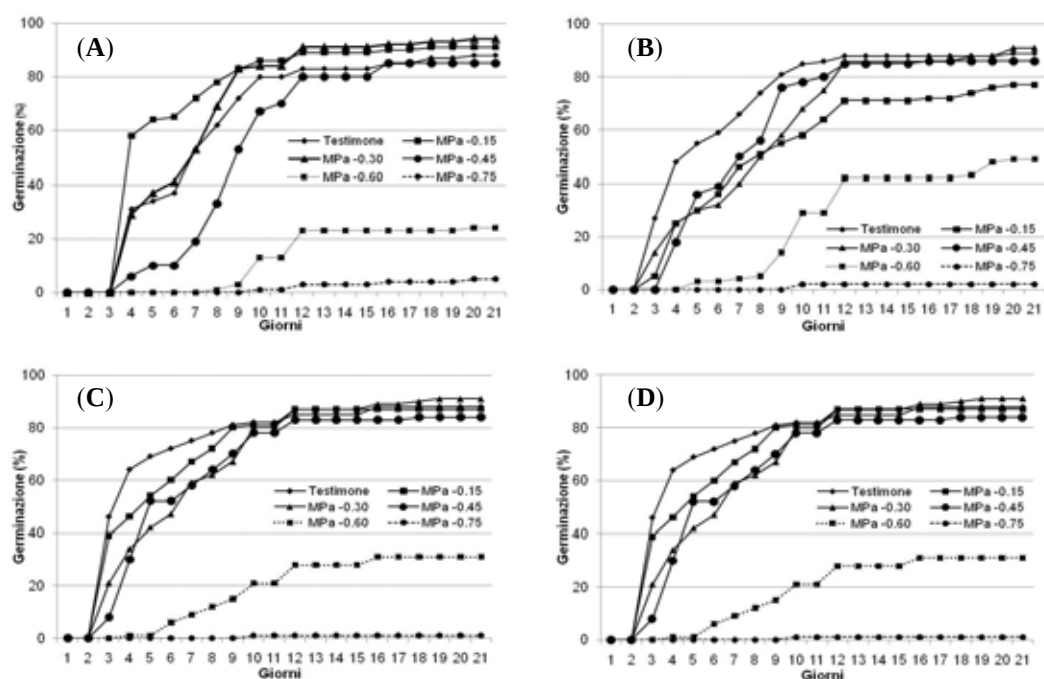
Prova A1 - fig. 9. Correlazione tra GRI e Indice di prontezza (g.l. 70).



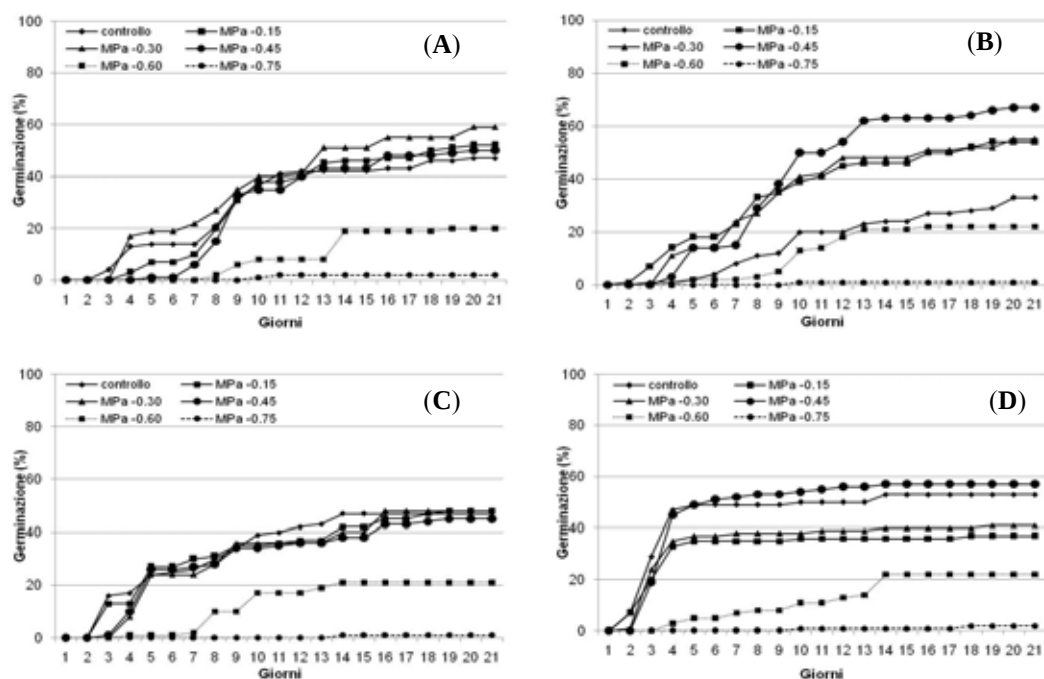
Prova A2 - fig. 10. Decorso della germinazione dei semi di 'Elit' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



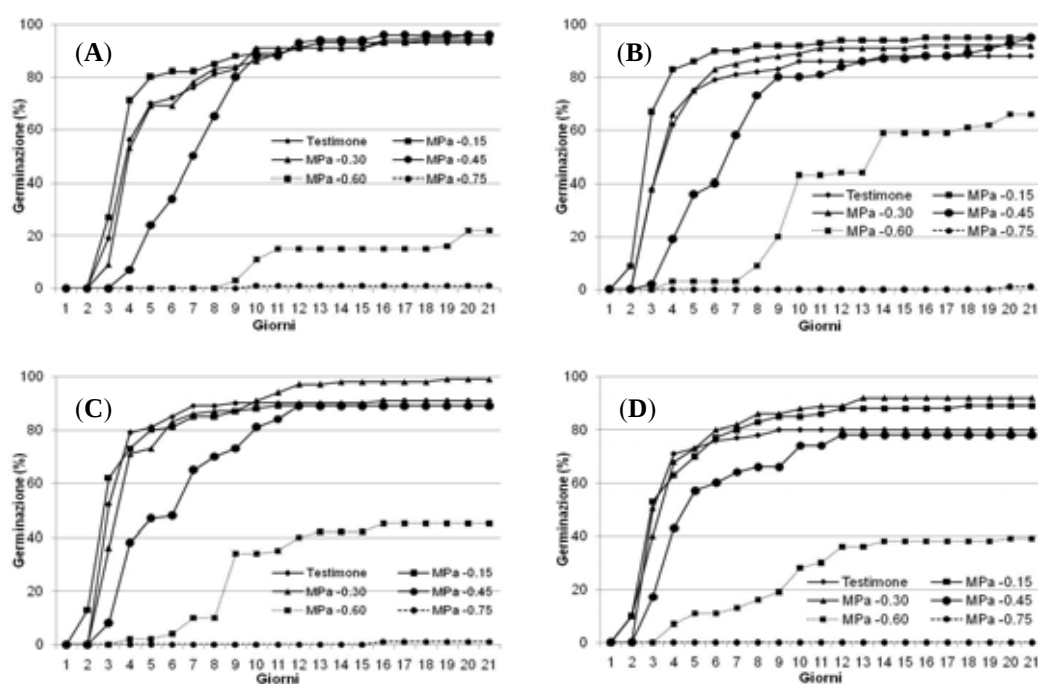
Prova A2 - fig. 11. Decorso della germinazione dei semi di 'Goldy Double' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



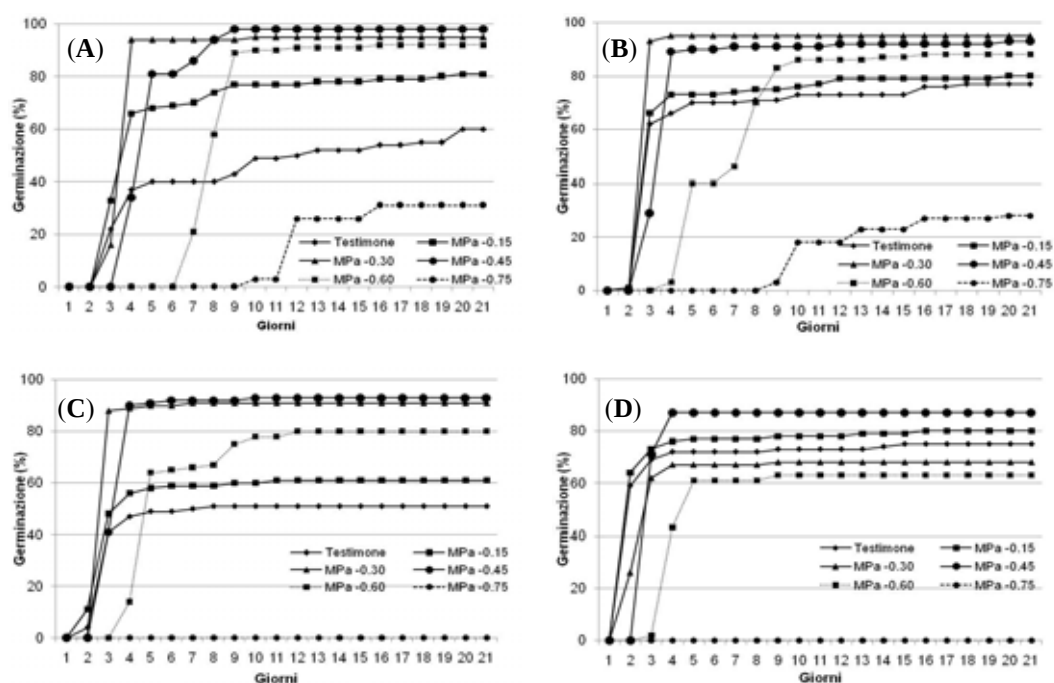
Prova A2 - fig. 12. Decorso della germinazione dei semi di 'Hadar' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



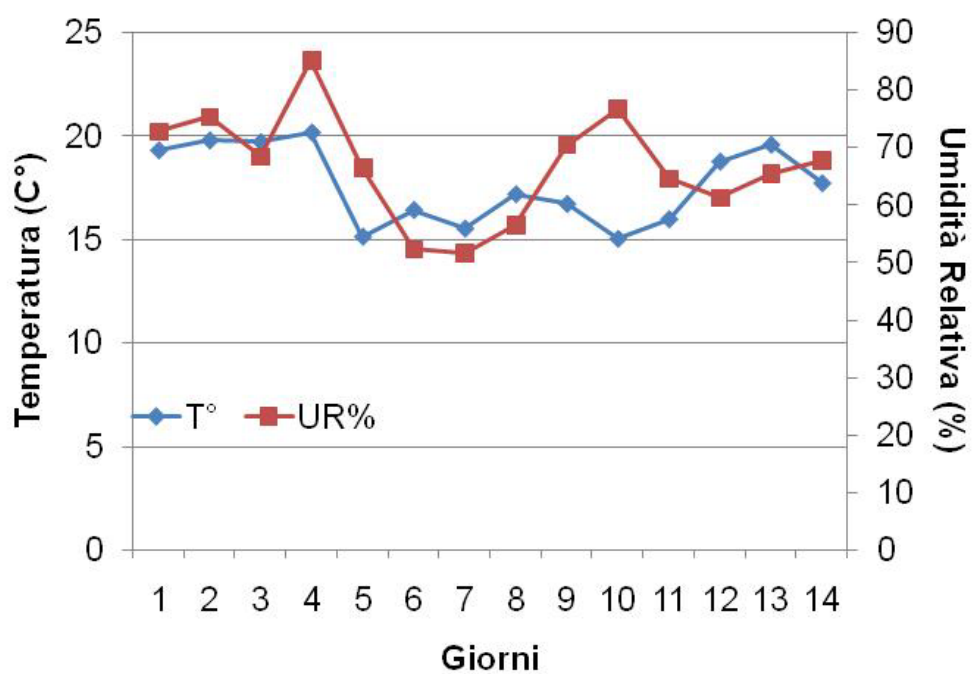
Prova A2 - fig. 13. Decorso della germinazione dei semi di 'Orit' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



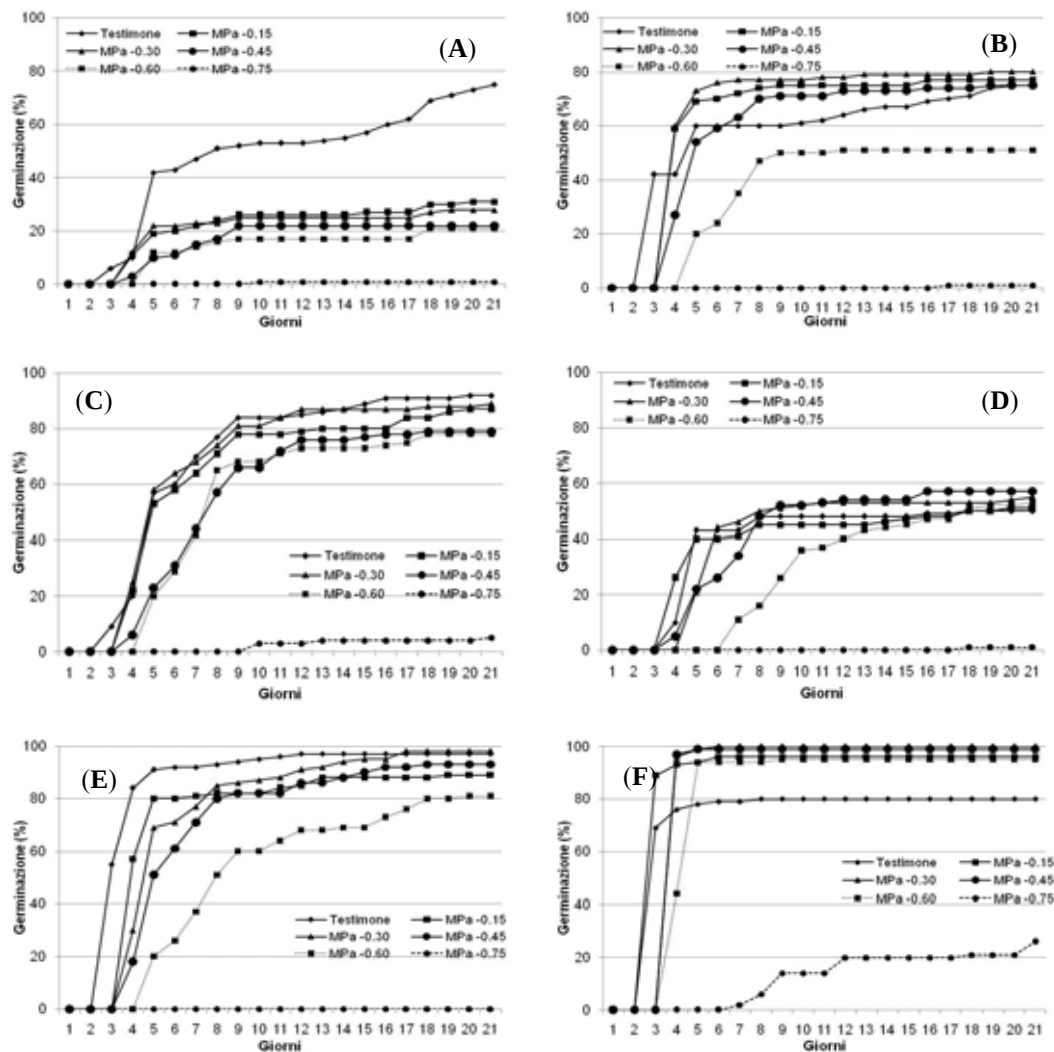
Prova A2 - fig. 14. Decorso della germinazione dei semi di 'Pazit' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



Prova A2 - fig. 15. Decorso della germinazione dei semi di 'Zohar' in rapporto al potenziale osmotico e alla temperatura: (a) 15°C; (b) 20°C; (c) 25°C; (d) 30°C.



Prova A3 - fig. 16. Medie giornaliere della temperatura e dell'umidità relativa nel corso della prova.



Prova A3 - fig. 17. Decorso della germinazione dei semi in rapporto ai valori di potenziale osmotico e alle cultivar: (a) 'Elit'; (b) Goldy Double'; (c) 'Hadar'; (d) 'Orit'; (e) 'Pazit'; (f) 'Zohar'.

7.2. Prova B: risposta morfo-fisiologica di arbusti ornamentali a condizioni differenziate di stress idrico

7.2.1. Presentazione della problematica

Lo stress idrico rappresenta uno dei principali limiti all'utilizzazione delle piante ornamentali in ambienti, quale quello Mediterraneo, caratterizzati da una disponibilità idrica non sempre ottimale. Lunghi periodi di siccità, assieme alle elevate temperature e quindi all'incremento della domanda evapotraspirativa, impongono alle piante, soprattutto nel periodo estivo, condizioni di stress tali da limitarne la crescita (Medrano *et al.*, 2009). Le loro prestazioni e la stessa sopravvivenza in tale contesto dipendono spesso dalla capacità di un più efficiente uso della risorsa idrica (Pereira e Chaves, 1993).

Lo studio dello stress idrico è certamente estremamente complesso e ciò ha contribuito a limitare la sperimentazione sulle piante ornamentali. La scarsa attenzione nel passato riservata loro dalla ricerca è anche legata al fatto che, fino a pochi anni fa, l'acqua non veniva considerata fattore limitante per queste specie, né in fase vivaistica, né in quella di impianto e gestione.

I nuovi orientamenti in tema di progettazione e gestione degli spazi a verde, tuttavia, sono sempre più rivolti a mettere a punto, con riferimento soprattutto alla fase di utilizzazione, schemi più "sostenibili" (Romano, 2004), che guardano con crescente attenzione alla valorizzazione della risorsa idrica e al contenimento dei consumi di acqua. Ciò ovviamente ha sollecitato le ricerche verso la individuazione di interventi biologici e tecnici in grado di perseguire gli obiettivi indicati. In questo quadro si collocano l'aumentato l'interesse nei confronti delle specie autoctone e i sempre più numerosi studi relativi all'efficienza d'uso dell'acqua da parte delle principali specie ornamentali impiegate in ambiente mediterraneo (Montague *et al.*, 2007; Pearson *et al.*, 2007; Hilaire *et al.*, 2008; Pittenger *et al.*, 2008).

In rapporto a quanto sopra, appare evidente come la progettazione, realizzazione e gestione degli spazi verdi richieda un sempre maggiore livello di conoscenze; è necessario, in altri termini acquisire, anche in questo settore, uno specifico *know-how* che consenta la messa a punto di protocolli, con riferimento

alla propagazione, all'impianto e alla manutenzione delle piante, in grado di assicurare la piena valorizzazione delle risorse idriche disponibili.

Lo studio delle risposte fisiologiche a stress abiotici causati dalla carenza idrica, rappresenta pertanto, per le specie ornamentali, una tematica sicuramente di grande attualità, soprattutto nella fase di gestione degli spazi a verde, sia pubblici che privati.

L'approfondimento delle conoscenze sulla risposta morfologica e fisiologica delle piante sottoposte a condizioni ambientali avverse, siano esse occasionali e temporanee che di lunga durata, costituisce, quindi, uno strumento fondamentale ai fini di una migliore comprensione dei meccanismi adattativi delle piante ai suddetti stress (Chaves *et al.*, 2003) e per ottimizzare l'impiego delle diverse specie nelle condizioni di ridotta disponibilità idrica, senza la riduzione di quei parametri che garantiscono un adeguato effetto estetico.

Si rende necessaria, in particolare, una migliore comprensione di quei processi fisiologici che più direttamente sono legati all'utilizzo dell'acqua da parte della pianta e agli stress idrici. Questi ultimi, infatti, come è noto, si verificano quando la richiesta d'acqua da parte della pianta supera la sua disponibilità nel suolo. Il primo segnale dello stress è di tipo idraulico e si manifesta attraverso cambiamenti della tensione (Comstock, 2002), che portano a riduzioni del turgore delle foglie (Pardossi *et al.*, 1991), alla chiusura degli stomi e, in tempi più lunghi, a un minore accrescimento delle foglie e della pianta (Boyer e Silk, 2004).

Molte specie tolleranti i climi caldi e aridi, o comunque caratterizzati da periodi siccitosi più o meno prolungati, hanno sviluppato specifici meccanismi di resistenza tra cui quelli atti a ridurre la traspirazione (sviluppo di cuticole fogliari protettive, riduzione del numero e dimensioni degli stomi, ecc.). Tra i meccanismi di adattamento della pianta a tali stress vi è anche la capacità di regolazione del potenziale idrico (ψ_w), in risposta a variazioni di quello del substrato, tramite diverse strategie (Shao *et al.*, 2007). Un esempio tipico è l'olivo che è in grado di raggiungere valori di ψ_w piuttosto bassi, mantenendo al contempo livelli alti di conduttanza stomatica (g_s) (Gucci, 2003).

Per specie che vivono in condizioni climatiche come quelle mediterranee, la regolazione fisiologica dell'uso dell'acqua in risposta alla riduzione delle disponibilità idriche del terreno è essenziale per la loro stessa sopravvivenza (Joffre *et*

al., 1999). È necessario comunque tener presente che, anche in piante potenzialmente resistenti, i fattori che possono condizionare la risposta delle stesse a condizioni di stress e che quindi possono influenzarne la adattabilità, sono numerosi e spesso agiscono in interazione (Serrano *et al.*, 2005). La risposta di una specie, infatti, oltre che a causa della durata e della frequenza dello stress, può variare anche per effetto delle condizioni climatiche e in particolare di quelle termo-radiative (Gucci *et al.*, 1999). Lo studio delle modificazioni stagionali delle relazioni idriche nei tessuti della pianta sottoposti a condizioni di deficit idrico, di fatto, può essere utilizzato per caratterizzare la resistenza della stessa a condizioni di stress (Lo Gullo e Salleo, 1988; Nardini *et al.*, 1996).

In tale contesto la prova ha avuto lo scopo di analizzare la risposta morfofisiologica di arbusti ornamentali diversi a condizioni differenziate di stress idrico, al fine di individuare quelli più idonei, in rapporto alla capacità di adattamento alle condizioni che frequentemente si verificano in ambiente mediterraneo, ad essere impiegati nelle sistemazioni di spazi a verde.

A tal fine sono state condotte due prove sperimentali rivolte in particolare a studiare:

Prova B1: Risposta di lantana e ligustro a stress idrici più o meno intensi, conseguenti alla restituzione in misura diversa dell'acqua evapotraspirata, in rapporto a differenziate condizioni termo-radiative.

Prova B2: Risposta di poligala e viburno a differenziati contenuti idrici volumetrici nel substrato.

7.2.2. Prova B1: Risposta di lantana e ligustro a stress idrici più o meno intensi, conseguenti alla restituzione in misura diversa dell'acqua evapotraspirata, in rapporto a differenziate condizioni termo-radiative.

7.2.2.1 Materiali e metodi

La prova è stata condotta nel 2009, in serra, su due specie arbustive: lantana (*Lantana camara* L.) e ligustro (*Ligustrum lucidum* W.T. Aiton.).

Sono stati realizzati due cicli di coltivazione di uguale durata ma caratterizzati da condizioni termo-radiative assai differenziate; essi, infatti, hanno avuto

inizio il 15 gennaio e il 15 maggio, e si sono conclusi rispettivamente a metà maggio il primo e a metà settembre il secondo.

In entrambi i cicli, inoltre, le due specie sono state sottoposte a quattro differenti regimi idrici, che prevedevano la restituzione del 75% (R75%), del 50% (R50%) e del 25% (R25%) dell'acqua persa per evapotraspirazione, calcolata mediante metodo gravimetro, dalle piante mantenute in condizioni di pieno soddisfacimento idrico (R100%).

Nel complesso, pertanto, la prova, con riferimento alle due specie arbustive di cui sopra, ha riguardato il confronto tra 4 regimi idrici in rapporto a due cicli colturali contrassegnati da livelli termici e radiativi assai diversi tra loro.

Sono state utilizzate piante di circa 1 mese di età e di peso secco pari a g 5.4 e 7.9 per lantana, rispettivamente nel I e II ciclo, e a g 8.1 e 8.3 per ligustro nei due cicli nell'ordine. La coltivazione è stata realizzata in vasi del volume di 3.0 litri; è stato impiegato un substrato costituito da torba e perlite nel rapporto 2:1 (v/v).

Gli interventi irrigui, differenziati in rapporto al trattamento, sono stati effettuati con cadenza settimanale e bisettimanale rispettivamente nel corso del primo e secondo ciclo di coltivazione

È stato adottato uno schema fattoriale, assegnando la parcella intera al regime idrico; ogni trattamento è stato replicato 3 volte.

I rilievi sulla pianta, effettuati al termine dei due cicli di coltivazione hanno riguardato: biomassa secca e ripartizione della stessa tra i vari organi, caratteristiche morfo-biometriche (altezza, larghezza media della chioma, peso fresco delle diverse porzioni organografiche), caratteristiche dell'apparato fotosintetizzante (numero e superficie fogliare, *Specific Leaf Area*, contenuto in clorofilla) e caratteristiche anatomiche delle foglie (numero e dimensioni degli stomi, spessore della foglia). Sono stati inoltre rilevati con cadenza mensile diversi parametri fisiologici (fotosintesi netta, conduttanza stomatica, traspirazione, potenziale idrico, *Relative Water Content* (RWC), fluorescenza della clorofilla a). Sono stati infine calcolati alcuni indici di crescita (*Relative Growth Rate*, *Net Assimilation Rate*, *Leaf Area Ratio*, *Leaf Weight Ratio*).

Tutti i dati acquisiti sono stati sottoposti all'analisi della varianza (ANOVA). Nelle tabelle vengono riportati i livelli di significatività degli effetti. Lettere diverse

nell'ambito di ciascun parametro, se riportate nei grafici e nelle tabelle, indicano differenze significative secondo il test di Student-Newman-Keuls ($P \leq 0.05$).

7.2.2.2 Risultati e discussione

I due cicli di coltivazione, come peraltro previsto, hanno fatto registrare condizioni sia termiche che luminose assai differenti tra loro. Con riferimento in particolare all'andamento delle temperature giornaliere, i valori delle medie decadiche sono risultati compresi tra 12.3 °C e 22.2 °C nel corso del I ciclo e tra 22.7 e 27.8 °C nel corso del II ciclo (fig. 1). È da rilevare al riguardo che, nel caso del ciclo colturale più anticipato, condizioni termiche in grado di soddisfare pienamente le esigenze termiche di queste due specie, peraltro, com'è noto, più elevate per lantana rispetto a ligustro (Xuxley, 1992), si sono avute solamente nell'ultimo mese di coltivazione, laddove, viceversa, le due specie indicate hanno trovato, nel corso del II ciclo, livelli termici costantemente favorevoli. Più contenute le variazioni dell'umidità relativa che si sono attestate su valori medi del 67% per tutto il periodo di entrambi i cicli (fig. 1).

L'andamento della luce nel corso dei due cicli di coltivazione è apparso assai simile a quello descritto per le temperature. Anche in questo caso i valori delle medie decadiche della radiazione globale giornaliera sono stati piuttosto modesti per gran parte del periodo di coltivazione nel primo ciclo, costantemente elevati, invece, nel secondo ciclo (fig. 2). Nella media dell'intero periodo, la radiazione globale giornaliera è stata pari a 9.3 e 15.0 MJ m⁻² rispettivamente per il I e II ciclo.

Le differenti condizioni di temperatura e luce cui le piante sono state sottoposte nel corso delle stagioni di coltivazione, hanno ovviamente determinato, in rapporto ai cicli adottati, variazioni parimenti rilevanti dell'evapotraspirato (figg. 3, 4).

In particolare, con riferimento al ciclo più anticipato e alla condizione che prevedeva il pieno soddisfacimento delle esigenze idriche, i valori per pianta dell'evapotraspirato, senza sostanziali differenze tra le due specie allo studio, sono stati per gran parte del ciclo inferiori a 0.04 litri per giorno e solamente nell'ultimo mese di coltivazione si sono attestati intorno a 0.06 L d⁻¹. Per contro nel II ciclo si sono registrati valori per pianta anche superiori a 0.14 L d⁻¹ in lanta-

na, per la quale raramente si è scesi al disotto di 0.08 L d^{-1} , e prevalentemente compresi tra 0.06 e 0.10 L d^{-1} in ligustro. In questo II ciclo, pertanto, l'evapotraspirato, oltre che mediamente più elevato rispetto al I ciclo, è stato anche apprezzabilmente differente tra le due colture e in particolare molto maggiore in lantana che in ligustro (figg. 3, 4). Di fatto, sempre con riferimento alla condizione che prevedeva il totale reintegro delle perdite di acqua per evapotraspirazione, gli apporti complessivi sono stati pari a 5.35 e 15.31 litri per pianta in lantana e a 5.87 e 10.67 litri per pianta in ligustro, rispettivamente in corrispondenza del I e del II ciclo.

Gli effetti dei differenti stress idrici subiti dalle piante, espressi dalla entità delle riduzioni degli apporti di acqua rispetto al reintegro totale delle perdite, si sono resi manifesti su molti dei parametri rilevati, in misura peraltro assai diversa in rapporto alle specie e al ciclo di coltivazione (tab. 1).

La biomassa secca delle piante ha fatto registrare, nella media dei regimi idrici allo studio, valori molto più modesti in corrispondenza del primo ciclo per entrambe le due specie, ma le riduzioni sono state più marcate per lantana che per ligustro (fig. 5). Questo risultato scaturisce ovviamente da quanto in precedenza rilevato con riferimento alle condizioni foto-termiche nel corso dei due cicli e alle maggiori esigenze termiche di lantana.

Gli effetti dello stress idrico, indipendentemente dagli altri fattori in esame, si sono resi manifesti a partire dal regime idrico che prevedeva la restituzione del 50% dell'evapotraspirato (tab. 1), considerato che nessuna differenza significativa è stata riscontrata, rispetto al testimone, per le piante della tesi R75%. La riduzione della biomassa secca è stata invece piuttosto consistente, di oltre il 15% e 35% nell'ordine, nelle piante per le quali il reintegro dell'acqua è stato del 50% e del 25%.

La risposta della specie è apparsa differenziata in rapporto al ciclo di coltivazione con variazioni più evidenti in corrispondenza di quello avviato più tardivamente (fig. 6); nel primo ciclo, infatti, le condizioni foto-termiche hanno fortemente limitato l'accrescimento, indipendentemente dalle disponibilità idriche e l'influenza di queste ultime, ovviamente in negativo, si è espressa in misura apprezzabile solamente per la tesi R25%. Gli effetti del regime irriguo sono stati invece assai più manifesti nel secondo ciclo, soprattutto per lantana, la quale, fin

dal primo mese di coltivazione, ha fatto registrare, differenze rilevanti in rapporto alla entità degli apporti idrici, e alla fine della prova, rispetto al testimone, una riduzione della biomassa secca della pianta di oltre il 43% per la tesi R25%.

Le variazioni della biomassa secca della porzione epigea della pianta e delle foglie in rapporto ai cicli di coltivazione, sono state, nelle due specie, assai simili a quelle descritte per la biomassa totale (tab. 1 e figg. 7, 8). Al pari di quest'ultima, anche per quanto concerne i due parametri indicati, differenze significative rispetto al testimone, per effetto dei regimi irrigui, sono stati registrati solamente a partire dalla tesi R50%; i decrementi riscontrati per la biomassa secca della parte aerea della pianta e delle foglie, a seguito della riduzione degli apporti idrici, tuttavia, sono risultati ancor più rilevanti di quelli osservati per la biomassa totale e nel caso della riduzione più drastica (R25%), nella media delle due specie e dei due cicli colturali, hanno superato, rispetto alle piante testimone, il 42% e il 38% nell'ordine (tab. 1).

Le variazioni dell'incidenza delle radici sulla pianta intera, in termini ponderali, sono apparse largamente dipendenti dalle condizioni climatiche realizzatesi nel corso del ciclo: infatti mentre in corrispondenza del II ciclo i rapporti tra parte ipogea e parte epigea non sono stati modificati in misura apprezzabile dai regimi irrigui, questi ultimi, viceversa, hanno nel I ciclo influenzato in misura notevolmente diversa l'accrescimento della parte aerea e delle radici. In particolare le piante delle tesi R50% e R25% hanno fatto registrare, rispetto agli altri due trattamenti, una ripartizione della biomassa più favorevole alla porzione ipogea (fig. 9). Tali variazioni sono in ogni caso maggiormente attribuibili a un più contenuto accrescimento della parte aerea delle suddette piante, che a un maggiore sviluppo delle radici e appaiono pienamente concordanti con quanto riscontrato da altri autori, i quali ipotizzano che le conseguenze dello stress idrico si manifestano negativamente soprattutto sulla porzione epigea, come risposta adattativa della pianta, per cercare di contenere le perdite d'acqua (Monneveux *et al.*, 1996).

Differenze di rilievo per quanto concerne l'incidenza del peso delle radici su quello complessivo della pianta sono state riscontrate anche con riferimento alle specie; infatti mentre per ligustro non sono state osservate variazioni in rapporto al ciclo di coltivazione, per lantana, invece, l'equilibrio tra la parte ipogea e quella epigea, nel primo ciclo, si è spostato fortemente a favore della prima (fig. 10).

Gli effetti dei fattori allo studio sulle caratteristiche morfo-biometriche delle piante sono stati nel complesso non dissimili da quelli descritti in precedenza (tab. 2).

L'altezza delle piante, in particolare, si è modificata, per effetto del regime idrico, in maniera differente in rapporto alla specie e al ciclo di coltivazione. Infatti, mentre in ligustro si è assistito ad una riduzione del parametro in oggetto già in corrispondenza della tesi R75%, in lantana non sono state riscontrate differenze significative, nella media dei due cicli, tra i trattamenti idrici (fig. 11). Con riferimento al ciclo, in corrispondenza di quello più anticipato variazioni significative della statura delle piante, rispetto al testimone, sono state rilevate solo per le tesi più stressate (R50% e R25%), mentre per quello estivo una diminuzione dei valori del parametro in oggetto si è avuta anche per effetto della più contenuta riduzione degli apporti idrici (fig. 12).

Per quanto concerne la larghezza media della chioma, effetti di interazione si sono avuti tra specie e ciclo di coltivazione; sebbene, infatti, per ambedue gli arbusti i valori di detto parametro siano aumentati in corrispondenza del II ciclo, le variazioni sono state maggiori per lantana che per ligustro (fig. 13).

Livelli crescenti di stress idrico hanno causato una riduzione del peso fresco del fusto, che comunque è risultata statisticamente significativa solo per lantana in corrispondenza della tesi che prevedeva la restituzione più bassa dell'evapotraspirato (fig. 14); per questa specie, inoltre, nel II ciclo si è riscontrato un aumento dei valori di detto parametro, rispetto al I ciclo, assai più rilevante che per viburno (fig. 15).

Il peso fresco delle radici è apparso significativamente minore nelle piante di lantana sottoposte a maggiore stress idrico, mentre la riduzione degli apporti di acqua non ha modificato l'accrescimento ponderale delle radici di ligustro (fig. 16); le variazioni del parametro in oggetto per effetto del regime irriguo sono state inoltre assai più cospicue nel I ciclo che nel II (fig. 17).

Le caratteristiche dell'apparato fotosintetico hanno manifestato anch'esse differenze di rilievo, segnatamente in rapporto alla specie, ma spesso anche per effetto del ciclo e del regime idrico (tab. 3).

Il numero di foglie per pianta e l'area fogliare, con riferimento ai cicli di coltivazione, hanno fatto registrare i valori più elevati in corrispondenza di quello

estivo, mentre per quanto concerne gli effetti del regime idrico, le variazioni sono state, per i due parametri, dello stesso senso e di entità pressoché uguale: rispetto al testimone, per la tesi R25%, il decremento è stato superiore al 45% per il numero di foglie e del 49% per l'area fogliare (tab. 3).

Effetti di interazione, con riferimento al numero di foglie, sono stati riscontrati tra tutti i fattori allo studio (tab. 3). Il regime idrico ha determinato nelle piante una risposta differenziata in rapporto sia alla specie che alle condizioni di coltivazione; in particolare mentre in ligustro, nella media dei due cicli, le differenze tra i diversi trattamenti non sono apparse significative, in lantana è stata registrata, con l'aumentare dello stress idrico, una progressiva riduzione del numero di foglie, che, rispetto al testimone, si è addirittura dimezzato nella condizione di stress idrico più drastica (fig. 18). Anche per questo parametro gli effetti della riduzione degli apporti di acqua si sono resi maggiormente manifesti, almeno in valore relativo, nel I ciclo (fig. 19), mentre, con riferimento alle specie, le variazioni più rilevanti in rapporto ai cicli colturali si sono avute in lantana (fig. 20).

Per la superficie fogliare, effetti di interazione largamente coincidenti con quelli descritti per il numero di foglie sono stati rilevati tra ciclo di coltivazione e regime idrico e tra ciclo di coltivazione e specie (figg. 21, 22).

I fattori allo studio hanno esercitato un'influenza piuttosto modesta sugli altri parametri riguardanti l'apparato fotosintetico; differenze significative per lo SLA e lo SPAD si sono avute solamente tra le due specie considerate (tab. 3); per il primo indice sono stati inoltre registrati valori mediamente più elevati nel ciclo estivo rispetto a quello avviato in inverno (tab. 3).

I valori relativi agli indici di crescita sono stati in sostanziale accordo con quanto discusso in precedenza. Molto evidenti sono risultati, in particolare, gli effetti di tutti i fattori allo studio, i quali, in diversi casi, hanno significativamente interagito tra loro (tab. 4).

Il *Relative Growth Rate* (RGR) è apparso influenzato dal regime idrico, anche se, nella media degli altri fattori allo studio, gli effetti si sono manifestati in misura apprezzabile solo per la tesi R25%; la risposta delle piante, inoltre, è stata differente sia in rapporto alla specie che al periodo di coltivazione (tab. 4). In particolare mentre in ligustro non sono state riscontrate differenze di rilievo tra i diversi trattamenti, per le piante di lantana allevate in condizioni di più ridotto ap-

provvigionamento idrico (R25%) si è invece avuta una riduzione significativa del tasso di accrescimento (fig. 23). Con riferimento al ciclo di coltivazione, nel I si è osservata una riduzione significativa dell'indice solo nella tesi R25%; nel ciclo estivo per contro il valore dell'indice è significativamente diminuito già a partire da una riduzione degli apporti idrici alle piante, rispetto al testimone, del 50% (fig. 24).

Differenze assai simili a quelle riscontrate per l'indice RGR, si sono avute per il *Net Assimilate Rate* (NAR) in funzione del regime idrico (tab. 4), i cui effetti sono stati analoghi anche con riferimento alle due specie (fig. 25); per ciò che concerne il ciclo di coltivazione, i valori dell'indice sono stati significativamente più elevati nel I ciclo, almeno per le tesi che prevedevano fino al 50% del reintegro delle perdite per evapotraspirazione, mentre in corrispondenza dello stress idrico più accentuato si sono drasticamente ridotti e hanno eguagliato il valore del II ciclo (fig. 26). Questi risultati sono da ricondurre alla più rilevante riduzione dell'area fogliare in condizioni di stress idrico (Rodriguez *et al.*, 2005).

Le variazioni del *Leaf Area Ratio* (LAR) e *Leaf Weight Ratio* (LWR) in rapporto al regime idrico, sono state analoghe a quelle descritte per i due indici in precedenza esaminati; effetti significativi della riduzione degli apporti di acqua, rispetto al testimone, si sono riscontrati solamente per la R25% (tab. 4). Per entrambi gli indici le differenze in rapporto ai cicli di coltivazione sono state più rilevanti per lantana che per ligustro (figg. 27, 28).

Le caratteristiche anatomiche delle foglie si sono differenziate solo in rapporto alla specie (foto 1).

Gli stress idrici indotti, ancorchè in alcuni casi molto accentuati e protrattisi per un periodo abbastanza prolungato, hanno determinato modificazioni anatomiche delle foglie piuttosto modeste, a conferma che le due specie manifestano comunque una buona adattabilità a condizioni di carenza idrica.

In lantana gli effetti dello stress idrico si sono resi evidenti solo per quanto concerne la densità stomatica nel I ciclo, che è risultata più elevata nelle piante testimone (tab. 5). Con riferimento al ciclo di coltivazione, esso ha invece influenzato le dimensioni degli stomi che sono risultate mediamente maggiori nel periodo estivo (tab. 5). Lo spessore delle foglie ha fatto registrare un incremento nelle piante più stressate (R50% e R25%), ma solamente nel secondo ciclo di coltiva-

zione; queste variazioni sono largamente imputabili all'aumento dello spessore del mesofillo, ed in particolare sia del tessuto a palizzata che di quello lacunoso (tab. 5).

In ligustro, il regime idrico non ha influito né sulle densità degli stomi né sulla loro dimensione (tab. 6); i valori di entrambi questi parametri sono stati invece significativamente diversi nei due cicli di coltivazione e in particolare più elevati per la densità nel I ciclo, per la dimensione nel II ciclo (tab. 6). Differenze, ma non direttamente riconducibili al crescente livello di stress idrico, sono state riscontrate nel ligustro con riferimento allo spessore delle foglie; i valori più elevati, comunque, sono stati registrati per le piante testimone e per le piante della tesi R25%, probabilmente per effetto del maggiore sviluppo della foglia nel primo caso, come adattamento alle condizioni di stress idrico più drastico nel secondo (Ennajeh *et al.*, 2010). Anche per il ligustro le variazioni di cui sopra sono state conseguenza, in larga parte, di modificazioni a carico del mesofillo (tab. 6).

I rilievi relativi ai parametri fisiologici hanno fornito ulteriori elementi di riflessione circa gli effetti dei fattori allo studio.

La fotosintesi netta ha fatto registrare differenze tra le due specie per effetto sia del regime idrico che del ciclo di coltivazione (fig. 29). L'aumento dello stress idrico ha determinato sia in ligustro che in lantana una riduzione del processo di assimilazione. Detta riduzione, tuttavia, nella prima specie si è manifestata con particolare evidenza a partire dalla tesi che prevedeva il reintegro più modesto (R25%), soprattutto nel ciclo più anticipato, mentre in lantana i valori della fotosintesi netta hanno accusato diminuzioni rilevanti già a partire dalla tesi che prevedeva la restituzione del 50% dell'evapotraspirato. Per entrambe le specie le differenze tra i diversi regimi idrici sono state più evidenti in corrispondenza del ciclo realizzato in estate, quando la richiesta di acqua da parte dell'ambiente nei confronti delle piante era maggiore. La riduzione della fotosintesi è apparsa largamente legata alla chiusura degli stomi, come si evince dalla significativa correlazione emersa tra fotosintesi e conduttanza stomatica (fig. 30).

La traspirazione ha mostrato un andamento analogo a quello della fotosintesi (fig. 31); nel corso del I ciclo le differenze per effetto del regime idrico, in entrambe le specie, sono state piuttosto contenute, mentre nel II ciclo si sono molto amplificate, ed in particolare si è osservato, sia in ligustro che in lantana, un progressivo abbassamento dei valori, imputabile a meccanismi di chiusura

stomatica, nella misura in cui lo stress idrico assumeva una intensità crescente. Il comportamento del ligustro, anche con riferimento alla traspirazione, ha confermato la maggiore tolleranza di questa specie alla scarsa disponibilità idrica.

Il potenziale idrico fogliare, determinato prima dell'alba e a mezzogiorno, ha fatto registrare variazioni, per effetto dei fattori allo studio, in taluni casi apprezzabili ma difficilmente riconducibili in maniera univoca ai fattori allo studio ed in particolare agli effetti dello stress idrico (figg. 32-33). In ogni caso i valori più bassi sono stati in genere riscontrati per le piante della tesi R25%, soprattutto con riferimento alle misurazioni effettuate prima dell'alba. Al riguardo secondo Amèglio *et al.* (1999), queste misurazioni, possono essere utilizzate per valutare lo stato idrico della pianta, in quanto in assenza di traspirazione, non vi è alcun gradiente di potenziale all'interno della pianta e quindi il potenziale idrico fogliare eguaglia quello delle radici.

Le variazioni del *Relative Water Content* rilevate prima dell'alba e a mezzogiorno sono apparse, in rapporto ai fattori allo studio, poco rilevanti (figg. 34, 35); comunque, anche per questo parametro la tesi R25% ha fatto registrare, in generale, i valori più bassi, soprattutto per lantana. Sebbene le variazioni del turgore fogliare dovrebbero essere conseguenza dei cambiamenti del potenziale osmotico (Comstock, 2002), le differenze piuttosto contenute osservate per il *Relative Water Content* potrebbero essere conseguenza dei processi di chiusura stomatica, come attestano le rilevanti riduzioni della traspirazione, riscontrate soprattutto in lantana (Pardossi *et al.*, 1991).

L'efficienza massima apparente del PSII ha fatto registrare qualche differenza significativa solo al termine dei due cicli di coltivazione (fig. 36), ad attestazione che in precedenza la riduzione dell'attività fotosintetica era prevalentemente dipendente dal processo di regolazione stomatica (Starman e Lombardini, 2006). La risposta delle piante ai diversi livelli di stress idrico in ogni caso è apparsa variabile in rapporto alla specie: in particolare mentre in lantana le piante sono risultate maggiormente stressate nelle condizioni di più elevato deficit idrico (R25% e R50%), le piante di ligustro hanno accusato una riduzione del parametro in oggetto solo in corrispondenza del livello di reintegro più modesto e nel corso del II ciclo, mentre nel primo ciclo le variazioni in rapporto al regime idrico sono state meno definite.

Prova B1 - tab. 1. Biomassa secca della pianta e ripartizione della stessa in rapporto ai fattori allo studio.

Regime idrico	Specie	Ciclo	Biomassa totale (g)	Biomassa epigea (g)	Biomassa foglie (g)	Ipogea/totale
R100%			26.6 a	20.5 a	14.8 a	0.26 c
R75%			25.2 a	19.8 a	14.5 a	0.24 c
R50%			22.4 b	16.6 b	12.5 b	0.31 b
R25%			16.9 c	11.8 c	9.1 c	0.36 a
	Lantana		20.6 b	15.4 b	10.3 b	0.33 a
	Ligustro		25.0 a	19.0 a	15.1 a	0.26 b
		I	14.8 b	9.6 b	6.9 b	0.38 a
		II	30.8 a	24.7 a	18.6 a	0.20 b
Significatività						
Regime idrico (R)			***	***	***	***
Specie (S)			***	***	***	***
Ciclo (C)			***	***	***	***
R x S			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
R x C			n.s.	n.s.	n.s.	***
S x C			***	***	**	***

Prova B1 - tab. 2. Caratteristiche morfo-biometriche delle piante in rapporto ai fattori allo studio.

Regime idrico	Specie	Ciclo	Altezza (cm)	Larghezza media (cm)	Peso fresco fusto (g)	Peso fresco foglie (g)	Peso fresco radici (g)
R100%			33.1 a	49.9 a	13.9 a	44.8 a	31.5 a
R75%			29.7 b	47.5 a	13.0 a	42.4 a	27.3 b
R50%			25.4 c	40.4 b	10.4 b	37.2 b	27.9 b
R25%			21.1 d	37.6 b	6.8 c	27.8 c	23.3 c
	Lantana		24.8 b	49.5 a	13.2 a	28.7 b	24.3 b
	Ligustro		29.8 a	39.2 b	8.9 b	47.4 a	30.8 a
		I	23.3 b	28.6 b	7.1 b	21.9 b	23.7 b
		II	31.3 a	59.1 a	14.9 a	54.3 a	31.3 a
Significatività							
Regime idrico (R)			***	***	***	***	***
Specie (S)			***	***	***	***	***
Ciclo (C)			***	***	***	***	***
R x S			**	n.s.	*	n.s.	*
R x C			*	n.s.	n.s.	n.s.	**
S x C			n.s.	***	*	n.s.	n.s.

Prova B1 - tab. 3. Caratteristiche dell'apparato fotosintetico in rapporto ai fattori allo studio.

Regime idrico	Specie	Ciclo	Foglie (n. pianta ⁻¹)	Area fogliare (cm ²)	SLA (cm ² g ⁻¹)	SPAD
R100%			250a	1396a	89.0	53.1
R75%			222b	1137b	75.6	53.1
R50%			204b	1013c	80.9	57.4
R25%			137c	709d	73.7	56.3
	Lantana		284a	1210a	105.3a	44.3b
	Ligustro		122b	918b	54.3b	65.5a
		I	129b	337b	58.7b	55.8
		II	277a	1791a	100.9a	54.1
Significatività						
Regime idrico (R)			***	***	n.s.	n.s.
Specie (S)			*	***	***	***
Ciclo (C)			***	***	***	n.s.
R x S			***	n.s.	n.s.	n.s.
R x C			**	***	n.s.	n.s.
S x C			***	***	n.s.	n.s.

Prova B1 - tab. 4. Variazioni degli indici di crescita in rapporto ai fattori allo studio.

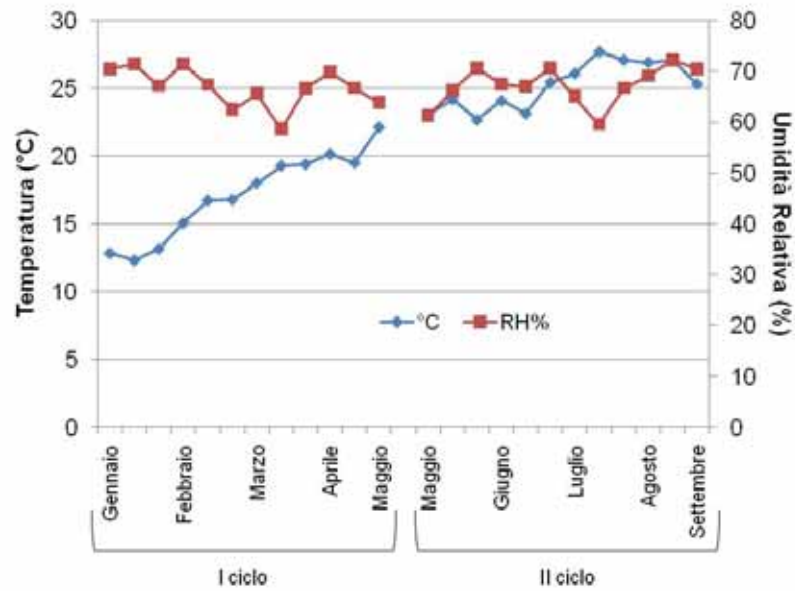
Regime idrico	Specie	Ciclo	RGR 10 ⁻² (g g ⁻¹ d ⁻¹)	NAR (g m ⁻² d ⁻¹)	LAR 10 ⁻² (m ² g ⁻¹)	LWR 10 ⁻² (g g ⁻¹)
R100%			1.01 a	2.20 a	0.54 a	45.23 ab
R75%			0.97 a	2.38 a	0.50 ab	46.24 ab
R50%			0.86 b	2.26 a	0.50 ab	43.93 b
R25%			0.58 c	1.30 b	0.47 b	41.91 c
	Lantana		0.83 b	1.73 b	0.57 a	40.99 b
	Ligustro		0.89 a	2.34 a	0.43 b	65.3 a a
		I	0.62 b	2.57 a	0.24 b	55.8 a
		II	1.10 a	1.50 b	0.76 a	54.1 b
Significatività						
Regime idrico (R)			***	***	*	***
Specie (S)			*	***	***	***
Ciclo (C)			***	***	***	***
R x S			***	*	n.s.	n.s.
R x C			**	***	n.s.	n.s.
S x C			n.s.	n.s.	***	***

Prova B1 - tab. 5. Caratteristiche anatomiche delle foglie di lantana in rapporto al regime idrico ed al ciclo di coltivazione.

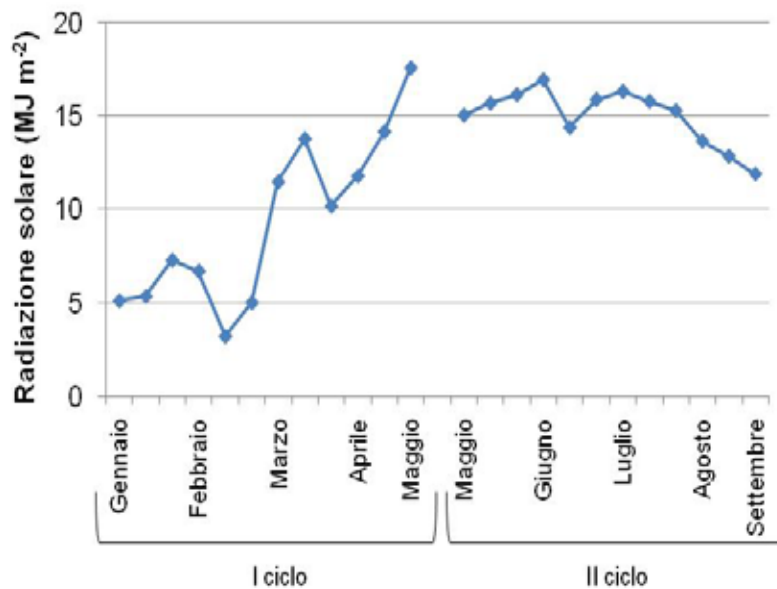
Regime idrico	Ciclo	Stomi		Spessore foglia		
		Densità (n. mm ⁻²)	Lunghezza (μm)	Totale (μm)	Palizzata (μm)	Lacunoso (μm)
R100%	I	416 a	1.68	216 a	62 b	120 a
R75%	I	245 c	1.71	214 a	67 b	110 a
R50%	I	378 ab	1.73	221 a	62 b	125 a
R25%	I	291 bc	1.90	205 a	88 a	83 bc
R100%	II	329 abc	2.20	123 b	46 c	64 c
R75%	II	332 abc	2.08	136 b	43 c	70 c
R50%	II	348 ab	2.06	202 a	69 b	103 ab
R25%	II	332 abc	2.10	200 a	73 b	118 a
R100%		373 a	1.94	170 b	54 c	92 b
R75%		288 b	1.90	175 b	55 c	90 b
R50%		363 a	1.90	211 a	66 b	114 ab
R25%		311 b	2.0	202 a	81 a	101 a
	I	332	1.76 b	214 a	70 a	110 a
	II	335	2.11 a	165 b	58 b	89 b
Regime idrico (R)		**	n.s.	***	***	*
Ciclo (C)		n.s.	***	***	***	***
R x C		**	n.s.	***	**	***

Prova B1 - tab. 6. Caratteristiche anatomiche delle foglie di ligustro in rapporto al regime idrico ed al ciclo di coltivazione.

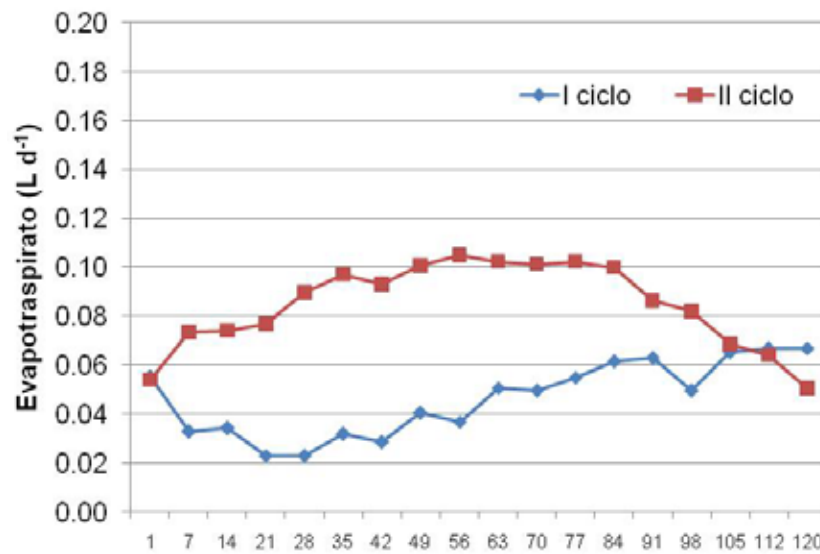
Regime idrico	Ciclo	Stomi		Spessore foglia		
		Densità (n. mm ⁻²)	Lunghezza (μm)	Totale (μm)	Palizzata (μm)	Lacunoso (μm)
R100%	I	386	2.53	707 a	286 a	344 a
R75%	I	378	2.52	337 d	71 cd	202 c
R50%	I	313	2.83	459 bc	103 c	252 bc
R25%	I	397	2.50	412 c	100 c	218 bc
R100%	II	261	3.04	433 bc	86 cd	332 a
R75%	II	264	2.84	163 f	65 d	64 e
R50%	II	234	3.03	225 e	59 d	127 d
R25%	II	272	297	487 b	144 b	283 ab
R100%		324	2.78	570 a	186 a	338 a
R75%		321	2.68	250 d	68 c	133 d
R50%		273	2.93	342 c	81 c	189 c
R25%		335	2.73	450 b	122 b	251 b
	I	368 a	2.59 b	479 a	140 a	254 a
	II	258 b	2.91 a	327 b	89 b	201 b
Regime idrico (R)		n.s.	n.s.	***	***	***
Ciclo (C)		***	***	***	***	**
R x C		n.s.	n.s.	***	**	***



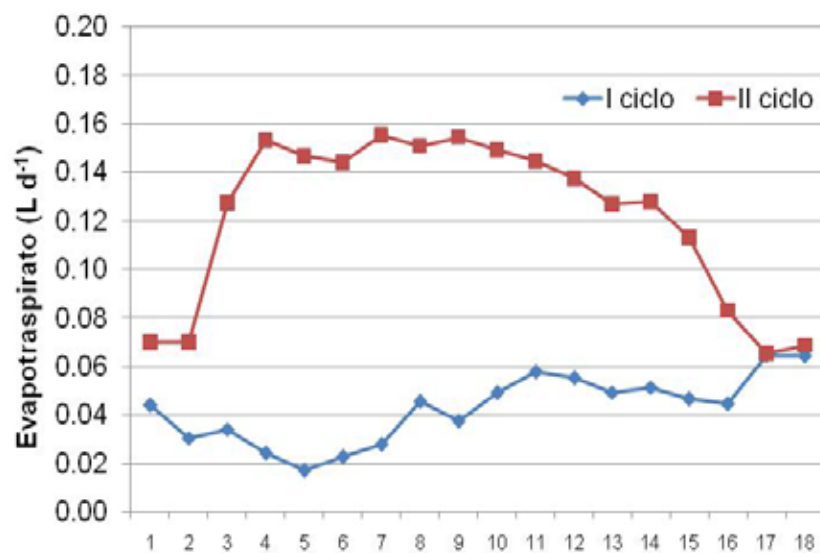
Prova B1 - fig. 1. Andamento decadico medio della temperatura (°C) e dell'umidità relativa (%) giornaliera, nel corso dei due cicli di coltivazione.



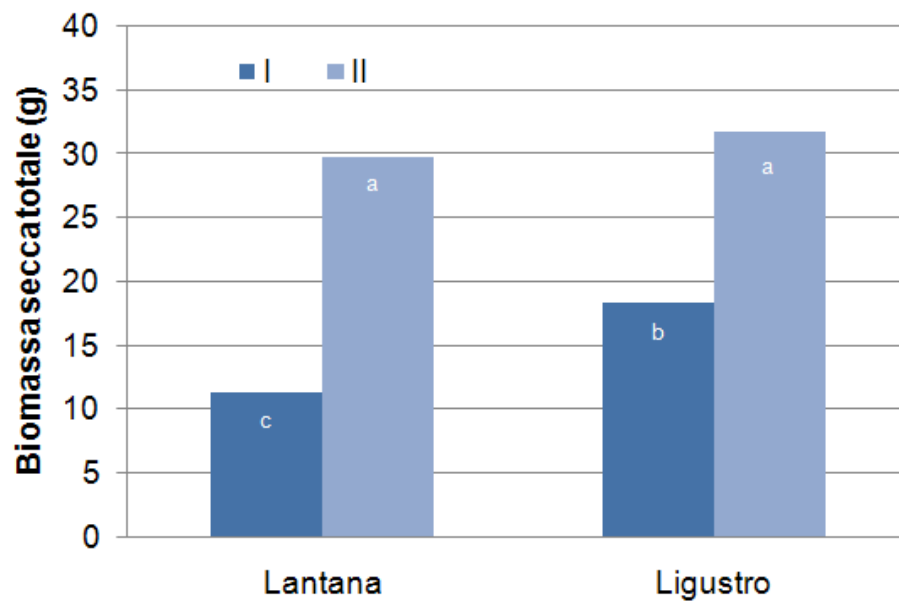
Prova B1 - fig. 2. Andamento decadico medio della radiazione globale giornaliera (MJ m⁻²), nel corso dei due cicli di coltivazione.



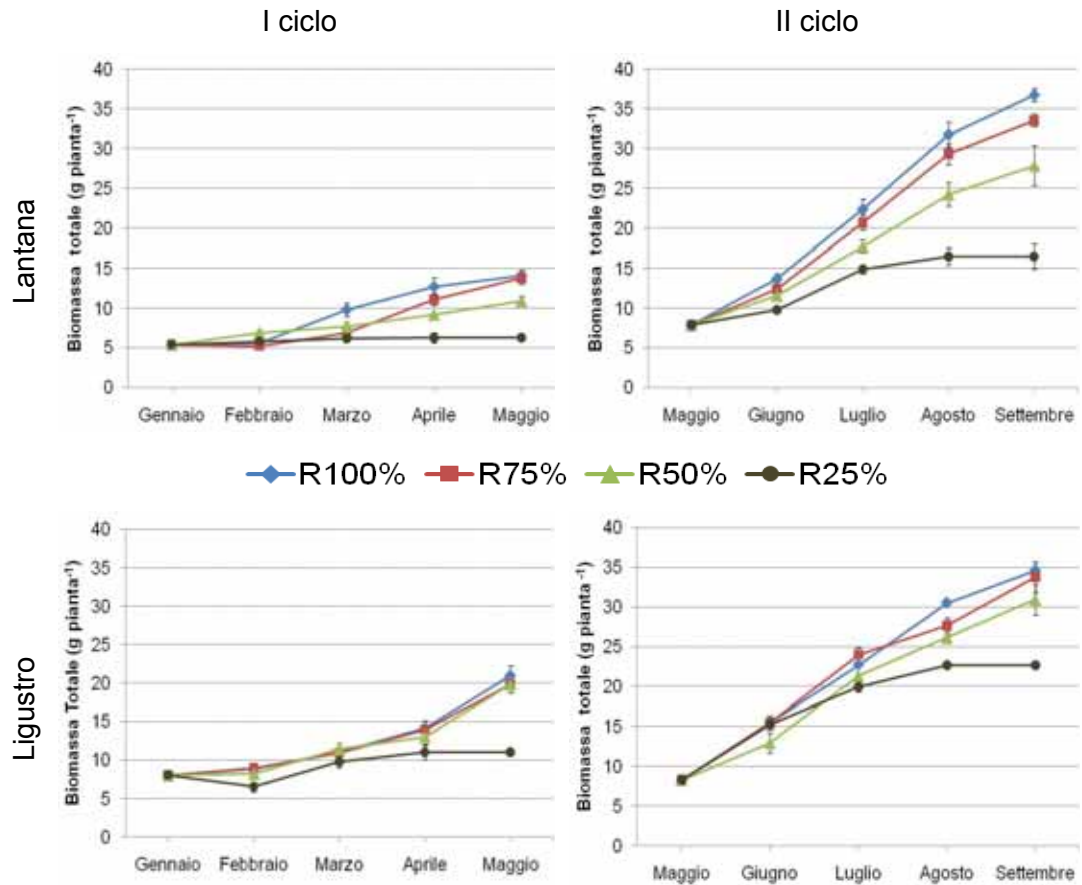
Prova B1 - fig. 3. Variazioni dell'evapotraspirato giornaliero per pianta (L d⁻¹), con riferimento al testimone, in ligustro.



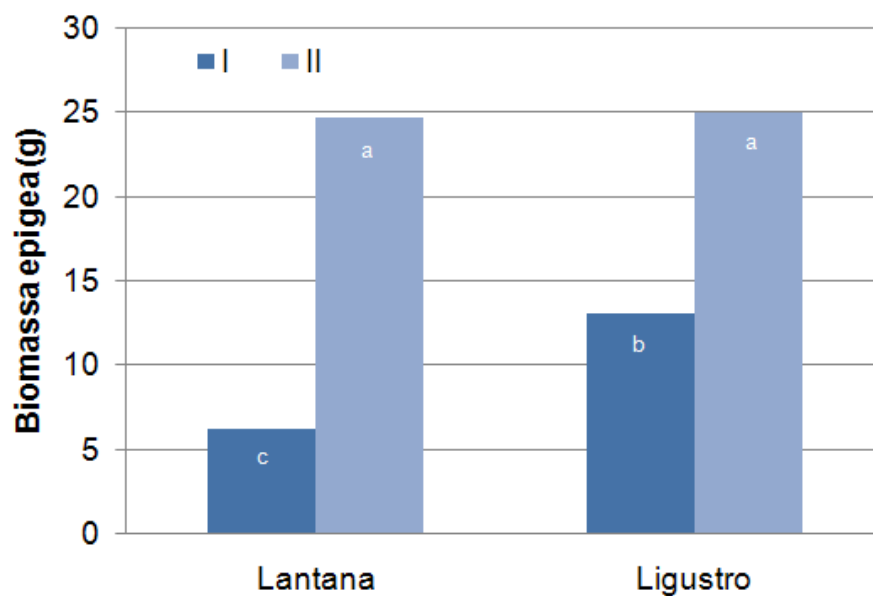
Prova B1 - fig. 4. Variazioni dell'evapotraspirato giornaliero per pianta (L d⁻¹), con riferimento al testimone, in lantana.



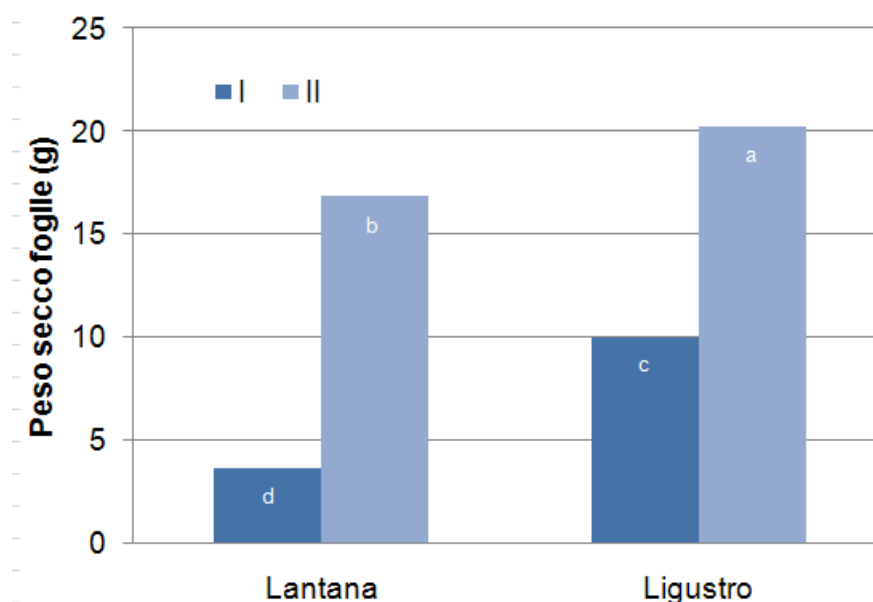
Prova B1 - fig. 5. Biomassa secca totale della pianta (g), in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



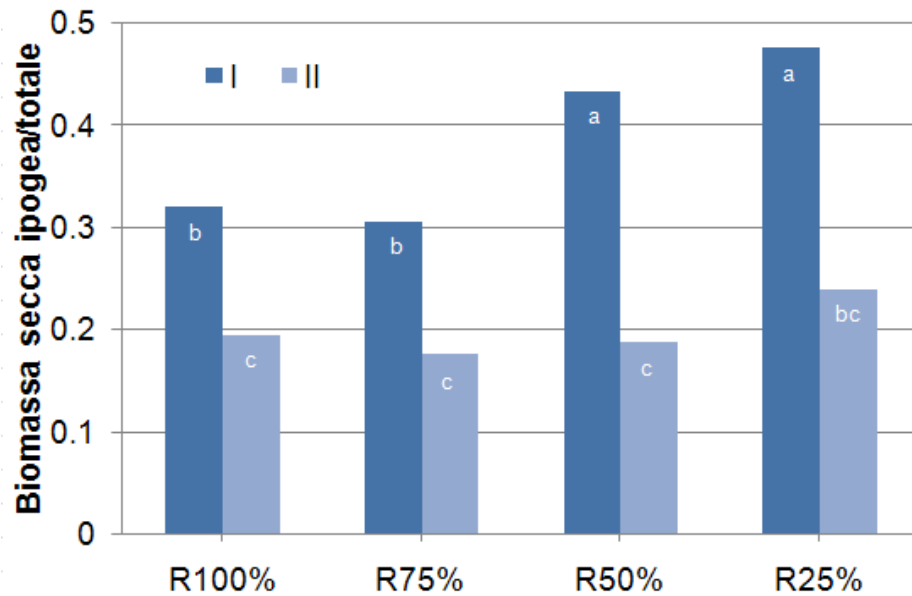
Prova B1 - fig. 6. Variazioni della biomassa secca totale della pianta (g), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



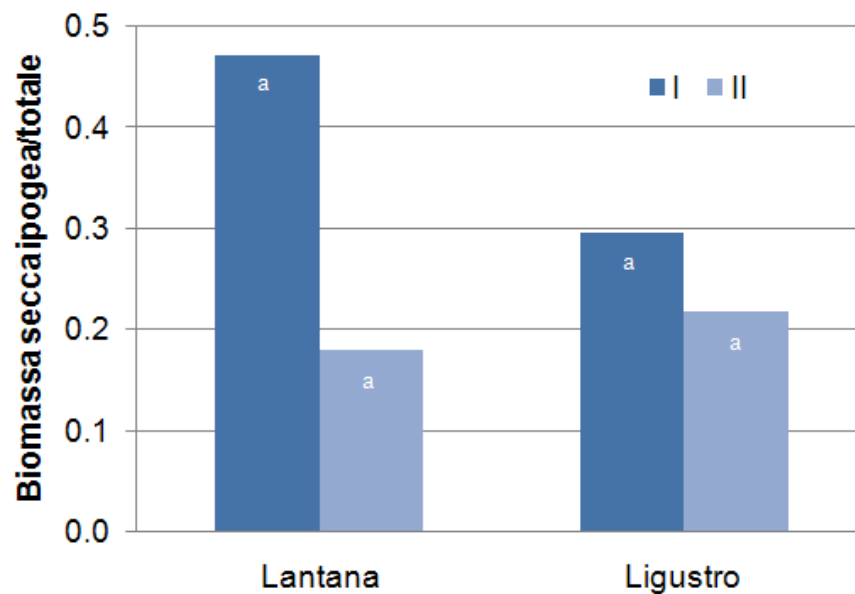
Prova B1 - fig. 7. Biomassa secca della porzione epigea della pianta (g), in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



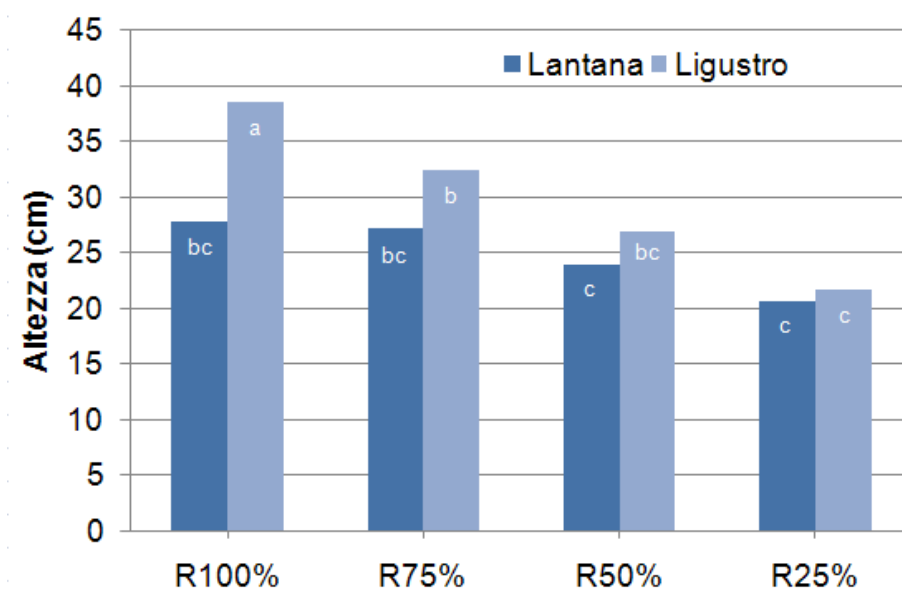
Prova B1 - fig. 8. Biomassa secca delle foglie della pianta (g), in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



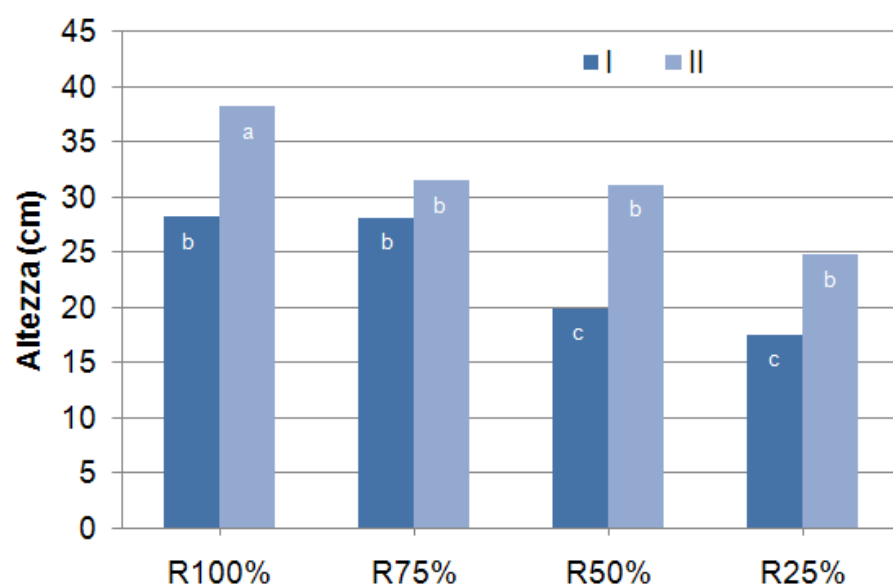
Prova B1 - fig. 9. Rapporto in peso tra biomassa secca ipogea e biomassa secca totale, in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



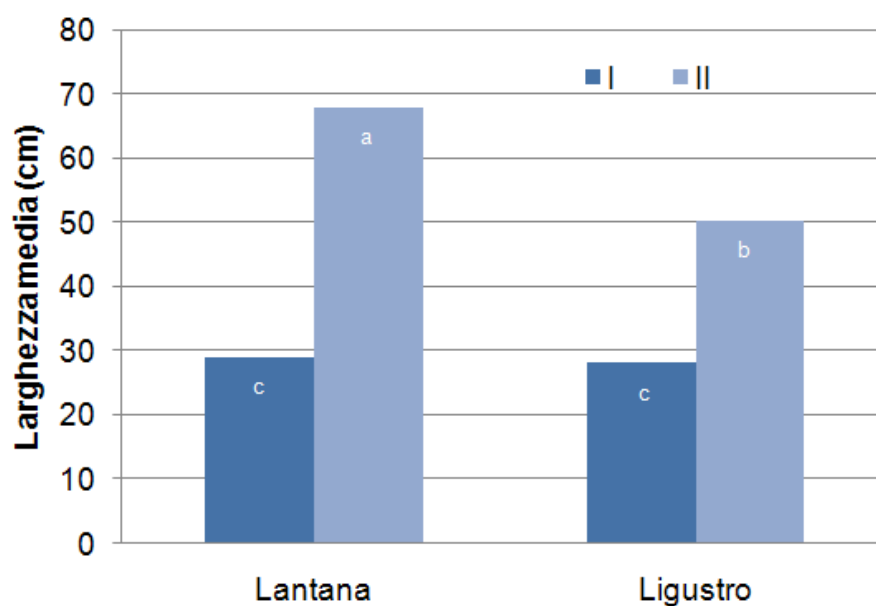
Prova B1 - fig. 10. Rapporto in peso tra biomassa secca ipogea e biomassa secca totale, in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



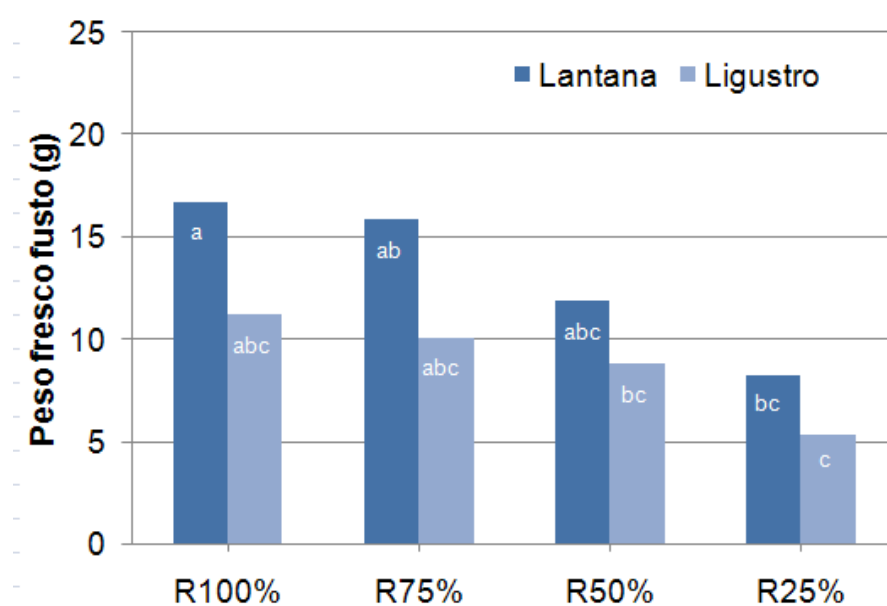
Prova B1 - fig. 11. Statura della pianta (cm) in funzione del regime idrico e della specie.



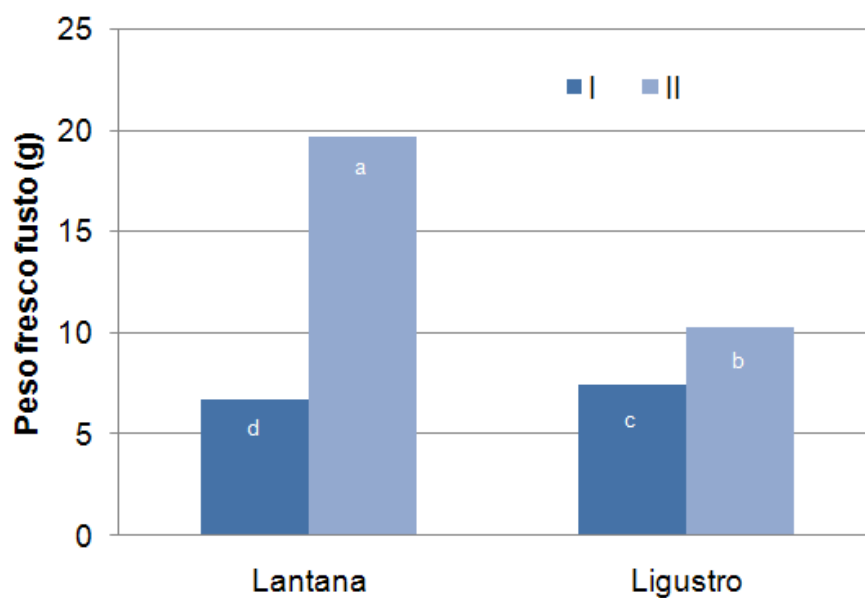
Prova B1 - fig. 12. Statura della pianta (cm) in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



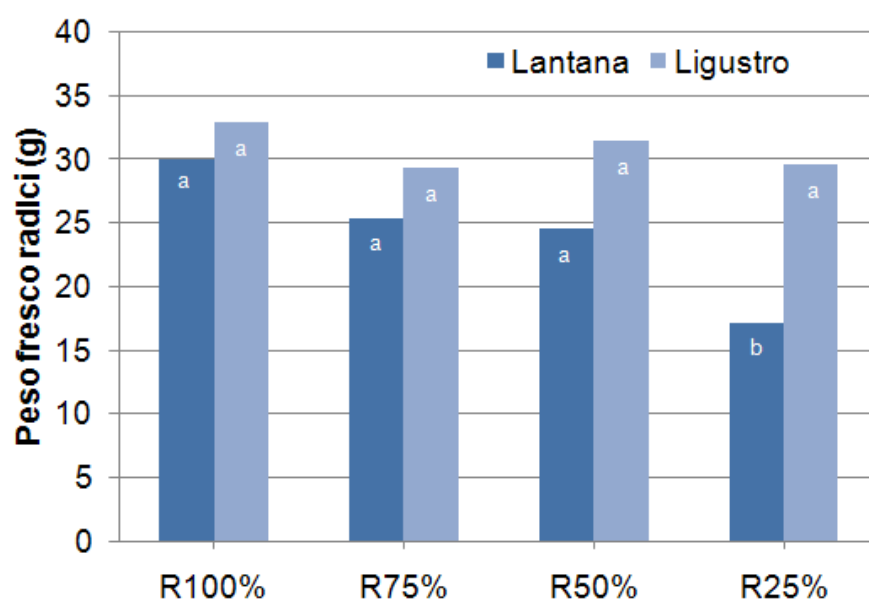
Prova B1 - fig. 13. Larghezza media della chioma (cm) in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



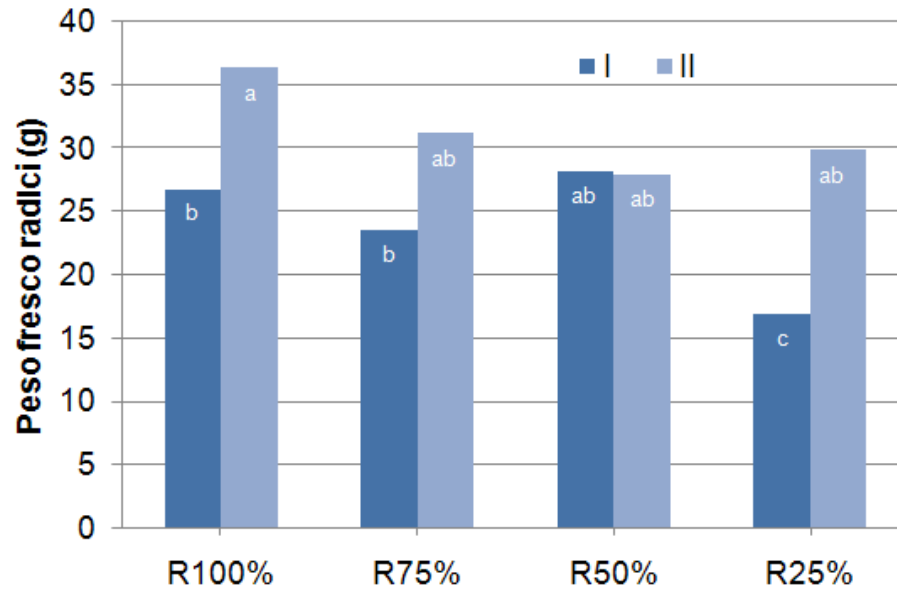
Prova B1 - fig. 14. Peso fresco del fusto (g) in funzione del regime idrico e della specie.



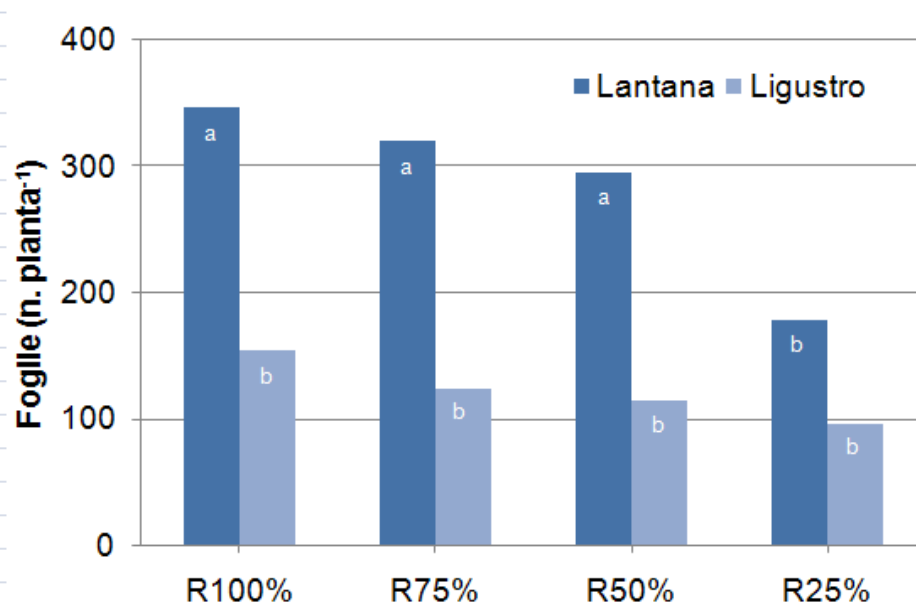
Prova B1 - fig. 15. Peso fresco del fusto (g) in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



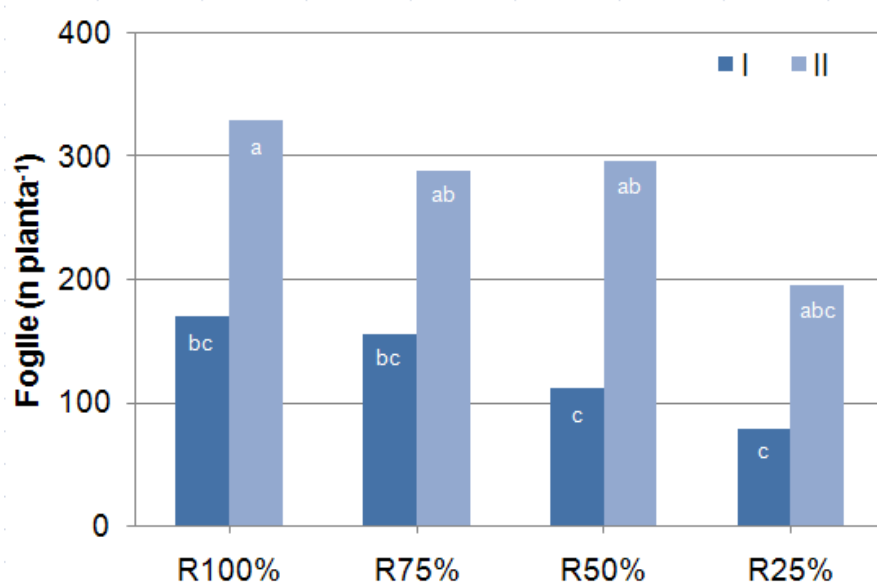
Prova B1 - fig. 16. Peso fresco delle radici (g) in funzione del regime idrico e della specie.



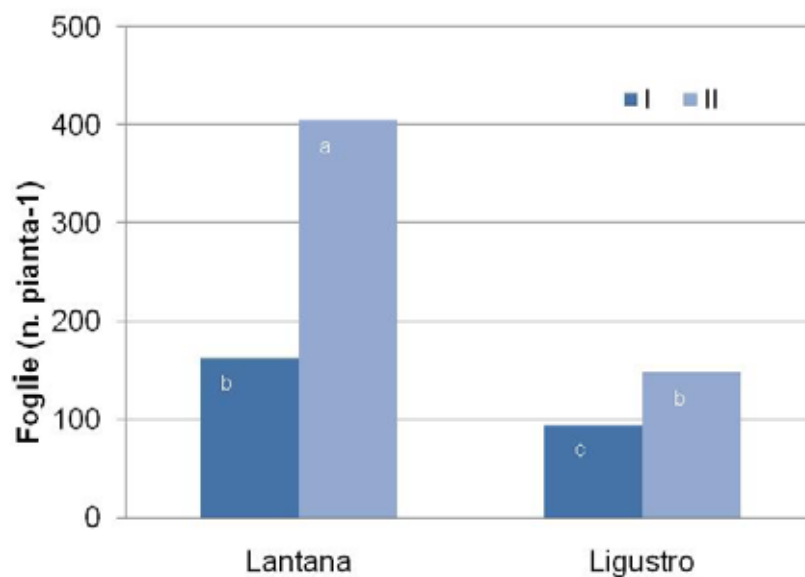
Prova B1 - fig. 17. Peso fresco delle radici (g) in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



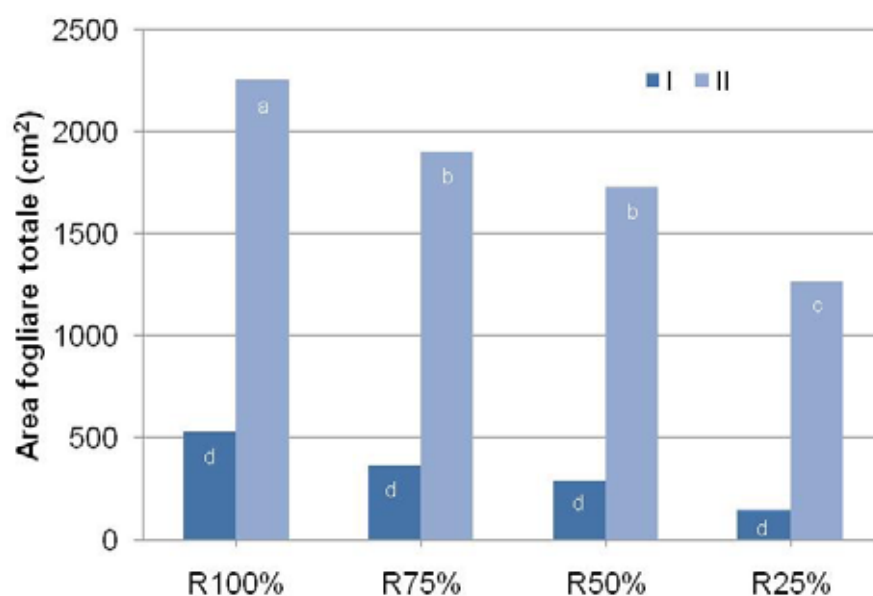
Prova B1 - fig. 18. Numero di foglie per pianta in funzione del regime idrico e della specie.



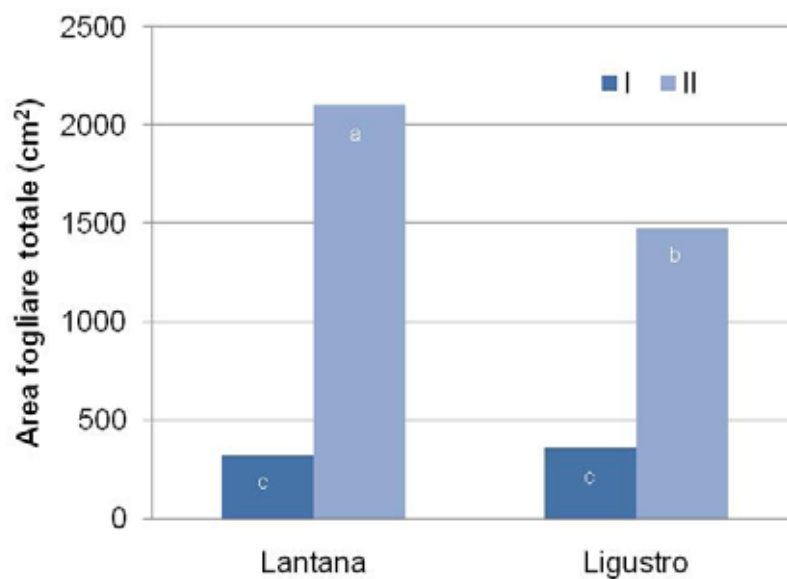
Prova B1 - fig. 19. Numero di foglie per pianta in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



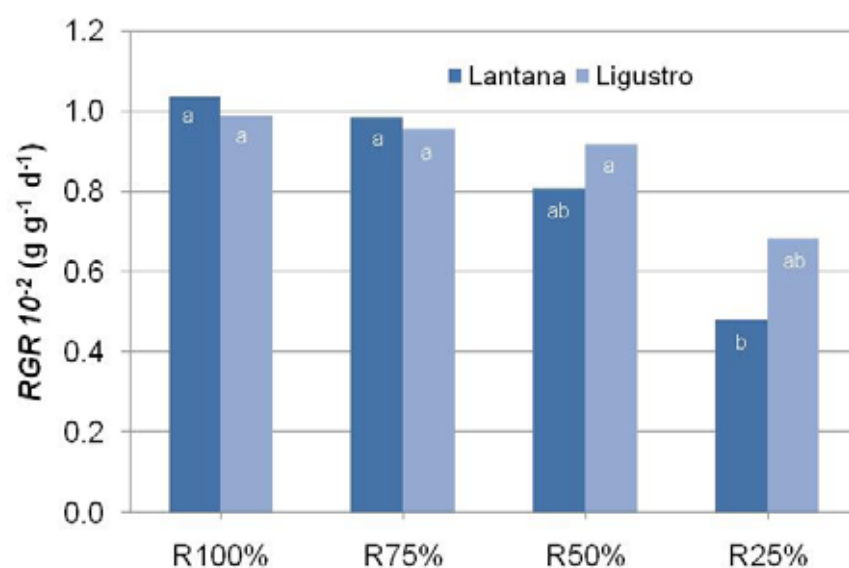
Prova B1 - fig. 20. Numero di foglie per pianta in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



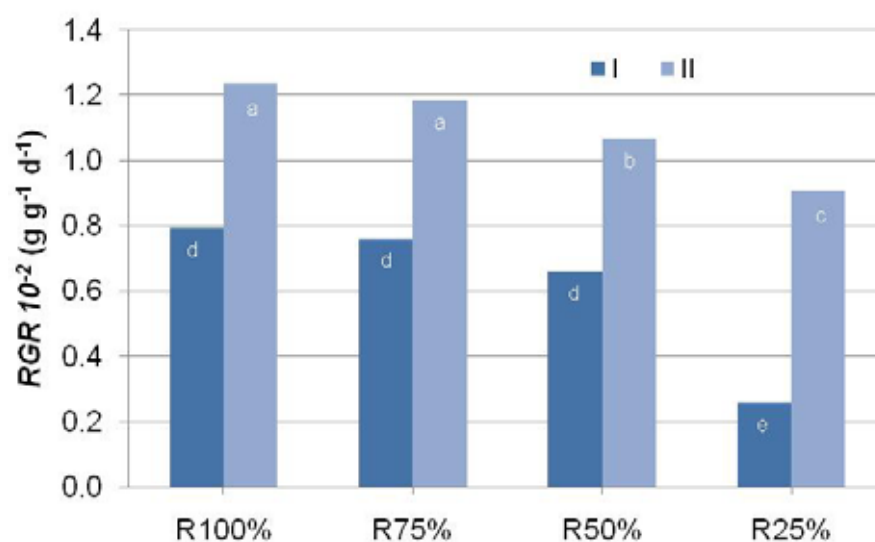
Prova B1 - fig. 21. Area fogliare della pianta (cm²) in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



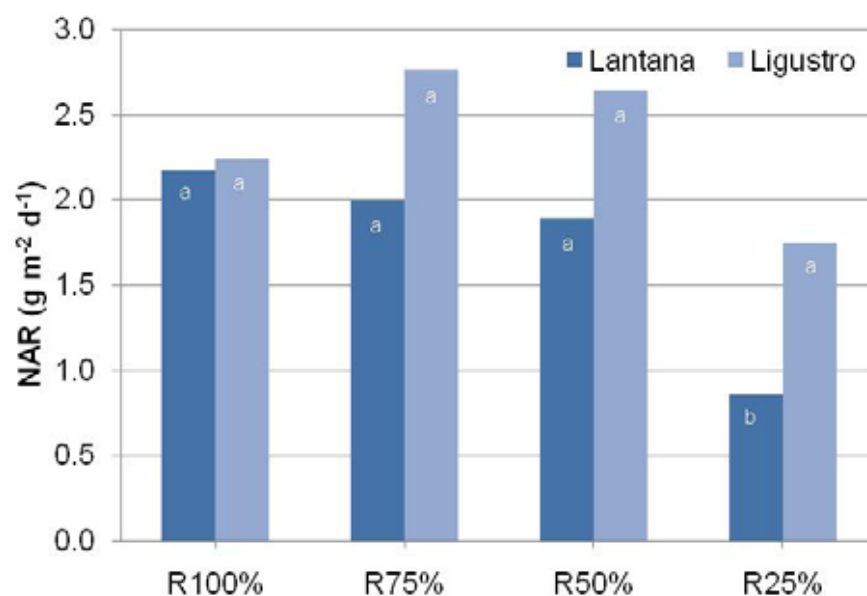
Prova B1 - fig. 22. Area fogliare della pianta (cm²) in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



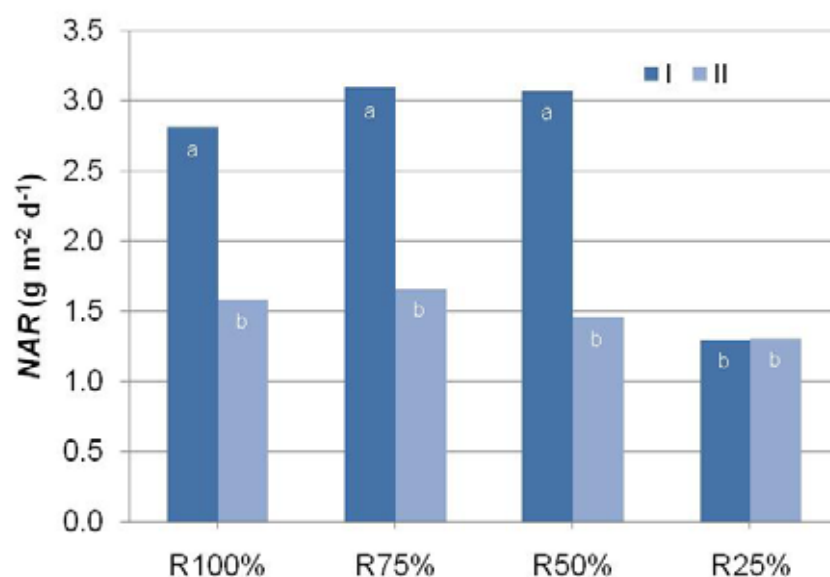
Prova B1 - fig. 23. *Relative Growth Rate* in funzione del regime idrico e della specie.



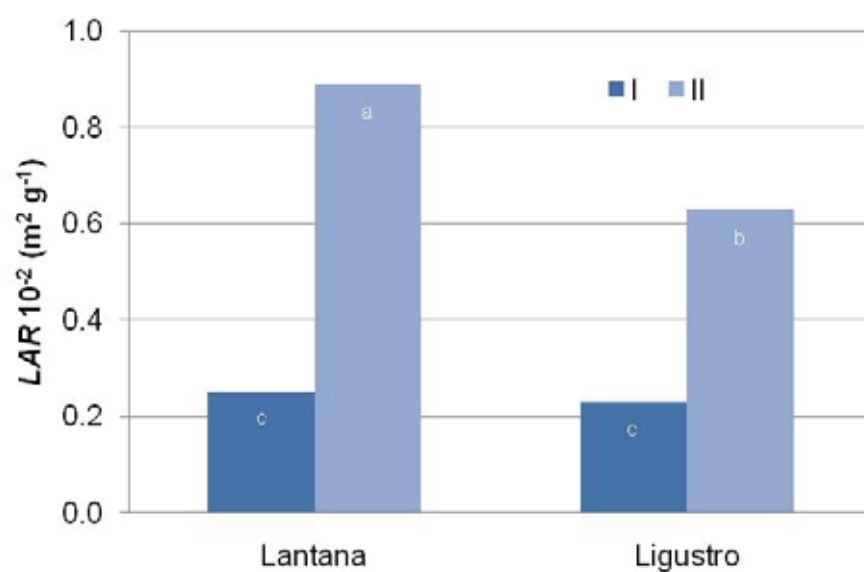
Prova B1 - fig. 24. *Relative Growth Rate* in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



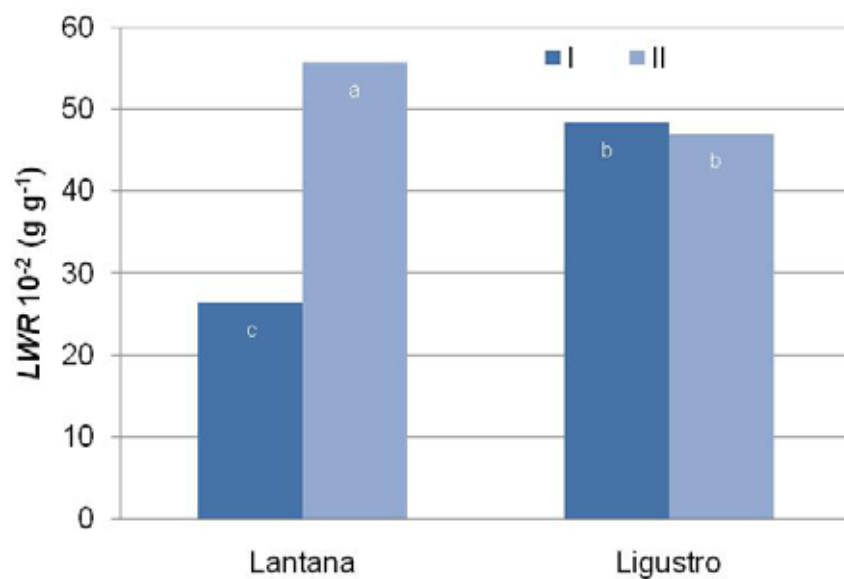
Prova B1 - fig. 25. *Net Assimilate Rate* in funzione del regime idrico e della specie.



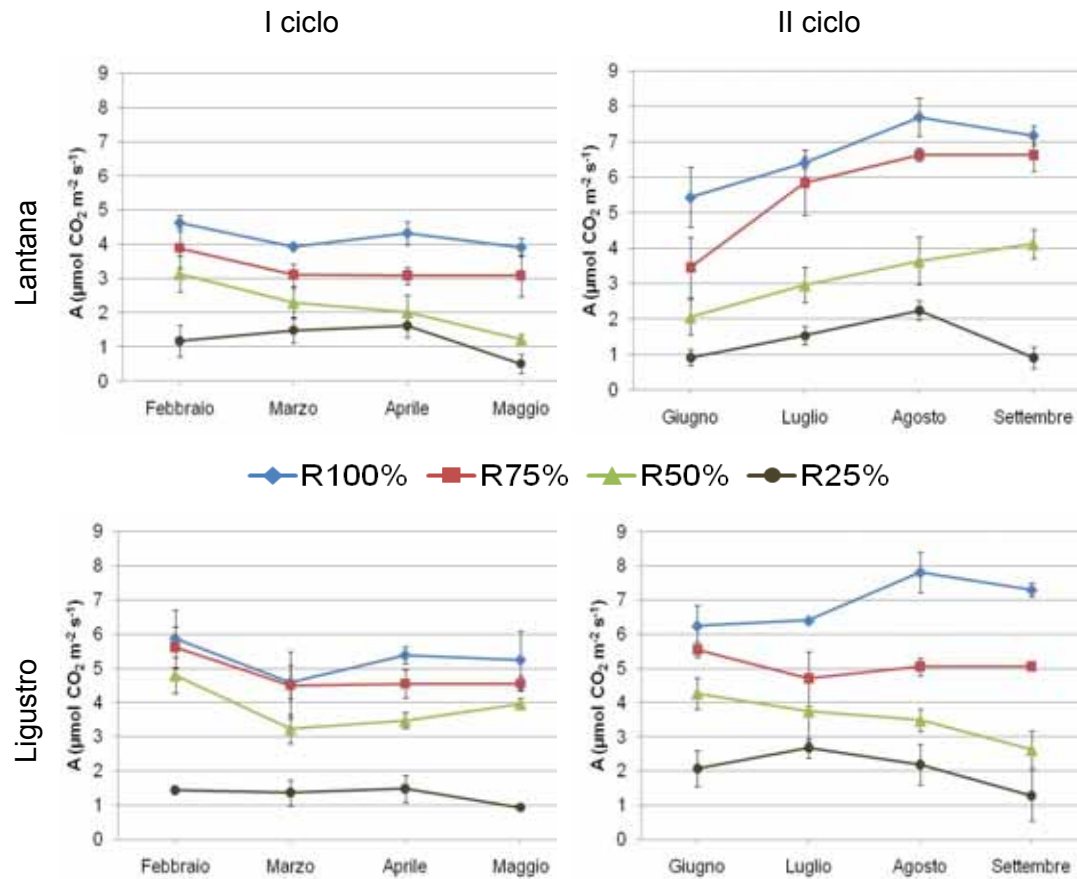
Prova B1 - fig. 26. *Net Assimilate Rate* in funzione del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



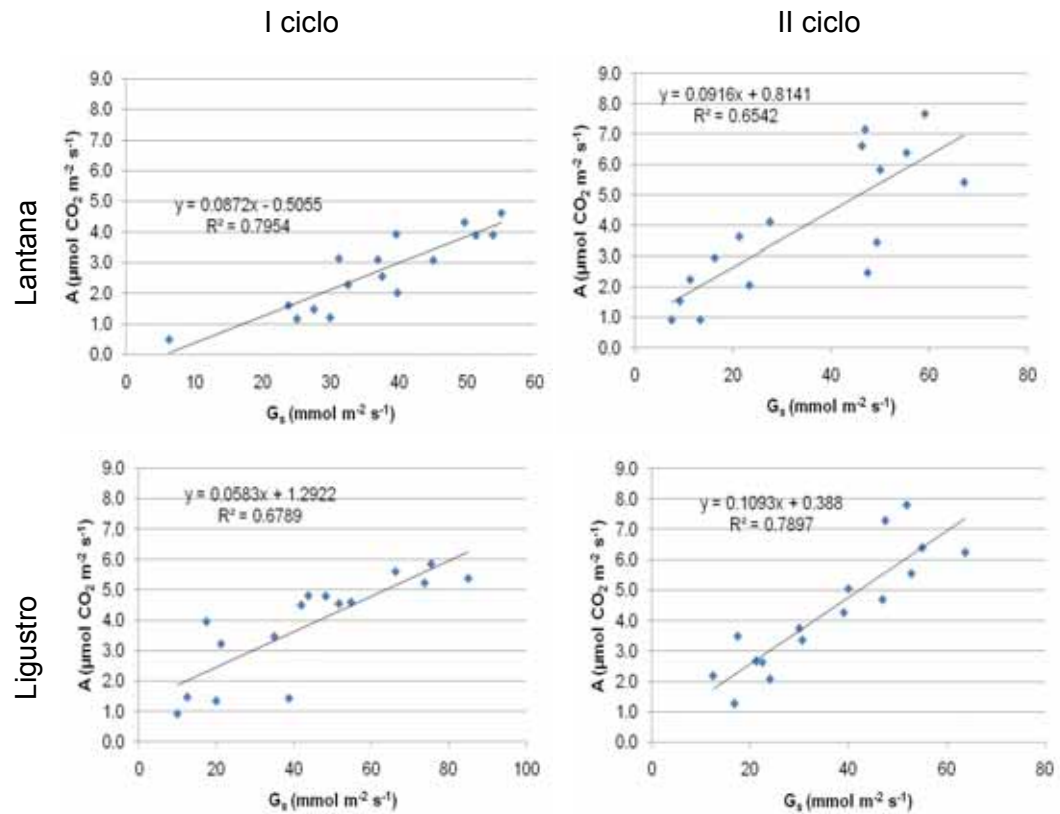
Prova B1 - fig. 27. *Leaf Area Ratio* in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



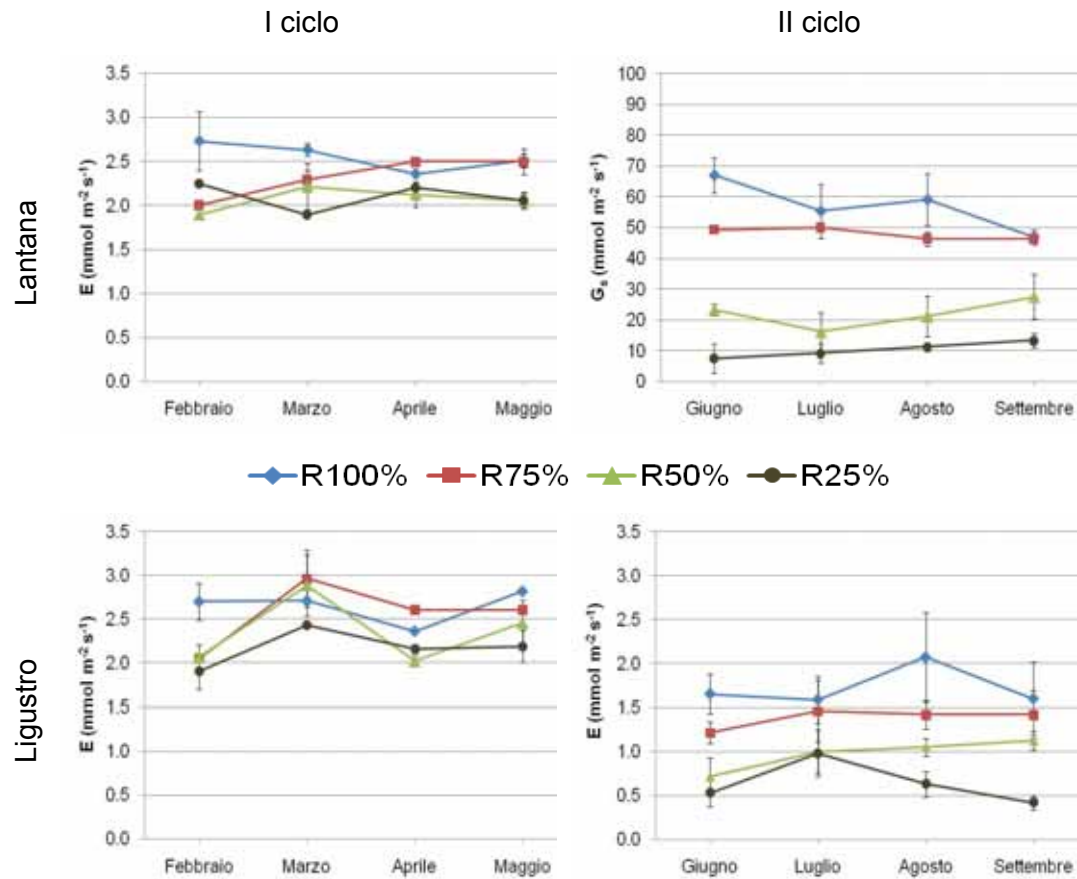
Prova B1 - fig. 28. *Leaf Weight Ratio* in funzione della specie e del ciclo di coltivazione.



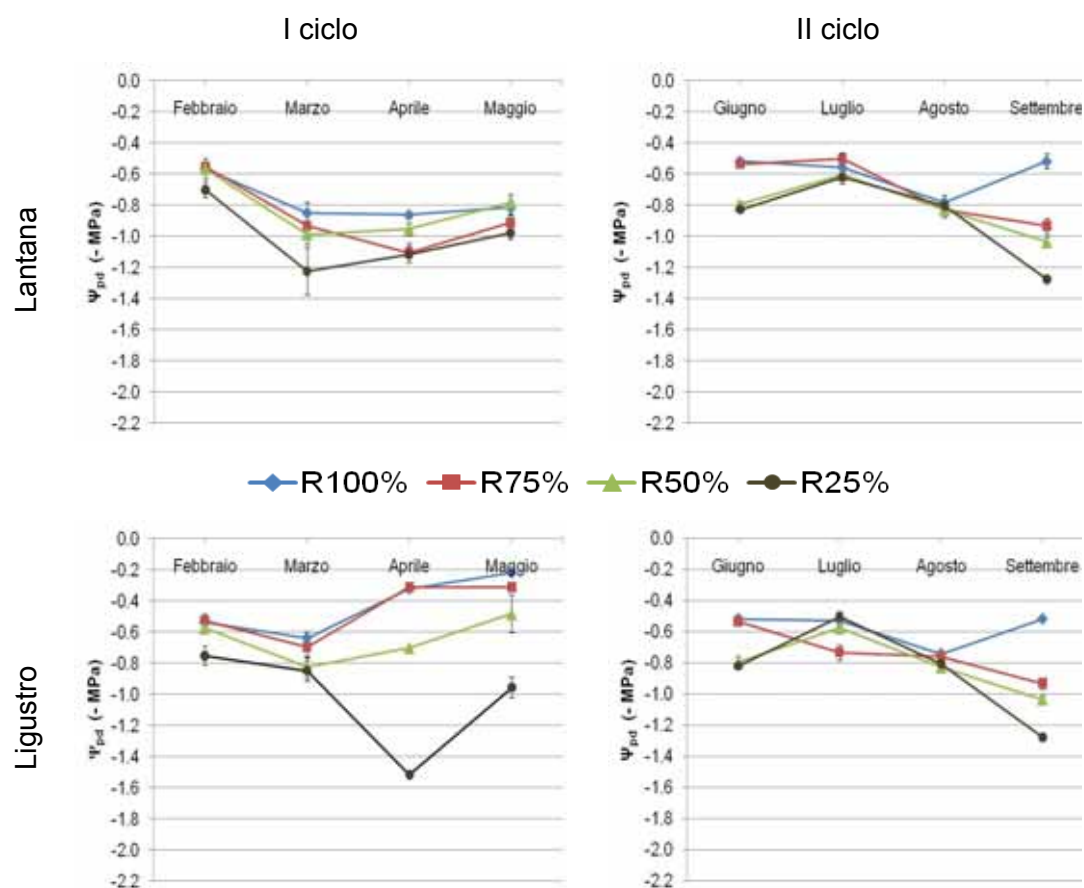
Prova B1 - fig. 29. Variazioni della fotosintesi netta (A) nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



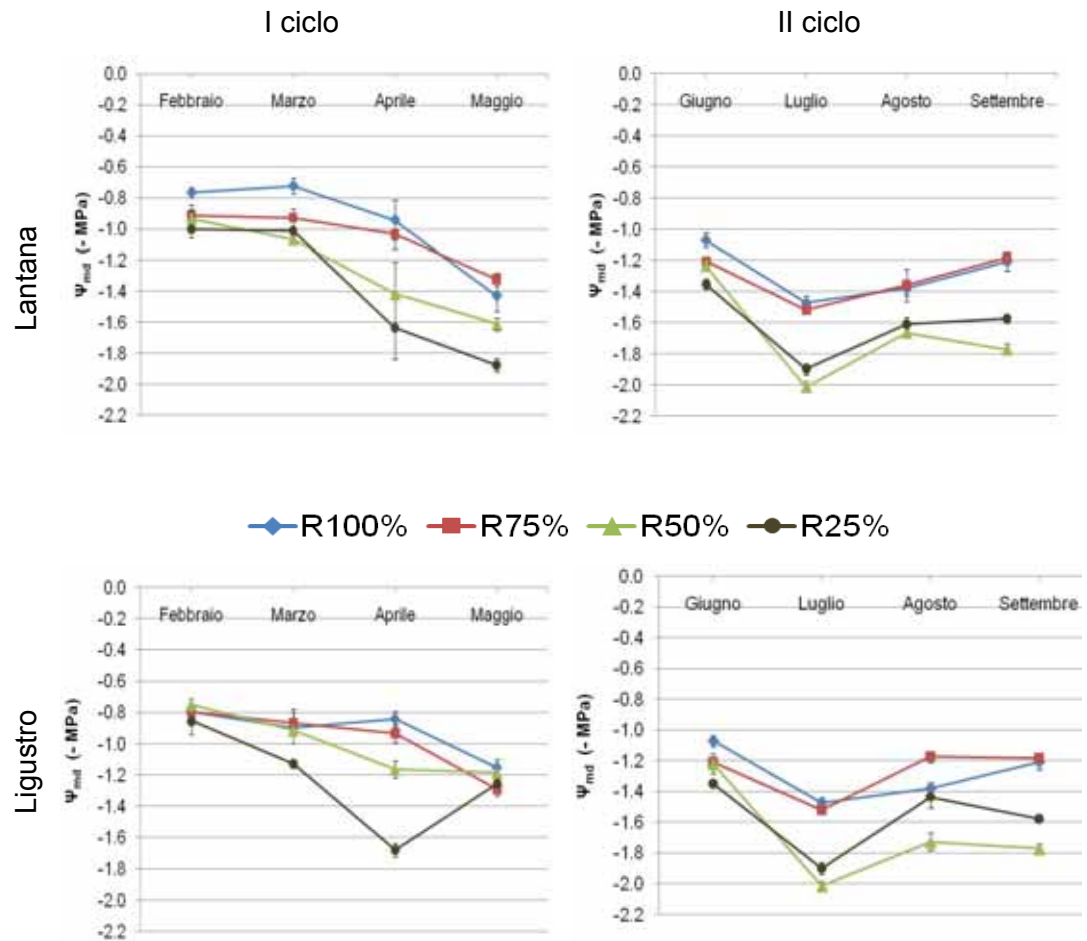
Prova B1 - fig. 30. Correlazione tra fotosintesi netta (A) e conduttanza stomatica (G_s), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie (df = 14).



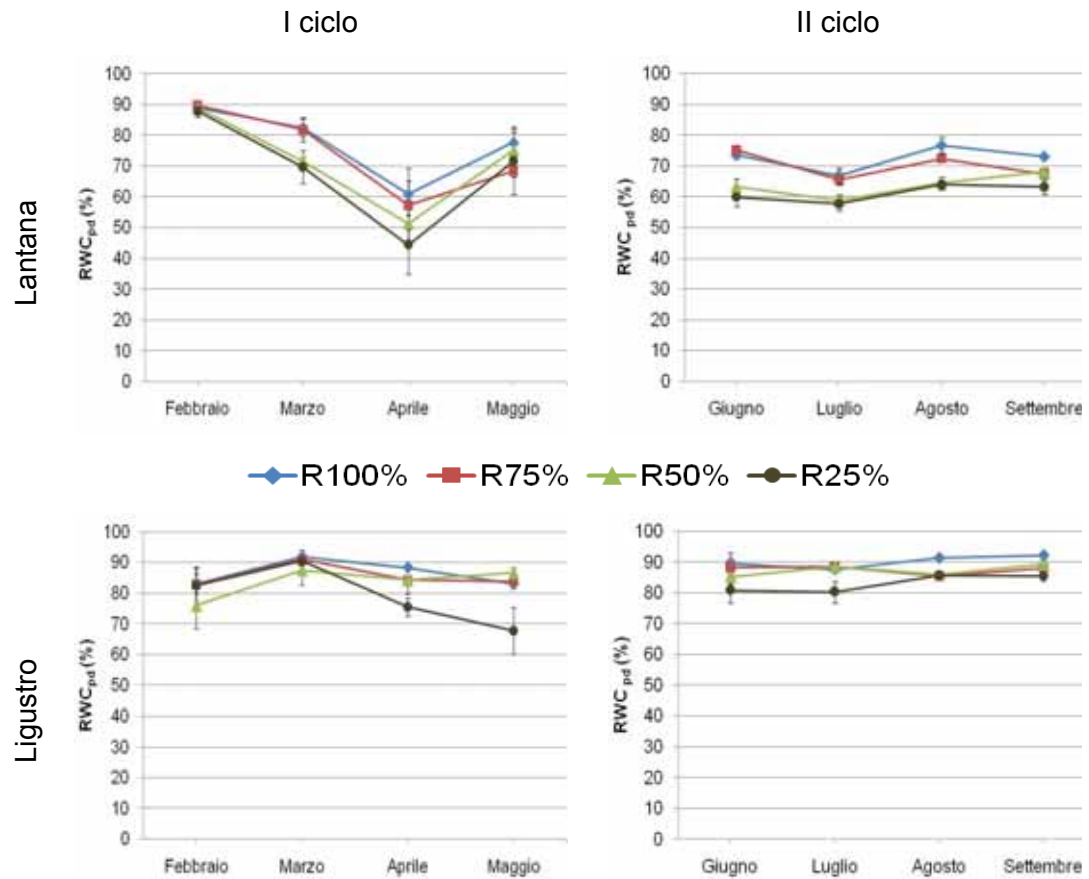
Prova B1 - fig. 31. Variazioni della traspirazione (E) nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



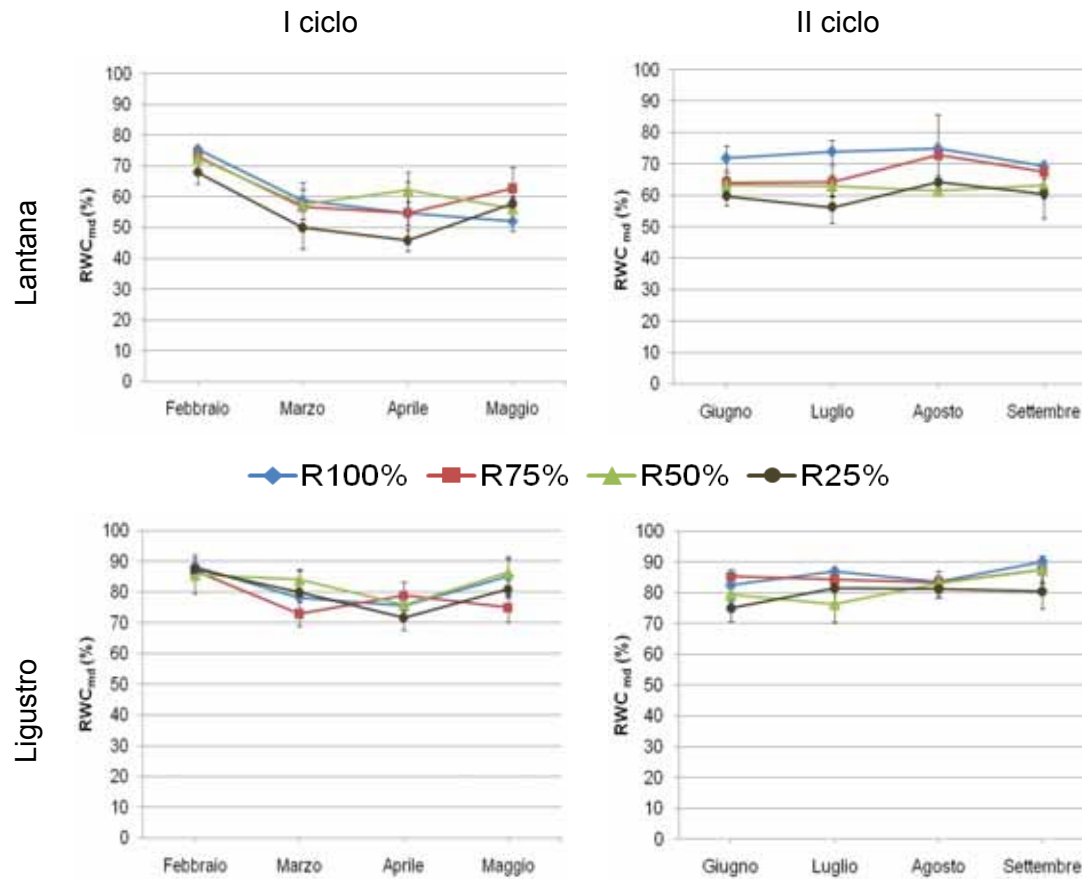
Prova B1 - fig. 32. Variazioni del potenziale idrico prima dell'alba (Ψ_{pd}), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



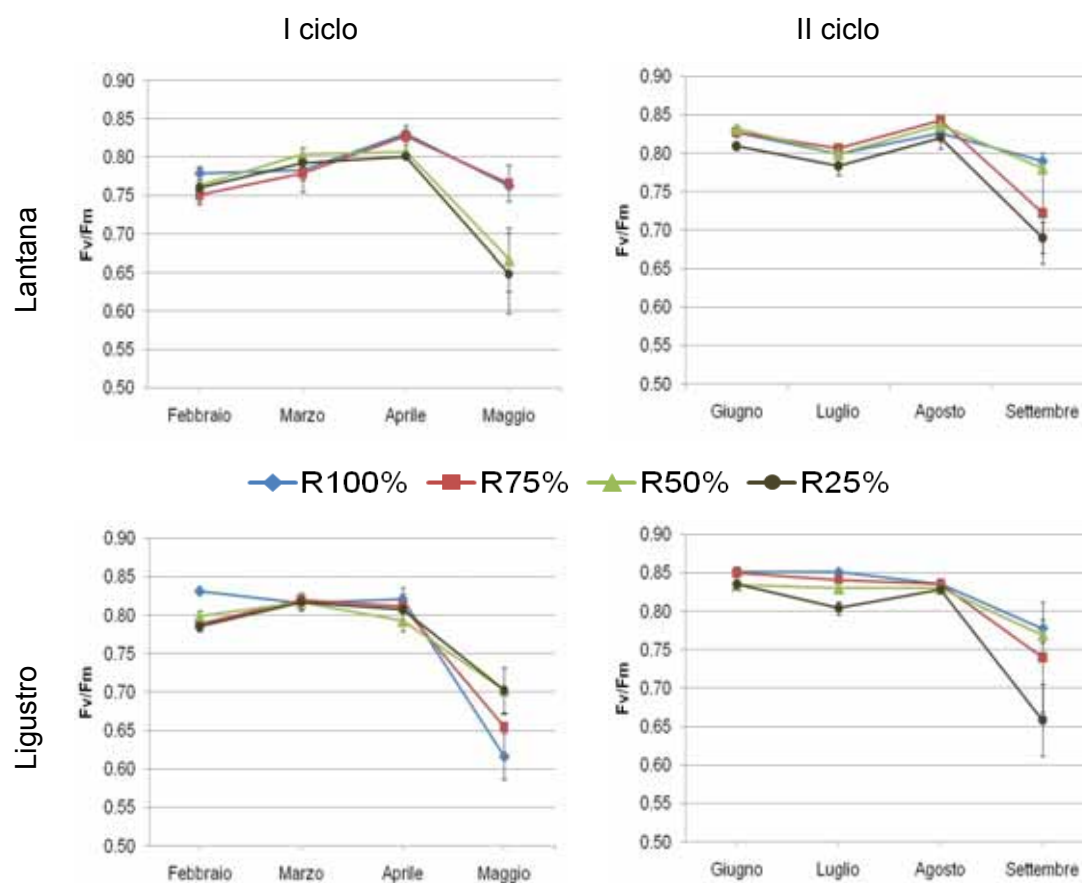
Prova B1 - fig. 33. Variazioni del potenziale idrico a mezzogiorno (Ψ_{md}), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



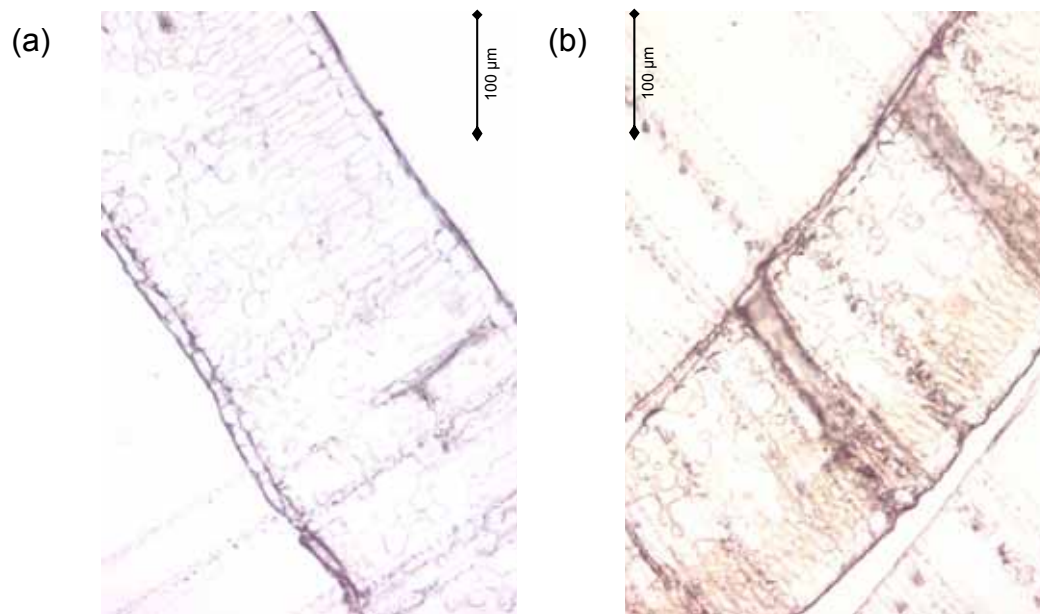
Prova B1 - fig. 34. Variazioni del *Relative Water Content* prima dell'alba (RWC_{pd}), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



Prova B1 - fig. 35. Variazioni del *Relative Water Content* a mezzogiorno (RWC_{md}), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



Prova B1 - fig. 36. Variazioni dell'efficienza massima apparente del PSII (Fv/Fm), nel corso dei 2 cicli, in funzione della specie, del regime idrico e del ciclo di coltivazione.



Prova B1 - foto 1. Caratteristiche anatomiche della foglia di lantana R25% (a) e di ligustro R25% (b).

7.2.3. Prova B2: risposta di poligala e viburno a differenziati contenuti idrici volumetrici nel substrato.

7.2.3.1 Materiali e metodi

La prova è stata condotta nel 2010, in serra, e ha riguardato due arbusti ornamentali: poligala (*Polygala myrtifolia* L.) e viburno (*Viburnum tinus* L. var. *lucidum*).

Il confronto ha riguardato, per entrambe le specie, 4 regimi idrici, realizzati attraverso un sistema di gestione completamente automatizzato e basato sull'impiego di sensori dielettrici EC 5TE della Decagon Device in grado di determinare il contenuto volumetrico di acqua nel substrato (WS). L'impiego delle sonde è stato preceduto dalla calibrazione delle stesse attraverso la determinazione del reale contenuto in acqua in campioni di substrato posti in stufa termo ventilata a 70°C fino al raggiungimento del peso costante (W cal.). In figura 1 viene riportata la curva di calibrazione dei sensori.

L'irrigazione, programmata due volte al giorno (h 7.00 e h 18.00), è stata attivata quando il contenuto dell'acqua scendeva al di sotto dei valori soglia prefissati e pari al 10% (WC10%), 20% (WC20%), 30% (WC30%) e 40%, (testimone) del volume del substrato. Gli stessi valori soglia sono stati adottati per determinare la interruzione dell'intervento irriguo.

La prova, iniziata il 15 luglio, ha avuto una durata complessiva di 100 giorni. La coltivazione delle piante è stata realizzata in vaso; in ciascun contenitore erano presenti 3.3 litri di substrato, costituito per il 75% da sabbia, per il 18% da limo e per il 7% da argilla. Nella tab. 1 è riportato il contenuto in elementi nutritivi.

Sono state impiegate piante il cui peso unitario, allo stato secco, era pari a g 53.7 per poligala e a g 109.5 per viburno.

È stato adottato un disegno sperimentale fattoriale; ciascuna tesi comprendeva 3 repliche di 20 piante ciascuna.

I rilievi morfo-biometrici e fisiologici, effettuati al termine della coltivazione, nonché gli indici calcolati, sono stati identici a quelli riportati nella prova B1, alla quale pertanto si rimanda.

Per meglio comprendere le relazioni tra il livello di stress idrico e la risposta delle piante sono state inoltre calcolate le funzioni in grado di descrivere l'andamento delle stesse e i relativi livelli di significatività.

Tutti i dati acquisiti sono stati sottoposti all'analisi della varianza. Nelle tabelle è riportata, di ciascun parametro, la significatività degli effetti principali e delle interazioni; a lettere diverse corrispondono differenze significative secondo il test di Student-Newman-Keuls per $P \leq 0.05$. Nei grafici vengono riportate le medie $\pm$ errore standard.

7.2.3.2 Risultati e discussione

In premessa ai risultati occorre rilevare che le variazioni della temperatura e della Conducibilità Elettrica (CE), registrate nel substrato nella media dell'intero periodo della prova, sono apparse, in rapporto agli interventi irrigui, piuttosto modeste (tabb. 2, 3). Nel complesso differenze di rilievo sono state riscontrate, solamente per la CE, in poligala sottoposta al regime idrico W10% (tab. 3).

Nelle figure 2 e 3 vengono riportati gli andamenti del contenuto volumetrico in acqua del substrato, in funzione degli apporti, per poligala e viburno. Emerge chiaramente che gli scostamenti rispetto ai valori prefissati sono stati molto contenuti, a conferma della buona rispondenza del sistema di gestione dell'irrigazione utilizzato.

Con riferimento ai dati dei parametri climatici rilevati nel corso del ciclo colturale, la temperatura media giornaliera ha manifestato un andamento progressivamente decrescente, con valori massimi di 30°C circa nel mese di luglio e minimi di 20°C del mese di ottobre (fig. 4). Per contro l'umidità relativa è aumentata con il progredire del ciclo, fino a raggiungere valori medi intorno all' 80% nel mese di ottobre (fig. 4). L'andamento della radiazione totale giornaliera, nel corso del ciclo di coltivazione, ha subito variazioni abbastanza modeste essendo risultata compresa tra 11 e 14 MJ m⁻² (fig. 5).

La produzione della biomassa secca e la ripartizione della stessa tra i vari organi della pianta hanno fatto registrare, in rapporto alle specie e allo stress idrico, differenze in molti casi significative; il comportamento delle due specie al variare della quantità di acqua nel substrato è stato inoltre, in taluni casi, piuttosto diverso (tab. 5).

La retta di regressione tra disponibilità idrica per la pianta e la relativa produzione complessiva di biomassa secca è stata significativa e positiva per entrambe le specie, ma la pendenza, in funzione dello stress idrico, è stata maggiore per poligala (fig. 6). Quest'ultima, pertanto, ha accusato un maggior decremento, all'aumentare dello stress idrico, del peso secco della pianta rispetto a viburno.

Le differenze di cui sopra sono in larga parte riconducibili alla biomassa secca epigea, per la quale le differenze in rapporto ai fattori allo studio sono state abbastanza simili a quelle riscontrate per l'intera pianta (fig. 7). Andamento del tutto sovrapponibile a quello della biomassa secca epigea si è altresì avuto per la biomassa secca delle foglie (fig. 8), a ulteriore conferma che i maggiori effetti dello stress idrico si manifestano sulla porzione epigea e in particolare sull'apparato fotosintetizzante (Nayyar e Gupta, 2006).

Le due specie hanno manifestato, per effetto della riduzione degli apporti di acqua, una differente ripartizione tra biomassa ipogea e biomassa totale della pianta; in particolare mentre per la poligala i valori del rapporto ponderale tra le radici e l'intera pianta hanno mostrato un andamento decrescente all'aumentare dello stress idrico, in viburno le variazioni non sono apparse significative e i valori del rapporto di cui sopra sono stati, in tutte le condizioni sperimentate, assai simili (fig. 9). Questo risultato, pertanto, non coincide con ciò che è emerso nella precedente prova B1, ma conferma quanto riportato da diversi autori, i quali avendo osservato comportamenti tra specie arbustive spesso contrastanti, hanno ipotizzato che la risposta della pianta, in termini di ripartizione della biomassa tra la porzione epigea e quella ipogea, per effetto dello stress idrico, possa variare considerevolmente in rapporto al genotipo (Bañon, 2004).

Anche per i parametri morfo-biometrici sono state riscontrate differenze altamente significative (tab. 5).

L'altezza delle piante, il peso fresco del fusto, il peso fresco delle foglie e il peso fresco delle radici, in entrambe le specie, si sono ridotti progressivamente via via che l'intensità dello stress idrico si è accresciuta (figg. 11, 12, 13, 14). L'entità dei decrementi per effetto della riduzione degli apporti di acqua sono state, tuttavia, notevolmente diverse tra le due specie in rapporto al parametro considerato. In particolare mentre per l'altezza della pianta tali decrementi sono stati

pressoché uguali in poligala e in viburno (fig. 10), per il peso fresco del fusto le variazioni più rilevanti sono state riscontrate in quest'ultimo (fig. 11), e, di contro, per il peso fresco delle foglie e delle radici in poligala (fig. 12, 13).

Un comportamento differente tra le due specie, in funzione degli apporti di acqua nel substrato, è stato rilevato anche per quanto concerne il rapporto tra la lunghezza delle radici e il peso secco delle stesse (fig. 14). Con riferimento a poligala, in particolare, all'intensificarsi dello stress idrico si è osservato un progressivo aumento del valore di detto rapporto; da ciò si evince chiaramente la rilevante modificazione morfologica subita dalle radici stesse, le quali sono diventate sempre più sottili via via che le risorse idriche nel substrato si sono ridotte. Si tratta, come già rilevato in precedenza, di un meccanismo di adattamento a bassi livelli di potenziale osmotico nel substrato, in quanto consente alla pianta di incrementare la sua capacità di esplorazione del substrato (Ehleringer e Mooney, 1983). In viburno le variazioni di detto rapporto per effetto delle condizioni di stress idrico sono apparse invece notevolmente differenti da quelle di poligala; l'andamento, curvilineo, è, infatti, meglio interpretato da una funzione quadratica (fig. 14). Trova riscontro pertanto quanto già constatato per questa specie, circa le scarse modificazioni delle caratteristiche dell'apparato radicale della stessa, per effetto dei differenti apporti idrici.

Come rilevato nella precedente prova B1 e confermato da diversi autori (Monneveux *et al.*, 1996), gli stress idrici hanno determinato modificazioni assai importanti anche a carico dell'apparato fotosintetizzante (tab. 6).

Il numero di foglie per pianta e l'area fogliare sono stati positivamente influenzati dal contenuto volumetrico di acqua nel substrato (figg. 15, 16); le variazioni sono state più marcate in poligala e ciò probabilmente è, almeno in parte, riconducibile all'elevatissimo numero di foglie che caratterizza questa specie.

Lo *Specific Leaf Area* è apparso positivamente correlato con la quantità di acqua del substrato e l'andamento è stato analogo per entrambe le specie allo studio (fig. 17). A parità di peso, pertanto, la superficie delle foglie delle piante sia di poligala che di viburno, sottoposte a stress idrico, si è ridotta, e ciò come meccanismo di adattamento, utile per contenere le perdite di acqua derivanti dal processo di traspirazione (Ruiz-Sánchez *et al.*, 1997).

Le differenze nel contenuto in clorofilla, in rapporto al regime idrico, sebbene significative sono apparse in entrambe le specie piuttosto contenute; i valori dell'indice SPAD, in ambedue gli arbusti, si sono lievemente ridotti passando dalla condizione WC10% a quella WC40% (fig. 18). Questo risultato non concorda, tuttavia, con quanto riscontrato da altri autori che, viceversa, affermano che le piante maggiormente stressate presentano una minore quantità di clorofilla (Yang *et al.*, 2006).

Elevati livelli di significatività sono stati riscontrati, per gli indici di crescita, con riferimento sia ai fattori allo studio che agli effetti di interazione tra questi ultimi (tab. 7).

Il *Relative Growth Rate* è risultato positivamente correlato con gli apporti di acqua nel substrato, ma gli incrementi sono stati differenti a seconda della specie (fig. 19); in particolare la poligala ha manifestato variazioni maggiori di quelle di viburno; quest'ultimo, ancorché abbia fatto registrare valori mediamente più bassi di poligala, è stato meno influenzato dal regime idrico e soprattutto ha accusato, per effetto della carenza d'acqua, riduzioni del ritmo di crescita inferiori a quest'ultima.

Il *Net Assimilate Rate* (NAR) è apparso, in poligala, positivamente e significativamente correlato con la disponibilità di acqua nel substrato, mentre in viburno questa relazione non si è evidenziata (fig. 20). Un risultato opposto si è avuto per il *Leaf Area Ratio* (LAR), che non ha fatto registrare differenze, in funzione del contenuto volumetrico di acqua nel substrato, in poligala, per la quale i valori sono stati costantemente di poco superiori a $0.60 \cdot 10^{-2} \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, mentre in viburno si è assistito a un progressivo incremento di questo indice, passando da $0.14 \cdot 10^{-2} \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ per la tesi più stressata a $0.19 \cdot 10^{-2} \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ per il testimone (fig. 21).

Il *Leaf Weight Ratio* (LWR) ha manifestato andamento opposto nelle due specie: in particolare nelle piante di poligala la correlazione tra questo indice e il contenuto volumetrico in acqua del substrato è stata positiva, mentre in quelle di viburno è risultata negativa (fig. 22).

Le caratteristiche anatomiche delle foglie sono apparse assai differenti in rapporto alle specie (foto 1), mentre i regimi idrici non sempre hanno determinato modificazioni ad essi chiaramente riconducibili.

In poligala, la disponibilità di acqua nel substrato ha influenzato in misura limitata le caratteristiche anatomiche delle foglie (tab. 8); l'effetto più evidente si è avuto sulle dimensioni longitudinali degli stomi che si sono ridotte all'intensificarsi dello stress idrico. Lo spessore delle foglie è diminuito solo in corrispondenza della tesi WC30% e tale variazione è stata causata principalmente dalle modificazioni verificatesi a carico del tessuto lacunoso (tab. 8). Per il viburno le conseguenze del regime idrico sulle caratteristiche anatomiche delle foglie sono state maggiori e hanno comportato, rispetto al testimone, una riduzione, in tutti i casi, della densità stomatica, una minore lunghezza degli stomi per la tesi WC10%, un progressivo aumento dello spessore della foglia, almeno fino a un contenuto volumetrico in acqua del substrato del 20%; questo ultimo effetto, nel caso di viburno, è legato soprattutto al tessuto a palizzata (tab. 9).

Ai fini di una migliore comprensione dei risultati di cui sopra, è opportuno tuttavia ricordare che, secondo alcuni autori, le modificazioni anatomiche delle foglie espresse dai parametri indicati in precedenza, possono costituire, nel caso delle specie presenti in ambiente mediterraneo, un indicatore poco efficace dello stress idrico, a causa sia del diverso grado di espansione fogliare, sia della perdita, nella preparazione dei campioni, di una parte del volume occupato, nelle foglie delle piante stressate, dagli spazi intercellulari (Ennajeh *et al.*, 2010).

La fotosintesi netta ha fatto registrare, in rapporto ai regimi idrici, valori assai diversi nel corso del ciclo colturale: questi ultimi, in entrambe le specie, sono risultati costantemente sempre più bassi a mano a mano che il contenuto volumetrico in acqua del substrato è diminuito (fig. 23); le differenze tra i diversi trattamenti sono state particolarmente evidenti nelle fasi finali della prova, soprattutto in poligala. Le variazioni dell'attività fotosintetica di cui sopra sono in larga parte riconducibili alle modificazioni della conduttanza stomatica, come si evince dall'elevato grado di correlazione positiva tra questi due parametri (fig. 24). Il risultato conferma quanto riscontrato al riguardo da altri autori in specie arbustive diverse (Morales *et al.*, 2008).

Un andamento analogo a quello descritto per la fotosintesi netta si è riscontrato per la traspirazione, i cui valori, soprattutto per le tesi WC20% e WC10%, sono stati, sia in poligala che in viburno e in corrispondenza dell'intero ciclo colturale, notevolmente inferiori rispetto a quelli del testimone (fig. 25).

Il potenziale idrico misurato prima dell'alba è apparso un parametro molto efficace per evidenziare il differente grado di stress idrico cui le piante di poligala e viburno, in rapporto alla più o meno intensa riduzione della disponibilità di acqua nel substrato, sono andate incontro nel corso della prova (fig. 26). Per entrambe le specie, infatti, i valori del potenziale idrico sono risultati assai bassi in presenza di un contenuto volumetrico del substrato intorno al 10%, ma le differenze, rispetto al testimone, sono state nettamente inferiori per viburno rispetto a poligala, il che conferma la minore tolleranza di quest'ultima alla carenza di acqua (Mugnai, 2004). I valori del potenziale idrico prima dell'alba, infatti, per poligala sono stati, per tutta la durata del ciclo, compresi tra -1.0 e -0.5 MPa nelle piante testimoni e tra -2.0 e -1.5 MPa per quelle della tesi WC10%, laddove per viburno sono stati rilevati valori superiori a -0.5 MPa nelle piante testimoni e intorno a -1.0 MPa per quelle della tesi WC10%. Anche se la quantificazione della gravità dello stress idrico basata sui valori di potenziale idrico delle foglie è ritenuta molto approssimativa e condizionata dalla specie e dalle condizioni di crescita, sulla base dei dati di cui sopra ne consegue che, mentre le piante di viburno della tesi WC10% possono essere considerate al limite della condizione di stress lieve, per quelle di poligala WC10% ci troviamo invece in presenza di uno stress che va considerato moderato-tendenzialmente grave. Comunemente, infatti, si ritiene che a valori del potenziale idrico compresi tra 0 e -1MPa corrisponda uno stress lieve, tra -1 e -2 MPa moderato e inferiori a -2 MPa grave (Lawlor, 1983).

Come atteso, il potenziale idrico fogliare misurato a mezzogiorno si è ridotto per effetto del processo traspirativo (fig. 27). Le differenze tra i fattori allo studio sono stati meno evidenti rispetto a quelle rilevate all'alba, ma hanno confermato la maggiore ampiezza, in rapporto ai regimi idrici, delle variazioni dei valori dell'indice in poligala rispetto a viburno.

L'andamento del *Relative Water Content* rilevato prima dell'alba (RWC_{pd}) e a mezzogiorno (RWC_{md}), non è apparso influenzato in misura apprezzabile dalla diversa disponibilità di acqua nelle piante di viburno, mentre in quelle di poligala delle tesi WC20% e WC10% i valori di questo parametro sono risultati tendenzialmente più bassi (figg. 28, 29).

Nel complesso i dati relativi all'efficienza massima apparente del PSII confermano le indicazioni emerse dall'esame degli altri parametri fisiologici con-

siderati. Le differenze in rapporto al regime idrico, infatti, sono risultate assai modeste nel viburno, per il quale valori lievemente inferiori rispetto al testimone si sono riscontrati solamente nelle piante della tesi WC10%, mentre sono state apprezzabilmente più elevate nella poligala, che ha accusato consistenti decrementi dell'indice in oggetto anche in presenza di un contenuto volumetrico di acqua nel substrato del 20% (fig. 30).

7.2.4 Conclusioni

Le ricerche, rivolte a studiare il comportamento di 4 arbusti ornamentali (lantana, ligustro, poligala e viburno) a condizioni differenziate di stress idrico, al fine di valutare la loro tolleranza nei confronti della scarsa disponibilità di acqua nel substrato e di individuare i meccanismi morfo-fisiologici che la sostengono, hanno reso possibile l'acquisizione di indicazioni significative, in ordine agli obiettivi indicati.

I risultati consentono di esprimere, in primo luogo, un giudizio largamente positivo sulla rispondenza delle suddette specie ad essere utilizzate, per le sistemazioni di spazi a verde, anche in quegli ambienti in cui le piante possono fare affidamento su risorse idriche assai limitate. Tutti gli arbusti ornamentali allo studio hanno, infatti, mostrato di poter resistere a stress idrici molti accentuati e di poter assicurare in queste condizioni un accrescimento, sia pure modesto, e il mantenimento di caratteristiche estetiche soddisfacenti.

Differenze apprezzabili sono emerse inoltre con riferimento alla capacità delle specie in esame di valorizzare l'acqua presente nel substrato, ancorché in quantità molto scarsa; sotto questo profilo dai confronti effettuati, che hanno riguardato lantana e ligustro nella prima prova e poligala e viburno nella seconda, è emerso che, nelle condizioni meno favorevoli di disponibilità idrica, i risultati migliori sono stati assicurati dal ligustro e dal viburno.

I negativi effetti degli stress idrici molto intensi sono apparsi ancor più accentuati in condizioni termiche sub-ottimali; emblematico al riguardo il comportamento di lantana, specie com'è noto piuttosto esigente nei confronti della temperatura, le cui piante hanno accusato, per tutti i parametri dell'accrescimento, decrementi particolarmente rilevanti allorché coltivate in pieno inverno e con apporti idrici assai limitati.

La tolleranza agli stress idrici è apparsa dipendere soprattutto dalla capacità delle piante di modificare alcune caratteristiche morfo-biometriche e fisiologiche. Con riferimento alle prime, un ruolo fondamentale hanno giocato l'apparato fotosintetizzante e quello radicale. In condizioni di scarsa disponibilità di acqua nel substrato, infatti, le specie meno tolleranti lo stress idrico, hanno messo in atto meccanismi di difesa basati essenzialmente sulla diminuzione delle dimensioni dell'apparato fotosintetizzante, attraverso una riduzione sia del numero di foglie presenti che della superficie media delle stesse; le specie apparse più tolleranti, viceversa, si sono principalmente affidate all'aumento delle dimensioni degli apparati radicali, ciò che ha consentito alla pianta di incrementare la sua capacità di esplorazione del substrato e di utilizzare meglio le risorse idriche presenti.

Modesti gli effetti esercitati dalla disponibilità di acqua sulle caratteristiche anatomiche delle foglie, almeno con riferimento ai parametri monitorati; questi ultimi, pertanto, almeno per le specie presenti in ambiente mediterraneo e come del resto sostenuto da diversi autori, non sembra siano in grado di esprimere in maniera efficace l'entità dello stress idrico.

Per quanto concerne i meccanismi fisiologici, la modificazione della conduttanza stomatica è apparsa la strategia principalmente impiegata per contenere le perdite di acqua, cui ovviamente ha fatto riscontro una corrispondente variazione dell'attività fotosintetica, come si evince dall'elevato grado di correlazione positiva tra questi due parametri fisiologici.

Prova B2 - tab. 1. Nutrienti presenti nel substrato.

Nutrienti	g/kg
Azoto totale (N)	6.0
Carbonio organico	69.9
Sostanza organica	120
Fosforo assimilabile (P ₂ O ₅)	116
Fosforo totale (P)	2414
Potassio scambiabile (K ₂ O)	359
Potassio totale (K)	11256

Prova B2 - tab. 2. Caratteristiche delle substrato in poligala in rapporto ai diversi regimi idrici nel corso della prova (medie±ES).

Regime idrico	Contenuto volumetrico (%)	Temperatura media (°C)	Conducibilità elettrica (dS m ⁻²)
WC40%	36.70±0.46	24.5±0.2	0.17±0.02
WC30%	28.31±0.22	23.9±0.2	0.28±0.03
WC20%	19.42±0.19	23.9±0.2	0.34±0.03
WC10%	10.57±0.21	24.0±0.2	0.68±0.05

Prova B2 - tab. 3. Caratteristiche delle substrato in viburno in rapporto ai diversi regimi idrici nel corso della prova (medie±ES)

Regime idrico	Contenuto volumetrico (%)	Temperatura media (°C)	Conducibilità elettrica (dS m ⁻²)
WC40%	40.37±0.19	24.2±0.3	0.66±0.02
WC30%	29.52±0.19	24.4±0.3	0.75±0.02
WC20%	21.98±0.14	24.6±0.2	0.73±0.03
WC10%	11.68±0.13	24.0±0.2	0.77±0.03

Prova B2 - tab. 4. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto alla biomassa secca della pianta.

	Regime idrico (R)	Specie (S)	R x S
Biomassa totale	***	**	**
Biomassa epigea	***	n.s.	*
Biomassa foglie	***	***	n.s.
Ipogea/totale	n.s.	***	**

Prova B2 - tab. 5. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto ai parametri morfo-biometrici della pianta.

	Regime idrico (R)	Specie (S)	R x S
Altezza	***	n.s.	n.s.
Peso fresco fusto	***	***	*
Peso fresco foglie	***	***	**
Peso fresco radici	***	***	***
Lunghezza radici	***	***	**

Prova B2 - tab. 6. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto ai parametri dell'apparato fotosintetico della pianta.

	Regime idrico (R)	Specie (S)	R x S
Foglie/pianta	***	***	***
Area fogliare totale	***	***	***
Specific Leaf Area	***	***	n.s.
Indice SPAD	**	***	n.s.

Prova B2 - tab. 7. Significatività degli effetti principali e delle interazioni in rapporto agli indici di crescita della pianta.

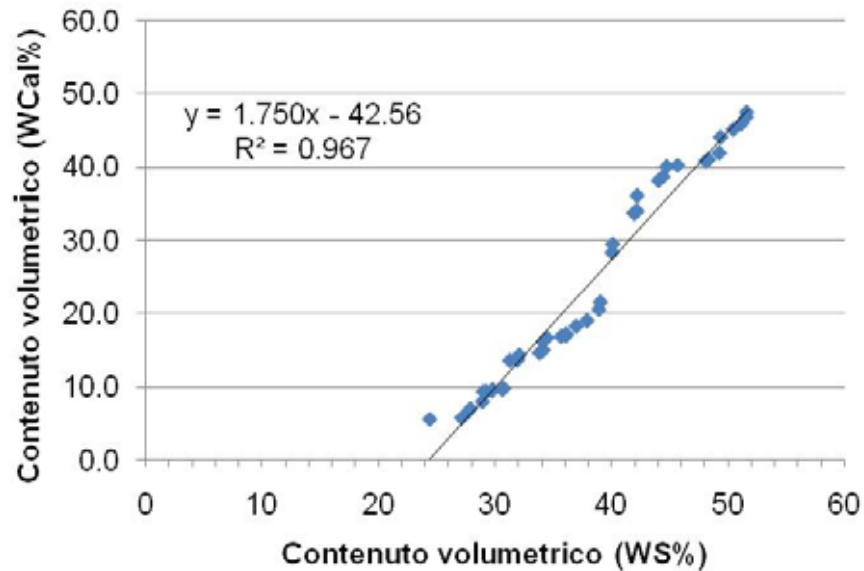
	Regime idrico (R)	Specie (S)	R x S
Relative Growth Rate (RGR)	***	***	**
Net Assimilation Rate (NAR)	**	***	n.s.
Leaf Area Ratio (LAR)	**	***	*
Leaf Weight Ratio (LWR)	*	***	***

Prova B2 - tab. 8. Caratteristiche anatomiche delle foglie di poligala in rapporto al regime idrico.

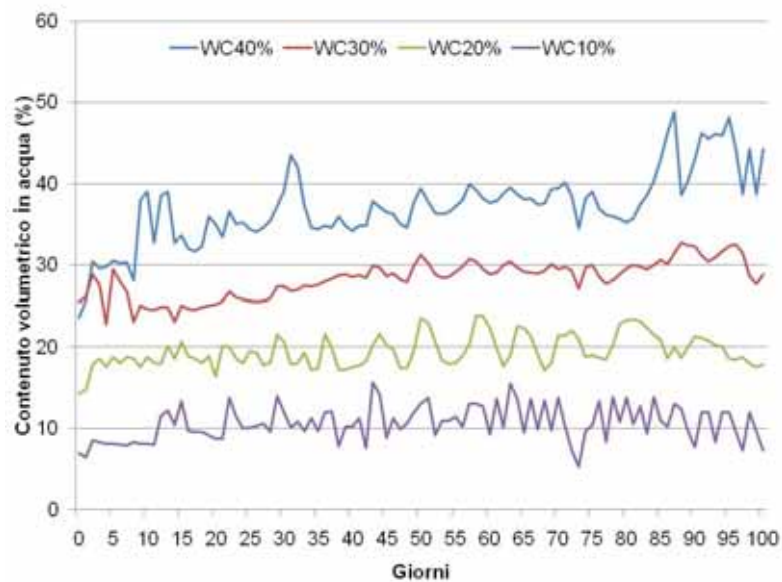
		<i>Stomi</i>		<i>Spessore foglia</i>		
Regime idrico		Densità (n. mm ⁻²)	Lunghezza (µm)	Totale (µm)	Palizzata (µm)	Lacunoso (µm)
WC40%	I	169	3.01 a	301 a	74	181 ab
WC30%	I	177	2.99 a	240 b	58	142 b
WC20%	I	185	2.86 b	282 a	72	163 ab
WC10%	I	180	2.76 b	315 a	78	195 a
Significatività		n.s.	*	*	n.s.	*

Prova B2 - tab. 9. Caratteristiche anatomiche delle foglie di viburno in rapporto al regime idrico.

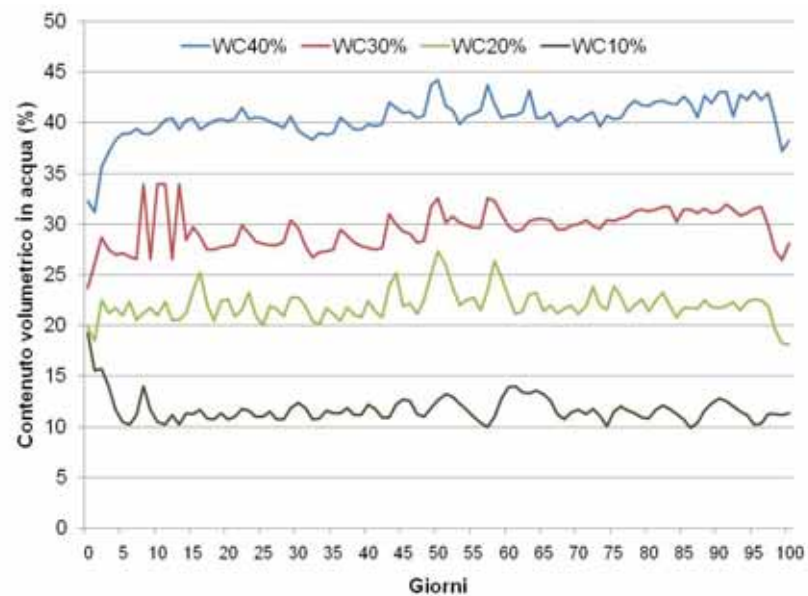
Regime idrico		Stomi		Spessore foglia		
		Densità (n. mm ⁻²)	Lunghezza (μm)	Totale (μm)	Palizzata (μm)	Lacunoso (μm)
WC40%	I	255 a	2.54 b	362 c	89 b	225
WC30%	I	173 b	2.65 b	423 b	149 a	226
WC20%	I	185 b	2.85 a	487 a	164 b	260
WC10%	I	207 b	2.29 c	358 c	102 a	203
Significatività		***	***	***	**	n.s.



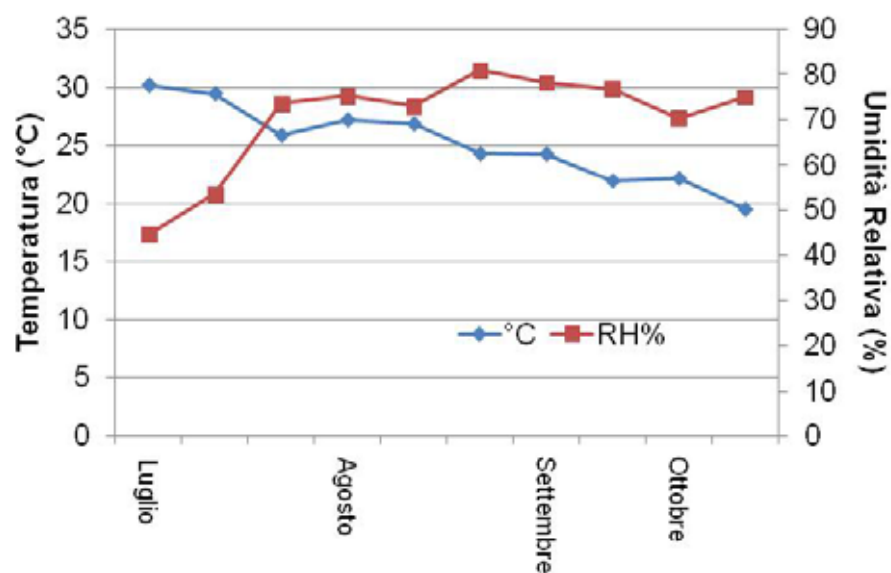
Prova B2 - fig. 1 Curva di calibrazione dei sensori impiegati per la gestione dell'irrigazione.



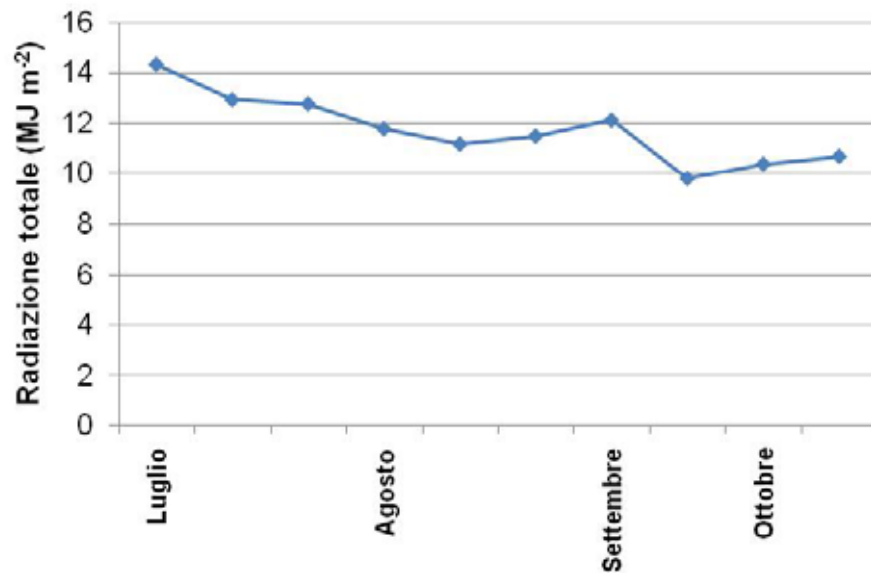
Prova B2 - fig. 2. Andamento del contenuto volumetrico in acqua del substrato in poligala in rapporto ai regimi idrici adottati.



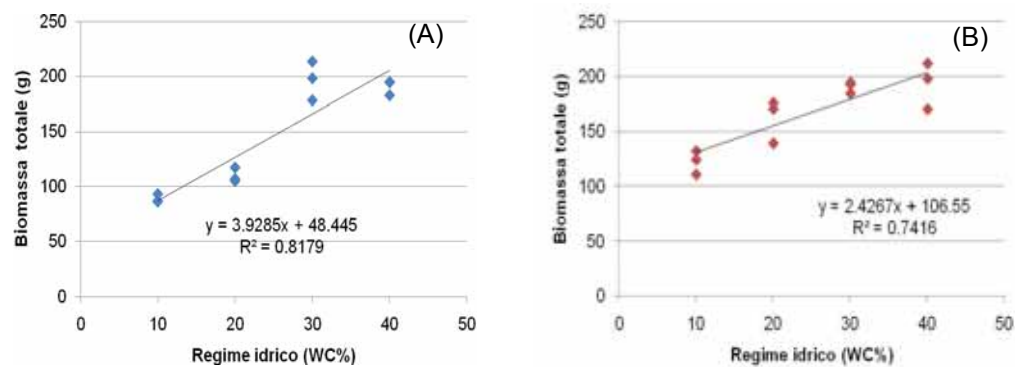
Prova B2 - fig. 3. Andamento del contenuto volumetrico in acqua del substrato in viburno in rapporto ai regimi idrici adottati.



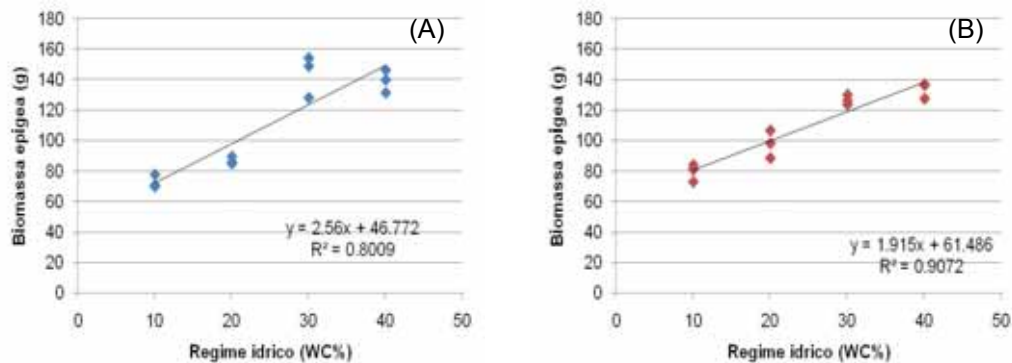
Prova B2 - fig. 4. Andamento decadico medio della temperatura (°C) e dell'umidità relativa (%) giornaliera, nel corso della coltivazione.



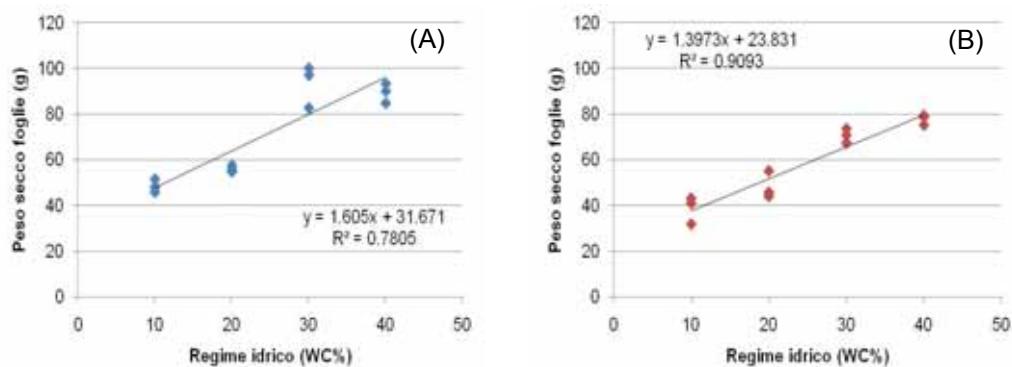
Prova B2 - fig. 5. Andamento decadico medio della radiazione globale giornaliera (MJ m⁻²), nel corso della coltivazione.



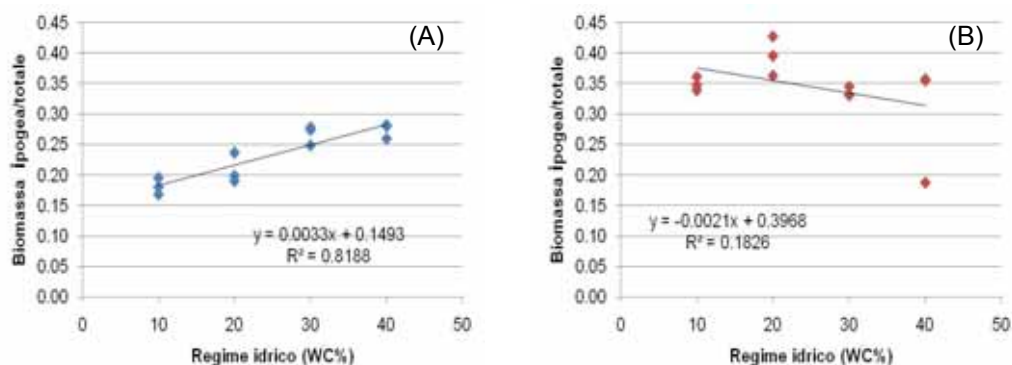
Prova B2 - fig. 6. Correlazione tra regime idrico e produzione di biomassa secca totale delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



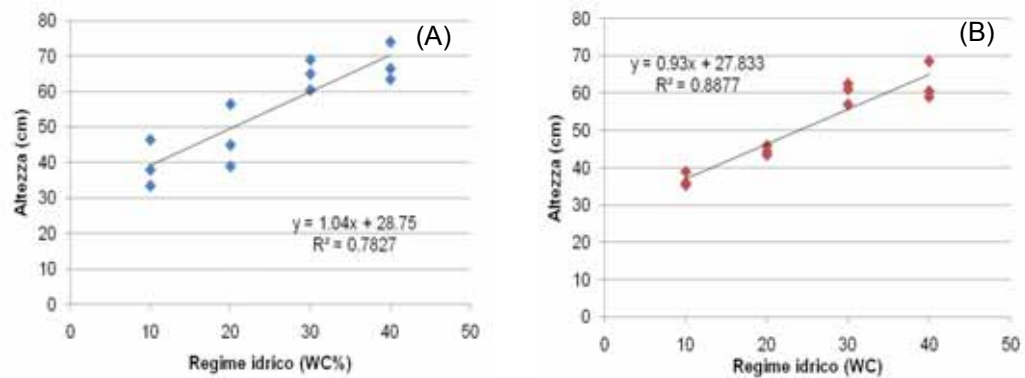
Prova B2 - fig. 7. Correlazione tra regime idrico e produzione di biomassa secca epigea delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



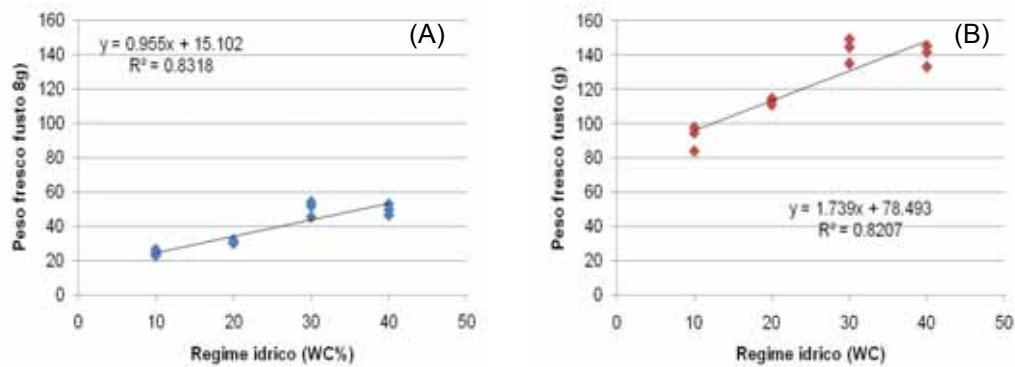
Prova B2 - fig. 8. Correlazione tra regime idrico e produzione di biomassa secca delle foglie delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



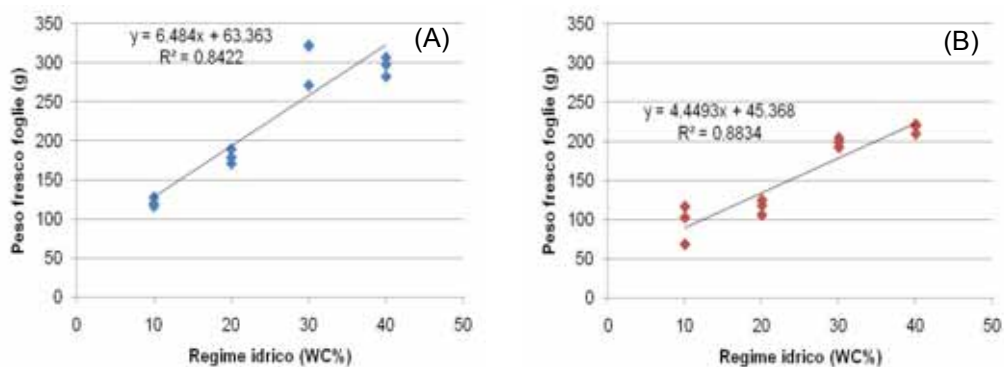
Prova B2 - fig. 9. Correlazione tra regime idrico e rapporto biomassa secca ipogea/totale delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



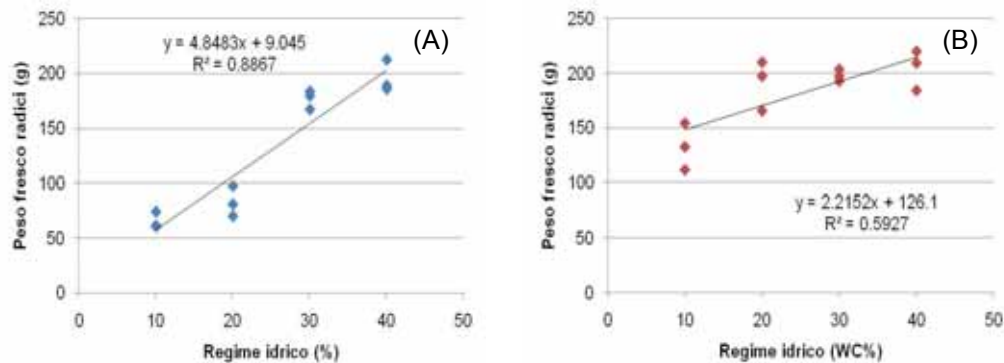
Prova B2 - fig. 10. Correlazione tra regime idrico e altezza delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



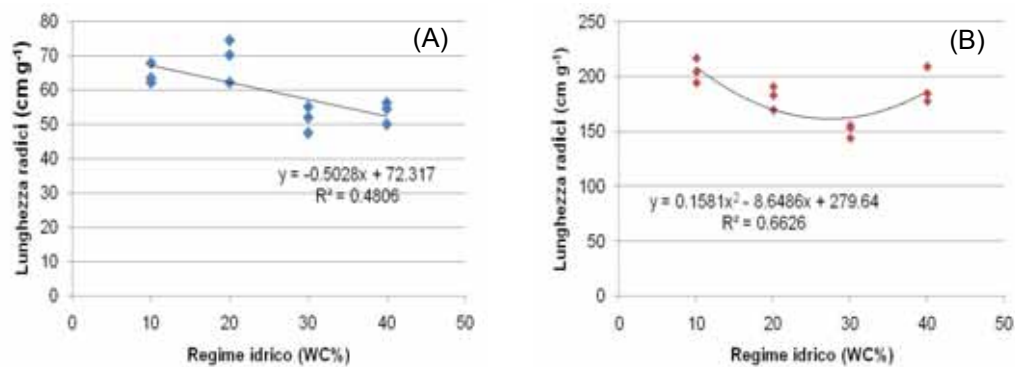
Prova B2 - fig. 11. Correlazione tra regime idrico e peso fresco del fusto delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



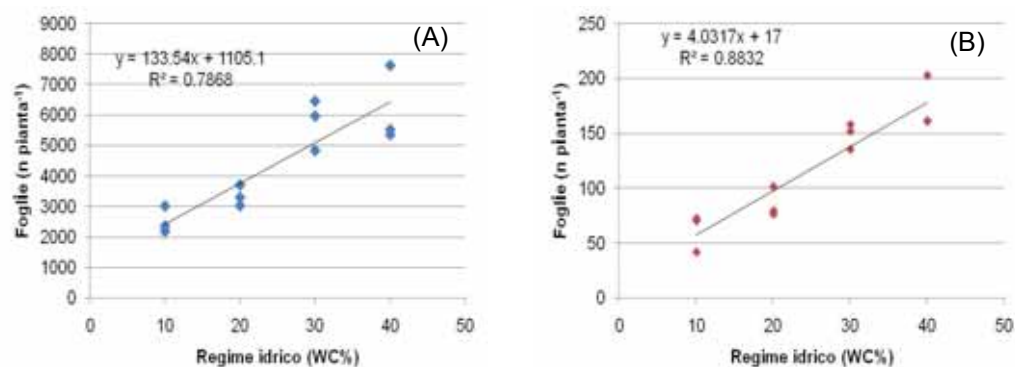
Prova B2 - fig. 12. Correlazione tra regime idrico e peso fresco delle foglie delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



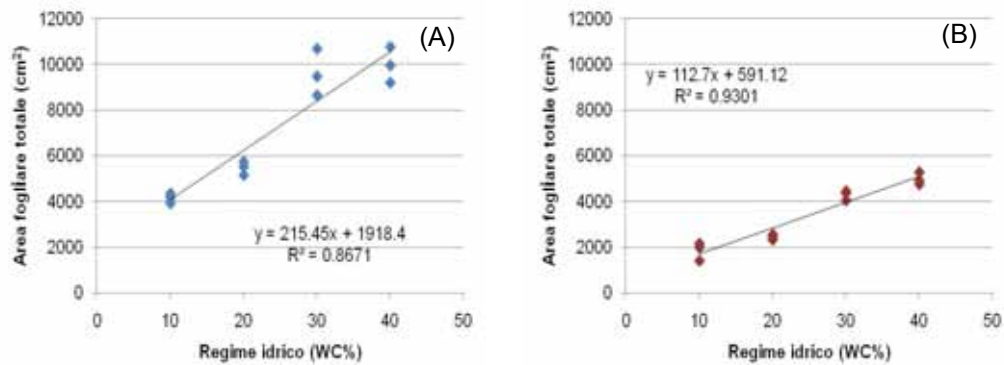
Prova B2 - fig. 13. Correlazione tra regime idrico e peso fresco delle radici delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



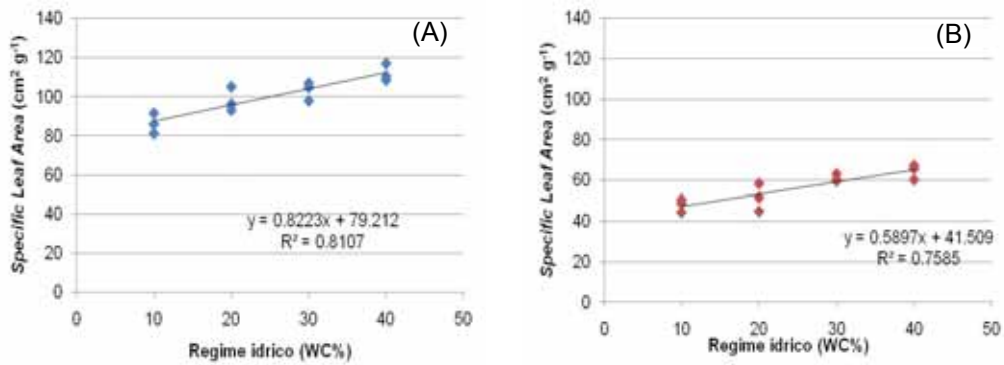
Prova B2 - fig. 14. Correlazione tra regime idrico e lunghezza delle radici delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



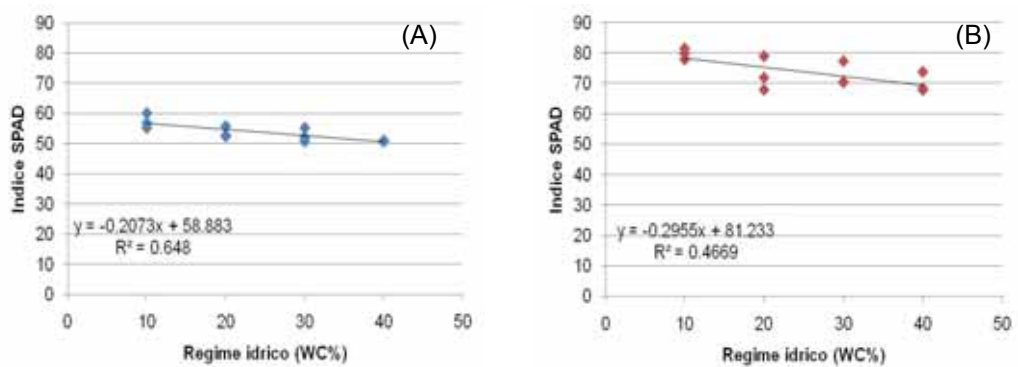
Prova B2 - fig. 15. Correlazione tra regime idrico e numero di foglie per pianta delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



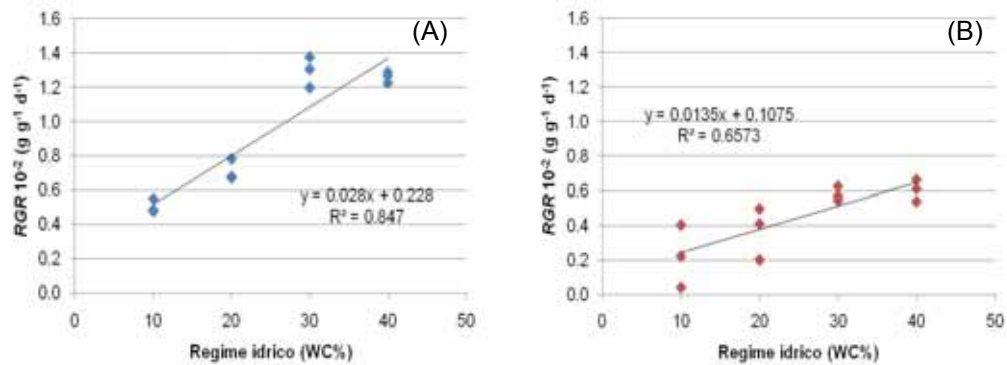
Prova B2 - fig. 16. Correlazione tra regime idrico e area fogliare totale delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



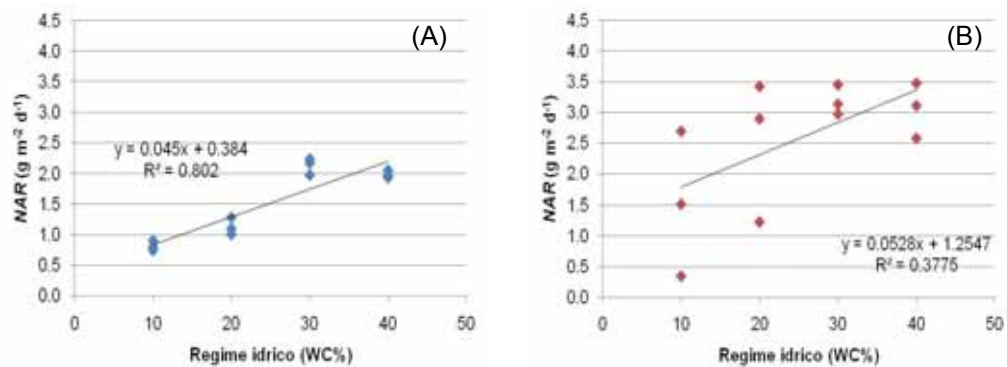
Prova B2 - fig. 17. Correlazione tra regime idrico e *Specific Leaf Area* delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



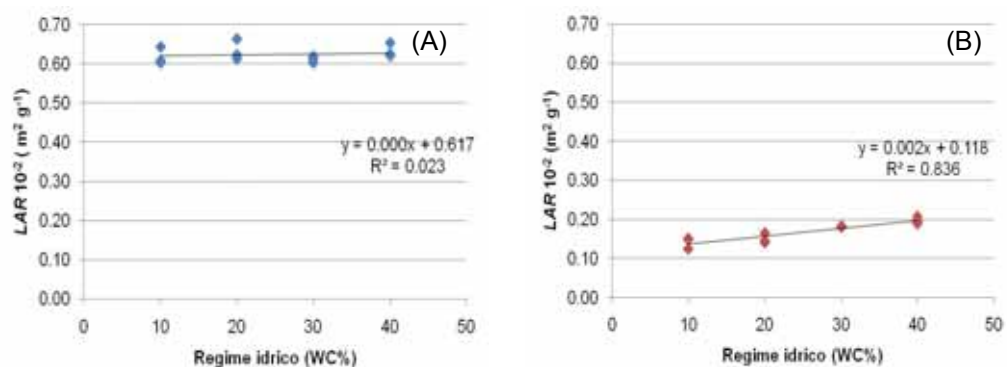
Prova B2 - fig. 18. Correlazione tra regime idrico e indice SPAD delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



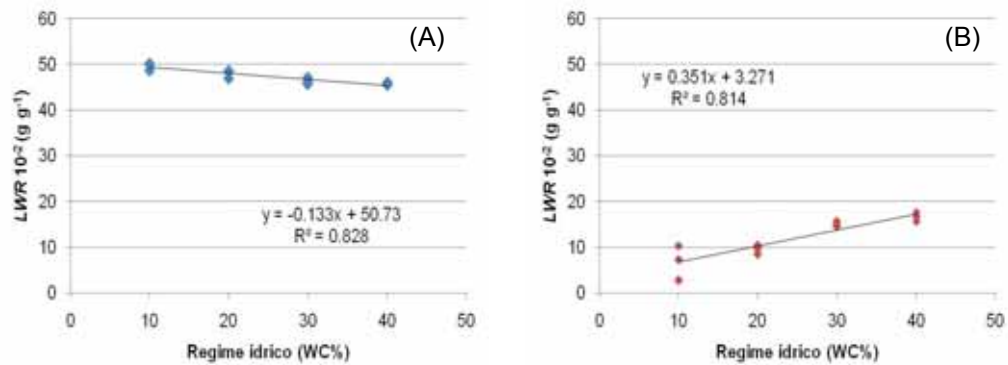
Prova B2 - fig. 19. Correlazione tra regime idrico e *Relative Growth Rate* (RGR) delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



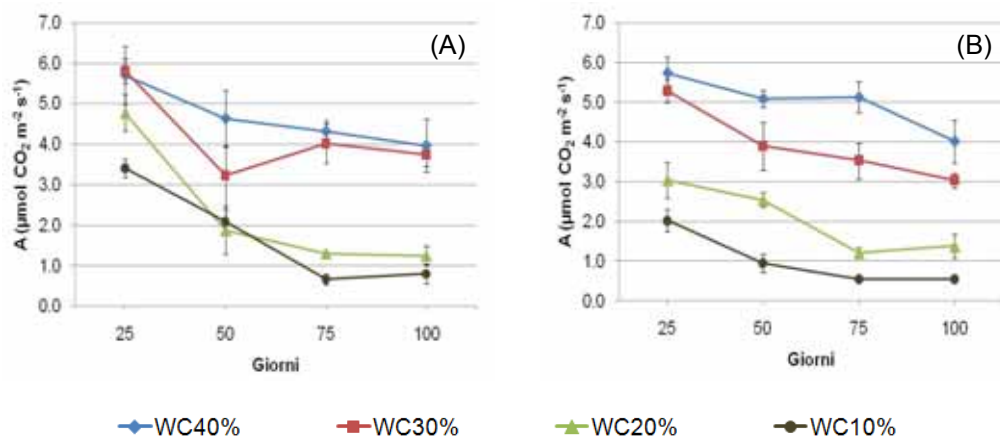
Prova B2 - fig. 20. Correlazione tra regime idrico e *Net Assimilate Rate* (NAR) delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



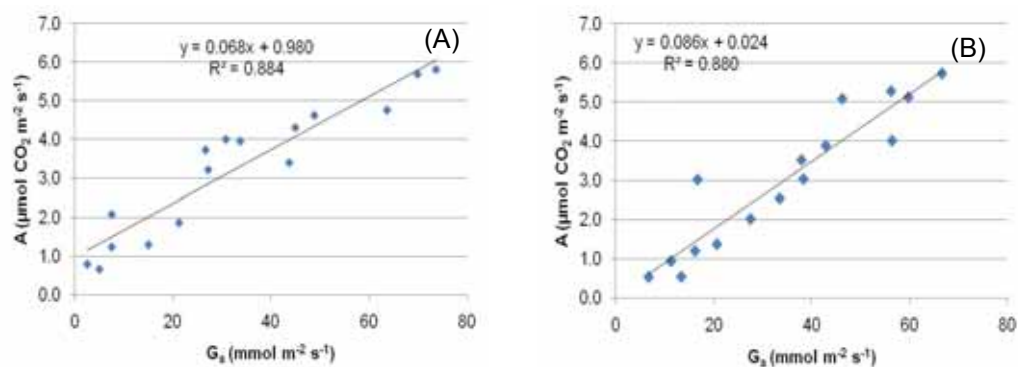
Prova B2 - fig. 21. Correlazione tra regime idrico e *Leaf Area Ratio* (LAR) delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



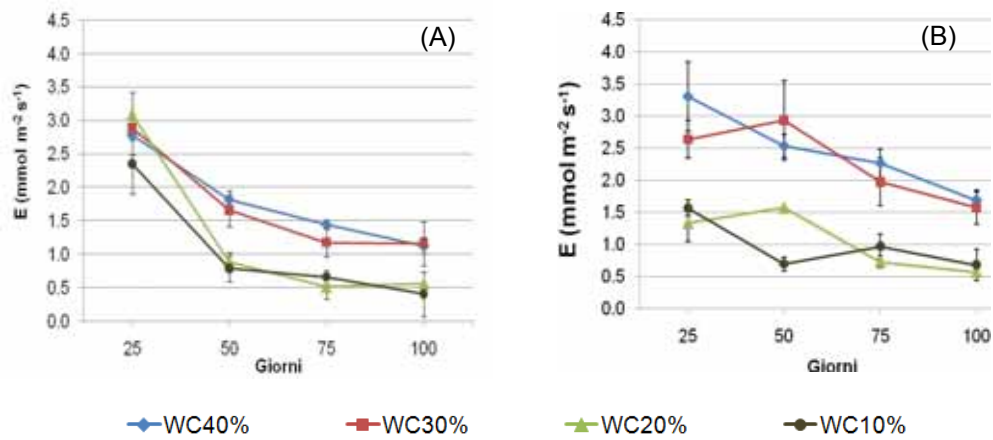
Prova B2 - fig. 22. Correlazione tra regime idrico e *Leaf Weight Ratio* (LWR) delle piante di poligala (A) e viburno (B) (d.f.=10).



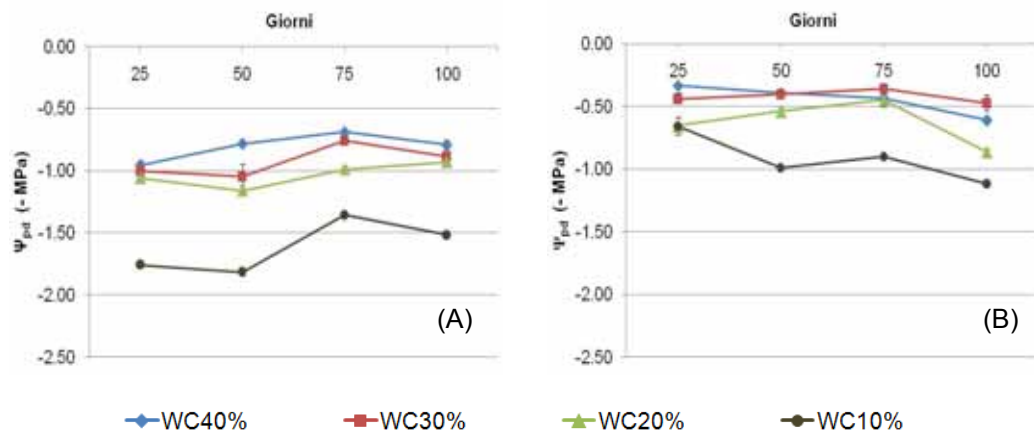
Prova B2 - fig. 23. Andamento della fotosintesi netta (A) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova, in rapporto al regime idrico.



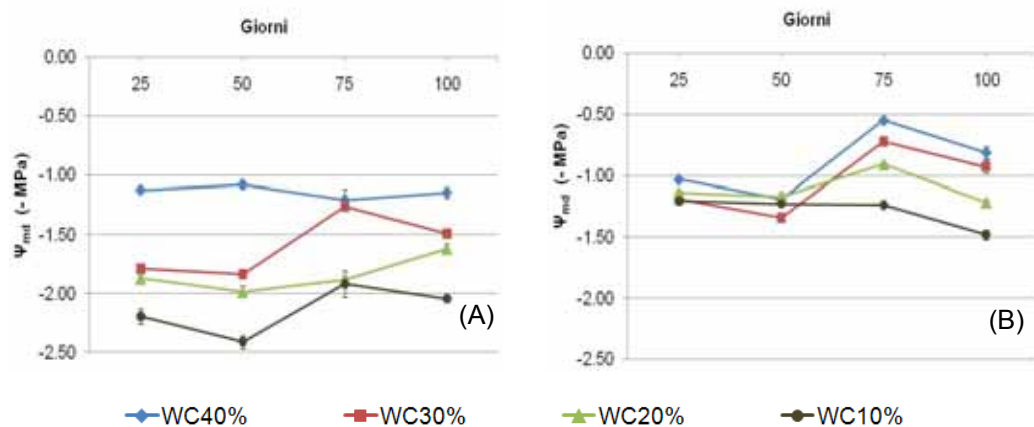
Prova B2 - fig. 24. Correlazione tra conduttanza stomatica (G_s) e fotosintesi netta (A) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova in rapporto al regime idrico.



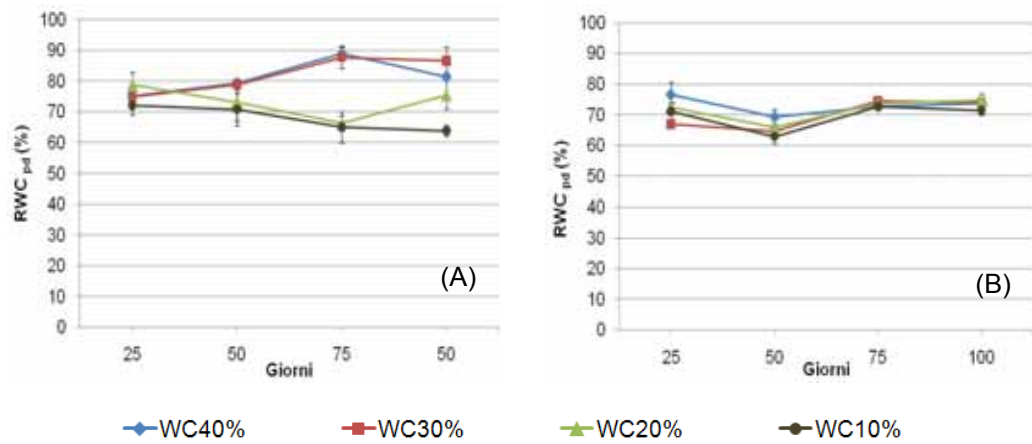
Prova B2 - fig. 25. Andamento della traspirazione (E) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova, in rapporto al regime idrico.



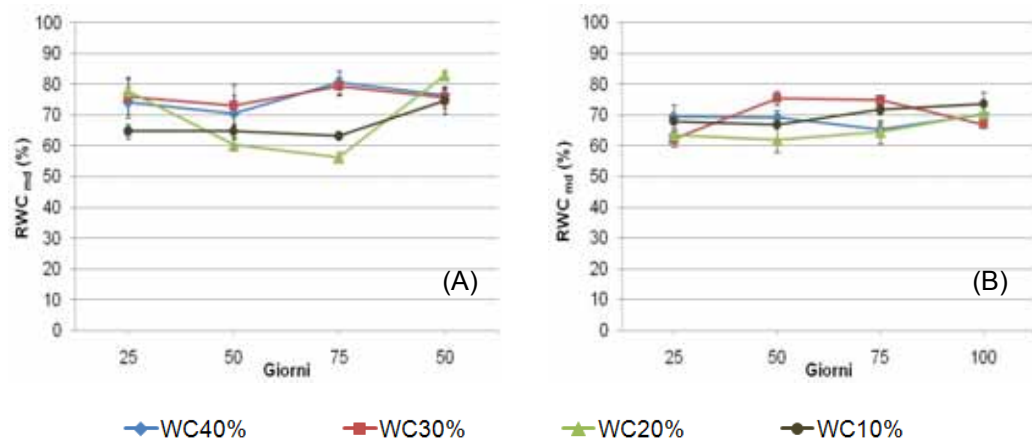
Prova B2 - fig. 26. Andamento della potenziale idrico prima dell'alba (Ψ_{pd}) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova, in rapporto al regime idrico.



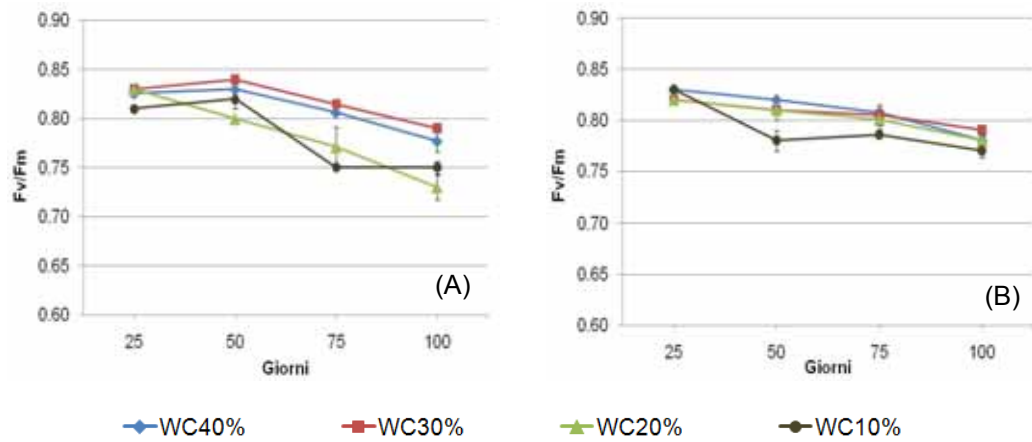
Prova B2 - fig. 27. Andamento della potenziale idrico a mezzogiorno (Ψ_{md}) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova in rapporto al regime idrico.



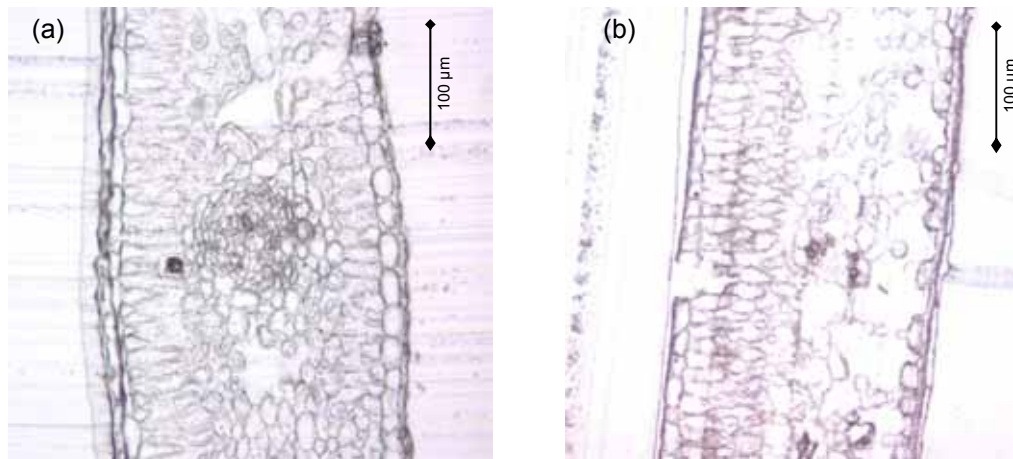
Prova B2 - fig. 28. Andamento del *Relative Water Content* misurato prima dell'alba (RWC_{pd}) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova in rapporto al regime idrico.



Prova B2 - fig. 29. Andamento del *Relative Water Content* misurato a mezzogiorno (RWC_{md}) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova in rapporto al regime idrico.



Prova B2 - fig. 30. Andamento dell'efficienza massima apparente del PSII (F_v/F_m) di poligala (A) e viburno (B), nel corso della prova in rapporto al regime idrico adottato.



Prova B2: foto 1- Caratteristiche anatomiche della foglia di Poligala WC30% (a) e di Viburno WC30% (b).

7.3. Prova C: meccanismi morfo-fisiologici di recupero da stress idrico in arbusti ornamentali.

7.3.1. Presentazione della problematica

Nelle aree caratterizzate da clima mediterraneo lunghi periodi di carenza idrica durante la stagione primaverile-estiva accompagnati da elevate temperature causano alle piante severi stress idrici.

La risposta ai suddetti stress può essere piuttosto complessa; valori di basso potenziale idrico nel suolo possono avere, infatti, ricadute gravi su numerosi processi metabolici e fisiologici, con conseguente riduzione della crescita, minore contenuto in clorofilla e modificazione dei parametri della fluorescenza (Li *et al.*, 2006; Nayyar e Gupta, 2006; Yang *et al.*, 2006).

Molti degli effetti negativi dello stress idrico sono associati con la riduzione del processo di fotosintesi e in particolare sono legati alla chiusura degli stomi, messa in atto dalla pianta per ridurre le perdite di acqua attraverso la traspirazione (Cornic e Massacci, 1996). Ciò causa, infatti, una diminuzione dell'assimilazione del carbonio, in conseguenza di un bilancio tra fotosintesi e respirazione meno favorevole (Lambers *et al.*, 1998). La problematica assume dimensioni talmente rilevanti, che diversi autori hanno utilizzato la riduzione in assimilazione netta di CO₂ nelle foglie, della conduttanza stomatica (g_s) e della traspirazione (E) come indicatori di stress da carenza idrica (Sinclair e Allen, 1982; Shalhevet e Levy, 1990).

Le specie normalmente impiegate nell'ambiente mediterraneo per la sistemazione di spazi a verde, di solito arbustive sempreverdi sclerofille caratterizzate da foglie dure e coriacee, presentano alcuni adattamenti che consentono loro di superare gli stress cui vanno incontro nel corso della vita (Abril e Hanano, 1998). Tali adattamenti possono essere ricondotti a modificazioni sia morfologiche che fisiologiche: riduzione dell'area fogliare, chiusura degli stomi, aggiustamento osmotico (Monneveux *et al.*, 1996), maggiore sviluppo dell'apparato radicale (Ehleringer e Mooney, 1983), ecc.

La risposta a condizioni di stress idrico è tuttavia largamente dipendente dal genotipo (Torrecillas *et al.*, 1996). Lo Gullo e Salleo (1988) in uno studio su tre arbusti sclerofilli hanno riscontrato differenti strategie riguardo i meccanismi di regolazione del potenziale idrico fogliare. Differenze analoghe sono state rilevate

anche nell'ambito dello stesso genere, come nel caso di *Quercus* (Salleo e Lo Gullo, 1990). Variazioni rilevanti di potenziale idrico e/o del *Relative Water Content* delle foglie in rapporto alla specie adottata sono state inoltre osservate da molti autori (Hinckley *et al.*, 1980; Davis e Mooney, 1986; Rhizopoulou e Mitra-kos, 1990; Abril e Hanano, 1998; Salleo e Nardini, 2000; Serrano *et al.*, 2005).

Diverse ricerche hanno incentrato lo studio sugli effetti dello stress idrico nelle piante mediterranee al fine di individuare i meccanismi di adattamento allo stesso (Larcher, 2000; Mugnai *et al.*, 2005; Bombelli e Gratini, 2003). Piuttosto carenti sono viceversa le informazioni sulla risposta di alcune specie ornamentali suscettibili di impiego in ambiente mediterraneo a condizioni di stress idrico temporaneo, in conseguenza della sospensione e del successivo ripristino dell'approvvigionamento idrico. Per effetto dei cambiamenti climatici che si stanno verificando a livello globale, nella regione mediterranea, nella quale lo stress idrico estivo rappresenta uno dei caratteri distinti, frequenti episodi di deficit idrico, sia pure di breve durata, hanno cominciato a verificarsi anche nelle altre stagioni dell'anno (IPCC, 2007; Wang *et al.*, 2007).

La capacità da parte della pianta di adattarsi a periodi più o meno prolungati di carenza idrica, al termine dei quali recuperare le proprie funzioni, potrebbe essere considerato un meccanismo di adattamento alle condizioni tipiche dell'ambiente mediterraneo (Galmès *et al.*, 2007); la risposta delle piante, d'altra parte, certamente differisce in maniera significativa a seconda della durata dello stress, della specie vegetale impiegata e dello stadio di sviluppo (Chaves *et al.*, 2003).

Ruiz-Sánchez *et al.* (1997), hanno dimostrato che piante di limone sottoposte a stress idrico e a successivo ripristino delle disponibilità di acqua sviluppano dei meccanismi di adattamento quali la chiusura degli stomi, l'arrotolamento fogliare e la parziale defogliazione. Efeoğlu *et al.* (2009) hanno riscontrato in mais una riduzione significativa del *Relative Water Content* in condizioni di stress idrico, ma un incremento significativo di tale parametro durante il periodo di recupero.

In questo contesto, obiettivo della prova è stato quello di valutare, in cinque arbusti ornamentali largamente utilizzati per la ricomposizione di spazi a verde, la capacità di recupero allo stress idrico, a seguito di periodici interventi di so-

sensione e ripristino dell'approvvigionamento di acqua e di studiare i meccanismi che sostengono tale capacità.

7.3.2. Materiali e metodi

La prova è stata condotta su cinque arbusti ornamentali, diffusamente presenti nelle sistemazioni a verde in ambiente mediterraneo e che differiscono tra loro per le caratteristiche morfo-anatomiche della foglia:

- alloro (*Laurus nobilis* L.);
- callistemon (*Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels);
- pittosporo (*Pittosporum tobira* (Thunb.) W. T. Aiton);
- thunbergia (*Thunbergia erecta* (Benth.) Anderson);
- viburno (*Viburnum tinus* L. var. *lucidum*).

Le piante nel corso del ciclo di coltivazione sono state sottoposte a due cicli di sospensione idrica e ripristino (S-R), secondo la procedura sperimentale presentata in tabella 1. Il confronto è stato effettuato con un testimone (T) irrigato ininterrottamente per tutta la durata del ciclo.

La coltivazione è stata realizzata in vasi del volume di 3,3 litri; è stato utilizzato lo stesso substrato della prova B2, alla quale si rimanda per la composizione e per la dotazione in elementi nutritivi.

Sono state impiegate piante il cui peso unitario, allo stato secco, era di g 180.6, 69.3, 172.6, 145.6 e 38.4 rispettivamente per alloro, callistemon, pittosporo, thunbergia e viburno.

È stato adottato uno schema sperimentale a parcella suddivisa con tre ripetizioni di dieci piante ciascuna, assegnando agli interventi irrigui (continui o discontinui) la parcella intera.

All'inizio ed alla fine della prova su un campione rappresentativo di piante sono stati determinati mediante rilievo distruttivo: peso fresco e secco delle diverse porzioni organografiche, numero di foglie e superficie fogliare, lunghezza dell'apparato radicale, contenuto in clorofilla; inoltre sono stati calcolati i seguenti indici di crescita: *RGR*, *NAR*, *LAR*, *LWR* e *SLA*.

Sono stati misurati inoltre, nel corso della coltivazione, il potenziale idrico fogliare prima dell'alba (Ψ_{pd}) e a mezzogiorno (Ψ_{md}), il *Relative Water Content* prima dell'alba (RWC_{pd}) ed a mezzogiorno (RWC_{md}), gli scambi gassosi ed è sta-

ta effettuata l'analisi della fluorescenza. Le determinazioni sono state eseguite su foglie completamente espanse e in corrispondenza del periodo compreso tra:

- l'inizio della prova e la prima sospensione (T_0);
- la prima sospensione e il primo ripristino (T_1);
- il primo ripristino e la seconda sospensione (T_2);
- la seconda sospensione e il secondo ripristino (T_3);
- il secondo ripristino e la fine delle prova (T_4).

I dati acquisiti sono stati sottoposti all'analisi della varianza (ANOVA). In rapporto agli obiettivi specifici, nelle tabelle vengono riportati i livelli di significatività degli effetti. Lettere diverse nell'ambito di ciascun parametro indicano, se riportate nelle tabelle e nei grafici, differenze significative secondo il test di Student-Newman-Keuls.

7.3.3. Risultati e discussione

Le piante nel corso della prova, avviata il 21 marzo e conclusa il 24 maggio 2010, sono state, come già ricordato, in parte irrigate regolarmente e con continuità, in parte sottoposte a 2 periodi di sospensione dell'irrigazione, della durata di 7 giorni ciascuna, seguiti da altrettanti periodi in cui sono state riprese le somministrazioni idriche (tab. 1).

La radiazione solare decadica, durante le quasi 11 settimane della prova, è variata dagli 8.2 MJ m⁻² per giorno dell'inizio della terza decade di marzo agli 11.6 MJ m⁻² per giorno in corrispondenza della terza decade di maggio (fig. 1). I valori decadici medi della temperatura sono risultati compresi tra 18.2°C della terza decade di marzo e 22.6°C in corrispondenza della prima decade di maggio, mentre l'umidità relativa media si è aggirata tra il 60% e il 68% (fig. 2).

La quantità di acqua somministrata a ciascuna pianta nel corso della prova è stata pari a 21.34 litri per il testimone e a 16.67 litri per la tesi che prevedeva la interruzione per due settimane dell'irrigazione; quest'ultima condizione, pertanto, ha consentito un risparmio idrico di quasi il 22%.

Gli effetti dell'alternanza sospensione-ripristino dell'approvvigionamento idrico, nonostante l'arco temporale esplorato non sia stato molto ampio, si sono esercitati in misura consistente su alcuni parametri della produzione e hanno determinato modificazioni di rilievo della ripartizione della biomassa della pianta.

La biomassa secca totale ha fatto rilevare variazioni poco rilevanti in rapporto agli interventi irrigui; i valori di detto parametro, infatti, nelle piante sottoposte ad un approvvigionamento idrico discontinuo, sono stati solo di poco inferiori rispetto al testimone (tab. 2). Molto più cospicue, invece, le differenze tra le specie allo studio; in particolare i dati in assoluto più elevati sono stati rilevati nelle piante di alloro e pittosporo; un peso secco molto inferiore è stato riscontrato per viburno.

Gli effetti dei differenti interventi irrigui si sono resi manifesti sul peso secco della porzione epigea che, nella media delle specie in esame, è stato significativamente minore nelle piante irrigate non continuativamente (tab. 2). La sospensione dell'irrigazione, tuttavia, ha esercitato un'influenza negativa solo su alcune delle specie allo studio, considerato che essa ha penalizzato fortemente callistemon e pittosporo ma non alloro, thunbergia e viburno (fig. 3). I risultati di cui sopra trovano conferma in quelli riportati da diversi autori i quali, per callistemon e pittosporo, hanno rilevato, a seguito di una minore disponibilità di acqua nel terreno, riduzioni della biomassa prodotta, ad attestazione di una tolleranza a condizioni di stress idrico inferiore rispetto a quella di altre specie ornamentali (Shao *et al.*, 2008; Mugnai *et al.*, 2009)

Variazioni analoghe a quelle descritte per la biomassa secca epigea sono state osservate per il peso secco delle foglie, il quale ha fatto registrare riduzioni significative, per effetto dell'interruzione dell'irrigazione, solo per callistemon (29%) e pittosporo (30%) (tab. 2 e fig. 4).

Il rapporto fra biomassa ipogea e biomassa totale è apparso influenzato sia dalla specie che dagli interventi irrigui. In particolare, al di là delle attese differenze legate allo sviluppo dell'apparato radicale delle diverse specie, per tutti i genotipi la sospensione dell'approvvigionamento idrico ha determinato una maggiore incidenza dell'apparato radicale sulla biomassa complessiva (tab. 2). In altri termini le piante sottoposte allo stress idrico hanno destinato una maggiore quantità di sostanze disponibili per l'accrescimento degli apparati radicali, a scapito, ovviamente, della porzione epigea.

Differenze rilevanti sono state registrate a carico dell'apparato fotosintizzante (tab. 3). Il peso fresco delle foglie, in particolare, ha manifestato, in rapporto ai fattori allo studio, variazioni di senso analogo e dello stesso ordine di

grandezza rispetto a quelle accertate per la biomassa secca fogliare (tab. 3 e fig. 5). Il numero di foglie per pianta, oltre che notevolmente diverso tra le specie, ha subito a seguito dell'alternanza sospensione-ripristino dell'approvvigionamento idrico riduzioni apprezzabili, di oltre il 30%, in callistemon; per tutte le altre specie allo studio si sono osservati decrementi piuttosto contenuti ed in ogni caso non significativi (tab. 3 e fig. 6). L'interruzione periodica delle irrigazioni ha causato una significativa diminuzione dell'area fogliare mentre non ha determinato modificazioni significative dell'area fogliare unitaria, dello SLA e dello SPAD (tab. 3). Per quanto concerne l'indice SLA, tuttavia, è opportuno segnalare che a fronte di un valore pari a 73.8 per le piante di pittosporo irrigate ininterrottamente, per quelle sottoposte a stress idrico il relativo valore è stato di oltre 100.

I risultati di cui sopra confermano che, nel complesso, gli effetti dello stress idrico, con riferimento alla parte aerea, interessano soprattutto l'apparato fotosintetico (Lawlor e Cornic, 2002).

Per quanto concerne le caratteristiche della porzione ipogea, il peso fresco delle radici, assai differente in rapporto alle specie, non è stato viceversa influenzato dagli interventi irrigui; questi ultimi hanno modificato le dimensioni longitudinali degli apparati radicali, in misura diversa in rapporto alla specie e in senso talora opposto (tab. 4). In particolare, mentre in alloro, thunbergia e viburno le piante sottoposte ad un approvvigionamento idrico discontinuo hanno manifestato, rispetto al testimone, una maggiore lunghezza delle radici, nelle altre due specie si è assistito ad un comportamento differente, considerato che i valori del parametro in oggetto sono rimasti invariati nel caso del callistemon e si sono significativamente ridotti nel pittosporo (figg. 7, 8). Al riguardo è opportuno ricordare che l'incremento della lunghezza delle radici è in genere considerato un adattamento molto importante a condizioni di stress idrico per cercare di massimizzare l'efficienza d'uso dell'acqua presente nel terreno (Abril e Hanano, 1998); le differenze di accrescimento riscontrate tra le specie allo studio in rapporto agli interventi irrigui, probabilmente sono in elevata misura da ascrivere proprio al diverso comportamento delle stesse in termini di capacità di sviluppo dell'apparato radicale.

Effetti direttamente riconducibili, oltre che alla specie, anche al regime idrico sono stati osservati per gli indici *RGR* e *LWR*; per gli altri due indici analiz-

zati le variazioni appaiono da attribuire solo al genotipo (tab. 5). I risultati di cui sopra sono chiaramente legati alla riduzione dell'assimilazione nelle fasi di sospensione dell'approvvigionamento idrico, come riscontrato da altri autori (Nash e Graves, 1993).

Le variazioni rilevate nell'andamento della fotosintesi netta in rapporto al regime irriguo sono state chiaramente causate, in quasi tutte le specie, dalla carenza di acqua a seguito dell'arresto dell'irrigazione. Ad eccezione infatti di *thunbergia*, per la quale i valori della fotosintesi netta non hanno subito significative oscillazioni per effetto dello stress idrico, anche se essi sono stati costantemente inferiori nelle piante stressate, per le altre specie si è osservata una rilevante diminuzione della fotosintesi successivamente alla sospensione dell'irrigazione. Tutte le piante, tuttavia, dopo la ripresa della somministrazione dell'acqua sono state in grado di recuperare pienamente la loro capacità fotosintetica, come si evince dai valori della fotosintesi netta rilevati tra la prima e seconda sospensione e il primo e secondo ripristino dell'irrigazione, praticamente coincidenti o addirittura maggiori (alloro) di quelli delle piante testimone (fig. 9). Ciò concorda con quanto riscontrato da Dosmann *et al.* (1999), secondo i quali piante, durante la fase di recupero dallo stress idrico, sarebbero in grado di esprimere una efficienza fotosintetica ancora maggiore di quella delle piante non stressate.

Andamento pressoché analogo si è osservato per la traspirazione. Anche in questo caso in *thunbergia* non sono stati riscontrati effetti diretti della sospensione idrica ma una costante riduzione dei valori per tutta la durata della prova. Assai simile a quello di *thunbergia* è risultato anche il comportamento di *callistemon*. È inoltre interessante rilevare come in alloro, pittosporo e viburno, i valori della traspirazione misurati dopo il secondo ripristino degli interventi irrigui e la fine delle prova sono stati pressoché pari a quelli delle piante testimone e soprattutto sensibilmente più elevati di quelli accertati dopo il primo ripristino dell'irrigazione, ad attestazione della attivazione, da parte delle piante, di più efficienti meccanismi adattativi per contrastare una eventuale reiterazione dello stress idrico (fig. 10). Questi risultati trovano piena conferma in quelli ottenuti da Torrecillas *et al.* (1996).

L'andamento della conduttanza stomatica è stato in alloro, pittosporo e viburno molto simile a quello descritto per la fotosintesi netta e per

l'evapotraspirazione; le tre specie in oggetto, infatti, rispetto alle piante testimone, hanno accusato anche per i valori di questo parametro decrementi assai rilevanti per effetto della sospensione degli interventi irrigui, ma hanno pienamente recuperato la loro efficienza dopo il ripristino dell'irrigazione (figg. 10 e 11). Tale regolazione fisiologica è un meccanismo che consente alle foglie un effettivo controllo delle perdite d'acqua nel breve periodo e spiega in larga parte le riduzioni di fotosintesi netta ed evapotraspirazione registrate per le suddette specie (Abril e Hanano, 1998).

Una concordanza elevata è stata riscontrata nell'andamento della conduttanza stomatica, della fotosintesi netta e dell'evapotraspirazione anche in thunbergia, sebbene come già rilevato detto andamento sia stato piuttosto differente rispetto a quello delle tre specie prima richiamate.

Per callistemon, infine, l'andamento della conduttanza stomatica è stato invece apprezzabilmente differente rispetto a quello osservato per la fotosintesi netta, per la quale i decrementi determinati dalla sospensione dell'irrigazione sono stati più rilevanti di quelli verificatisi per la conduttanza stomatica. In questa specie, pertanto, la riduzione della fotosintesi non sembra dipendente solo dalla chiusura degli stomi in condizioni di deficit idrico (Angelopoulos *et al.*, 1996)

Il *Relative Water Content*, misurato prima dell'alba e a mezzogiorno, ha mostrato variazioni che sono apparse direttamente riconducibili all'andamento delle somministrazioni idriche per tutte le specie, eccezion fatta per il viburno (figg. 12, 13). Il differente comportamento di quest'ultimo, rispetto a tutte le altre specie, è probabilmente da imputare a una diversa struttura e spessore della parete cellulare (Munns *et al.*, 1983).

Il potenziale idrico prima dell'alba ha fatto registrare sensibili differenze fra le specie allo studio: in particolare in callistemon e in thunbergia il divario rispetto al testimone è risultato maggiore dopo la prima sospensione dell'irrigazione e molto più contenuto dopo la seconda; in pittosporo non si sono osservate per tutta la durata della prova variazioni apprezzabili per effetto dell'adozione dei diversi regimi idrici; in alloro e viburno le differenze piuttosto rilevanti riscontrate dopo la sospensione sia della prima che della seconda irrigazione, si sono annullate in corrispondenza del rilievo finale (fig. 14). Il rapido recupero del potenziale idrico

manifestato da tutte le specie allo studio appare correlato con l'ampia tolleranza fisiologica a condizioni di stress idrico (Torrecillas *et al.*, 1996)

Il potenziale idrico misurato a mezzogiorno ha manifestato un andamento simile, anche se le differenze rispetto al testimone sono apparse più accentuate in alloro mentre in viburno si sono attenuate (fig. 15). Tale risultato è imputabile in larga parte alla riduzione della conduttanza stomatica per contenere le perdite d'acqua (Torrecillas *et al.*, 1996).

Con riferimento infine ai valori dell'efficienza massima apparente del PSII, i valori, calcolati sulla base delle misurazioni eseguite con la procedura descritta in precedenza, sono stati costantemente assai prossimi a 0.80 indipendentemente dalla specie e dagli interventi irrigui (fig. 16). Solamente per thunbergia tale indice ha fatto registrare valori inferiori, segnatamente nelle piante sottoposte a stress idrico ed in particolare dopo la prima sospensione delle irrigazioni; successivamente anche le suddette piante hanno progressivamente ridotto il divario rispetto a quelle testimoni e in corrispondenza dell'ultimo rilievo le differenze si sono annullate del tutto.

Anche sulla scorta di questi risultati e sebbene alcuni autori suggeriscono che un'efficienza massima del PSII al disotto del rapporto $F_v/F_m = 0.83$ sia indicatore di stress da parte della pianta, considerato che Percival (2004), ritiene viceversa che per gli arbusti tale soglia debba essere abbassata a valori intorno a 0.76, si può concludere che tutte le specie allo studio presentano un'ampia adattabilità a condizioni di ridotta disponibilità idrica (Mugnai *et al.*, 2009).

7.3.4 Conclusioni

I risultati della prova, rivolta a valutare su 5 arbusti ornamentali largamente impiegati nell'area mediterranea per l'arredo di spazi a verde gli effetti di stress idrici temporanei, conseguenti alla reiterata sospensione dell'intervento irriguo e il successivo ripristino dello stesso, hanno consentito di acquisire alcune utili indicazioni in ordine agli obiettivi prefissati.

In particolare è emerso che:

- tutte le specie considerate, sia pure in misura diversa, sono state in grado di tollerare soddisfacentemente le limitazioni imposte nell'alimentazione idrica, avendo accusato, alla fine del periodo considerato, per effetto della minore som-

ministrazione di acqua, decrementi della biomassa totale della pianta piuttosto modesti e comunque non significativi; si conferma pertanto la loro piena rispondenza ad essere utilizzate per la ricomposizione ambientale delle aree in cui questa risorsa è scarsamente disponibile;

- gli effetti della sospensione dell'irrigazione si sono esercitati, negativamente, quasi esclusivamente sull'accrescimento della parte aerea, per la quale sono stati riscontrati, in talune specie, diminuzioni apprezzabili del peso fresco e secco; le variazioni ponderali, per gli apparati radicali, sono state di contro in genere positive;

- tra gli arbusti ornamentali allo studio, alloro, thunbergia e viburno sono stati quelli che hanno manifestato la maggiore tolleranza alle temporanee interruzioni dell'alimentazione idrica, mentre callistemon e pittosporo sono apparsi quelli più fortemente penalizzati;

- la riduzione della traspirazione, attraverso un contenimento della superficie traspirante ma soprattutto mediante la chiusura degli stomi, è stato il principale strumento per limitare le perdite di acqua nei periodi contrassegnati da ridotta disponibilità nel terreno; ciò, ovviamente, ha avuto ovvie ricadute sulla intensità dei processi di fotosintesi;

- le specie in esame sono state in grado di mettere in atto meccanismi adattativi di tipo ora morfo-biometrico ora fisiologico per contrastare gli effetti della carenza d'acqua; meritevoli di segnalazione, in particolare, gli incrementi registrati nelle dimensioni longitudinali degli apparati radicali delle piante di alloro, thunbergia, viburno e callistemon sottoposte a stress idrico, la cui lunghezza superava del 50%, 41% 24% e 13%, nell'ordine, quella delle piante irrigate ininterrottamente;

- la tolleranza agli stress idrici messa in evidenza dalle specie studiate è da ricondurre, almeno in parte, alla loro capacità recuperare la piena efficienza funzionale al termine del periodo di carenza, come si evince dall'andamento di molti dei processi fisiologici monitorati; infatti, allorchè è stato ripristinato l'approvvigionamento idrico, hanno rapidamente recuperato il divario che li separava dalle piante irrigate ininterrottamente e i valori relativi ai diversi parametri fisiologici, in precedenza assai più modesti nelle piante sottoposte a stress, hanno eguagliato e, in qualche caso, persino superato, quelli delle piante non stressate.

Risposta di specie ornamentali allo stress idrico

Prova C - Tab. 1. Successione temporale degli interventi di sospensione e ripristino dell'approvvigionamento idrico.

Data	21 Marzo	T0	20 Aprile	T1	27 Aprile	T2	4 Maggio	T3	11 Maggio	T4	24 Maggio
Periodo (gg)	0		30		37		44		51		64
	Inizio prova		1 ^a sospensione		1 ^o ripristino		2 ^a sospensione		2 ^o ripristino		fine prova

Prova C - Tab. 2. Variazioni della produzione e della ripartizione della biomassa secca in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.

Specie	Intervento irriguo	Biomassa totale (g)	Biomassa epigea (g)	Biomassa foglie (g)	Ipogea/Totale
Alloro		295 a	148.7 b	76.6 b	0.49 a
Callistemon		118 c	63.0 d	42.0 c	0.46 a
Pittosporo		297 a	208.0 a	130.1 a	0.30 c
Thunbergia		194 b	116.3 c	41.4 c	0.40 b
Viburno		77 d	64.8 d	41.0 c	0.16 d
	Testimone	204	130.2 a	74.0 a	0.34 b
	S-R	189	110.1 b	58.4 b	0.39 a
Significatività					
Interv. irrig. (Ii)		n.s.	***	***	**
Specie (S)		***	***	***	***
Ii x S		n.s.	**	***	n.s.

Prova C - Tab. 3. Variazioni delle caratteristiche dell'apparato fotosintetico in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.

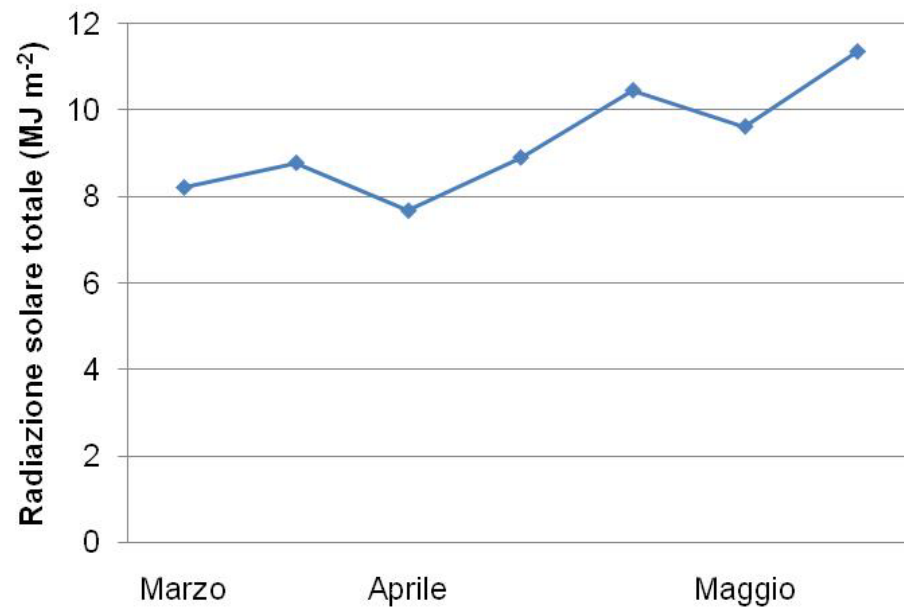
Specie	Intervento irriguo	Peso fresco foglie (g)	Foglie (n° pianta ⁻¹)	Area fogliare totale (cm ²)	Area fogliare unitaria (cm ²)	SLA (cm ² g ⁻¹)	SPAD
Alloro		182 b	542 c	6253 b	11.7 b	81.6 c	47.7 d
Callistemon		111 d	1371 a	3627 c	2.7 c	87.1 c	67.5 a
Pittosporo		399 a	1113 b	11256 a	10.2 b	87.0 c	44.8 d
Thunbergia		167 bc	1312 a	6919 b	5.4 c	168.5 a	60.0 b
Viburno		149 c	127 d	4792 c	38.1 a	117.7 b	54.9 c
	Testimone	224 a	979 a	6978 a	13.7	106.8	54.9
	S-R	180 b	806 b	6160 b	13.6	110.0	55.0
Significatività							
Interv. irrig. (Ii)		***	***	*	n.s.	n.s.	n.s.
Specie (S)		***	***	***	***	***	***
Ii x S		***	***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Prova C - tab. 4. Variazioni delle caratteristiche dell'apparato radicale in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.

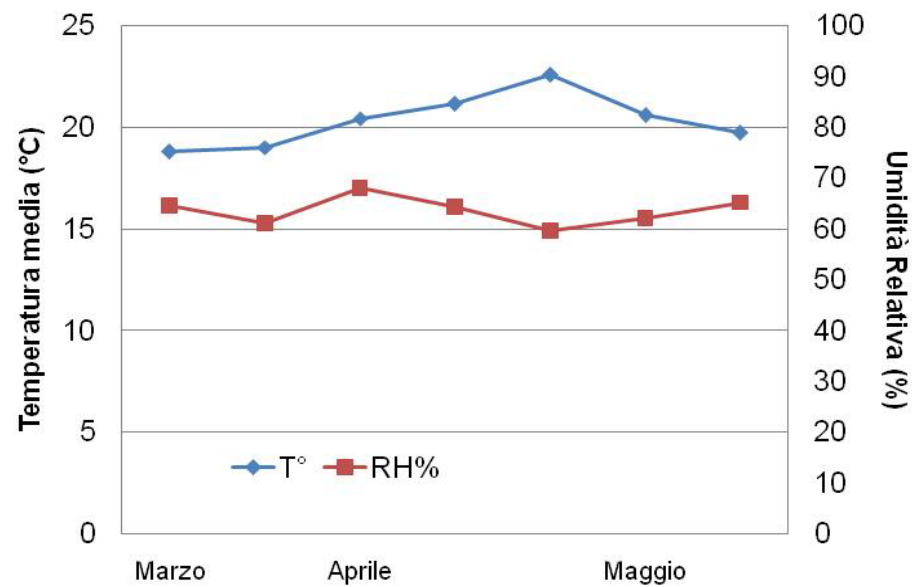
Specie	Intervento irriguo	Peso fresco radici (g)	Lunghezza (cm g ⁻¹)
Alloro		396 a	79.7 d
Callistemon		177 c	68.3 c
Pittosporo		284 b	79.5 a
Thunbergia		290 b	128.2 a
Viburno		48 d	84.8 b
	Testimone	237	82.4
	S-R	242	93.8
Significatività			
Interv. irrig. (Ii)		n.s.	n.s.
Specie (S)		***	***
Ii x S		n.s.	**

Prova C - tab. 5. Variazioni degli indici di crescita in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.

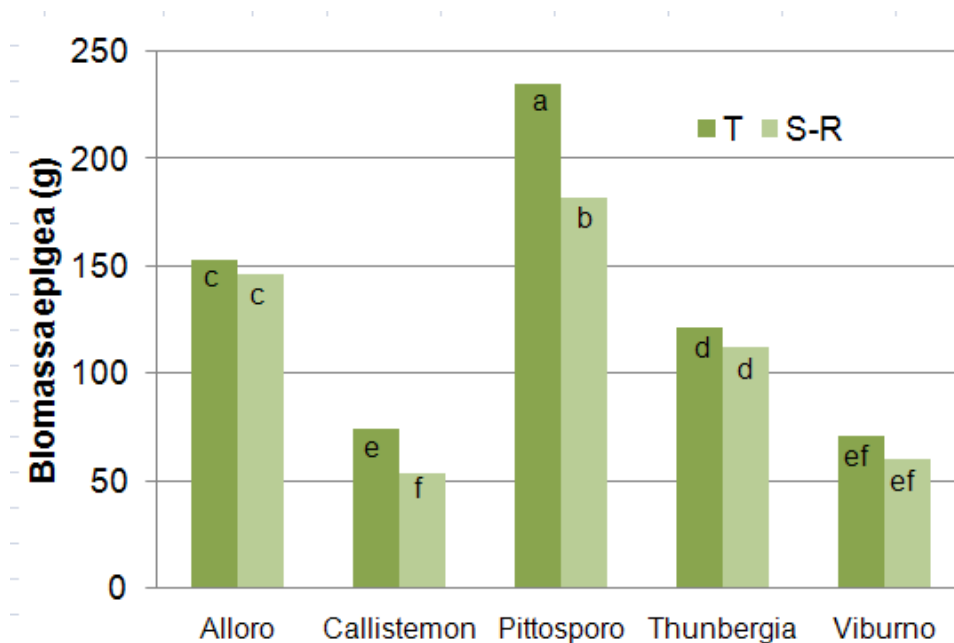
Specie	Intervento irriguo	RGR 10 ⁻² (g g ⁻¹ d ⁻¹)	NAR (g m ⁻² d ⁻¹)	LAR 10 ⁻² (m ² g ⁻¹)	LWR 10 ⁻² (g g ⁻¹)
Alloro		0.82 c	4.64 a	0.18 d	31.1 d
Callistemon		0.89 c	3.13 b	0.29 c	39.8 b
Pittosporo		2.27 a	4.91 a	0.47 b	33.2 c
Thunbergia		0.48 d	1.87 b	0.26 c	19.4 e
Viburno		1.18 b	2.01 b	0.59 a	52.4 a
	Testimone	1.21 a	3.45	0.36	36.5 a
	S-R	1.05 b	3.18	0.36	33.9 b
Significatività					
Interv. irrig. (Ii)		*	n.s.	n.s.	***
Specie (S)		***	***	***	***
Ii x S		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.



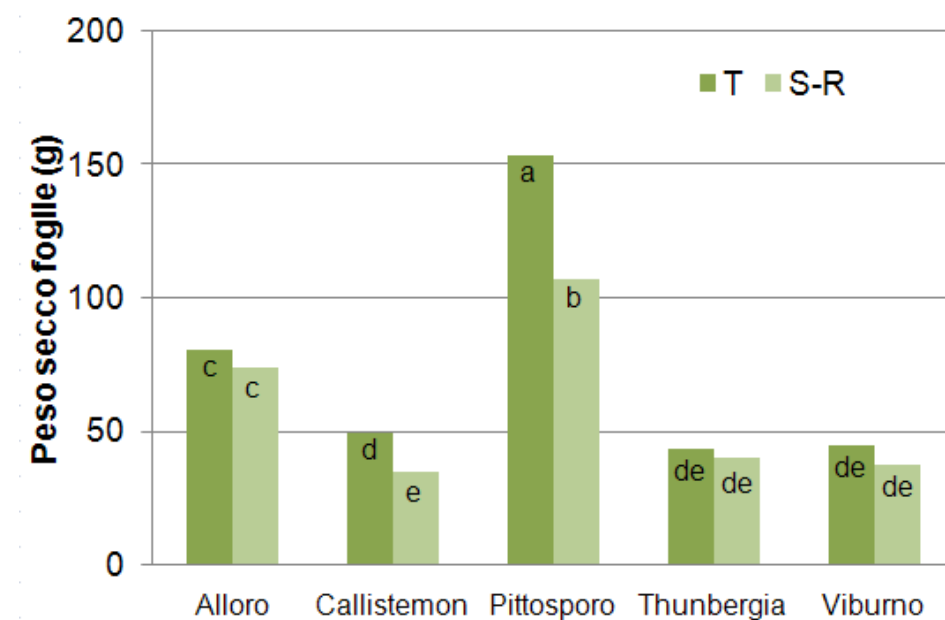
Prova C - fig. 1. Andamento decadico medio della radiazione globale giornaliera (MJ m⁻²), nel corso della prova.



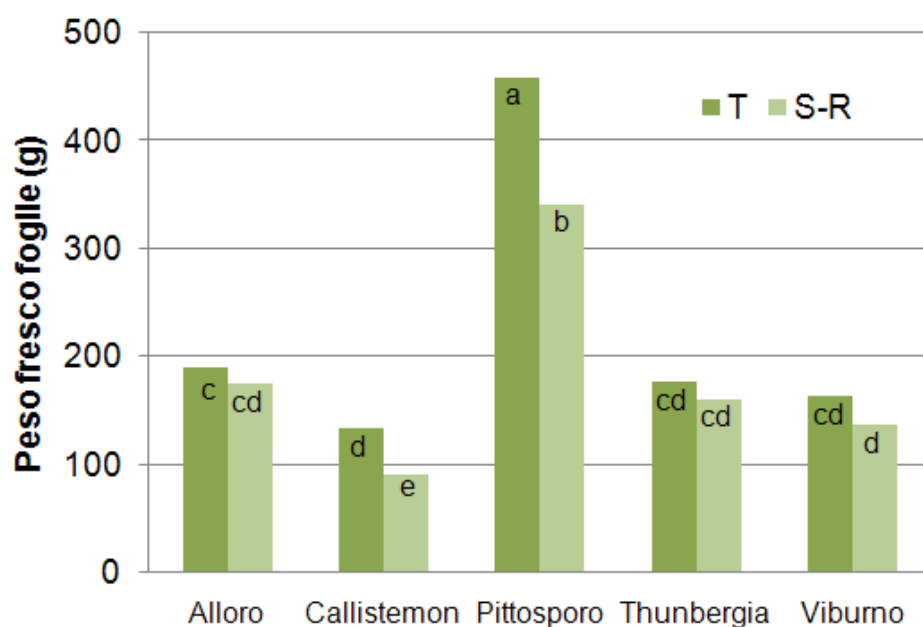
Prova C - fig. 2. Andamento decadico medio della temperatura (°C) e dell'umidità relativa (%) giornaliera, nel corso della prova.



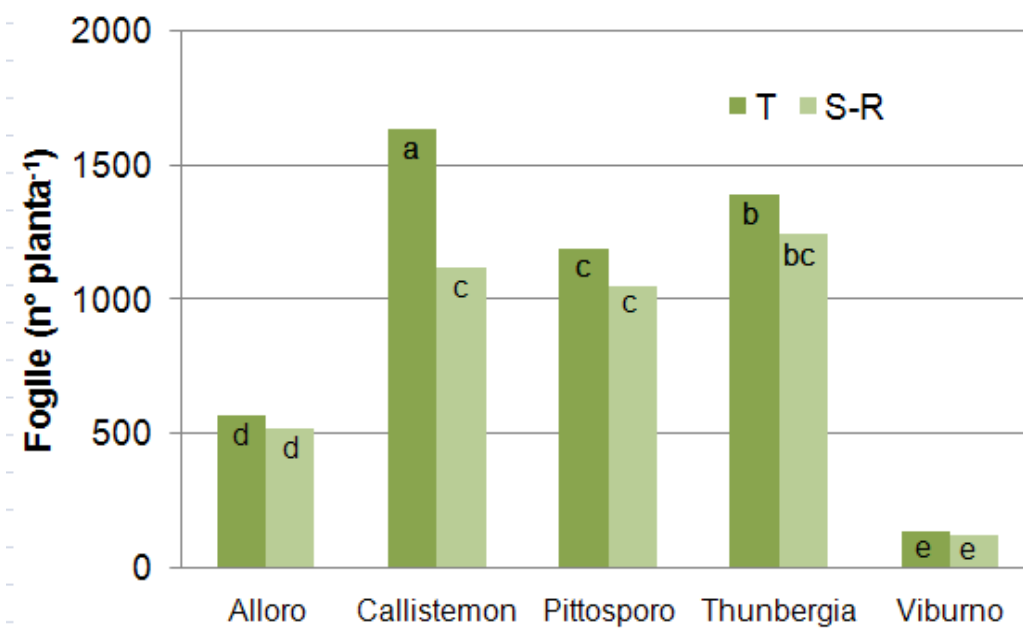
Prova C - fig. 3. Biomassa secca epigea (g) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



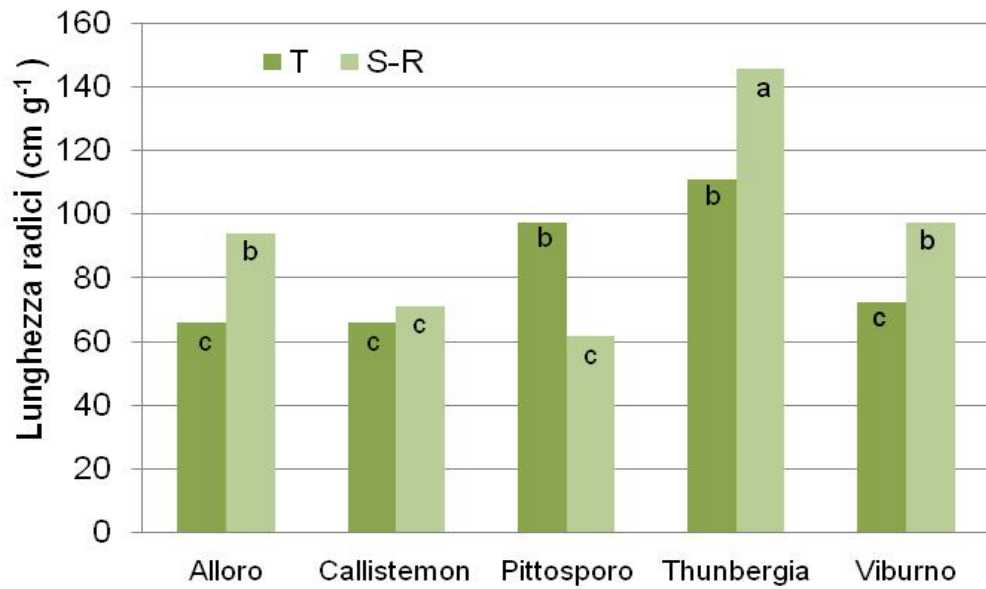
Prova C - fig. 4. Peso secco delle foglie (g) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



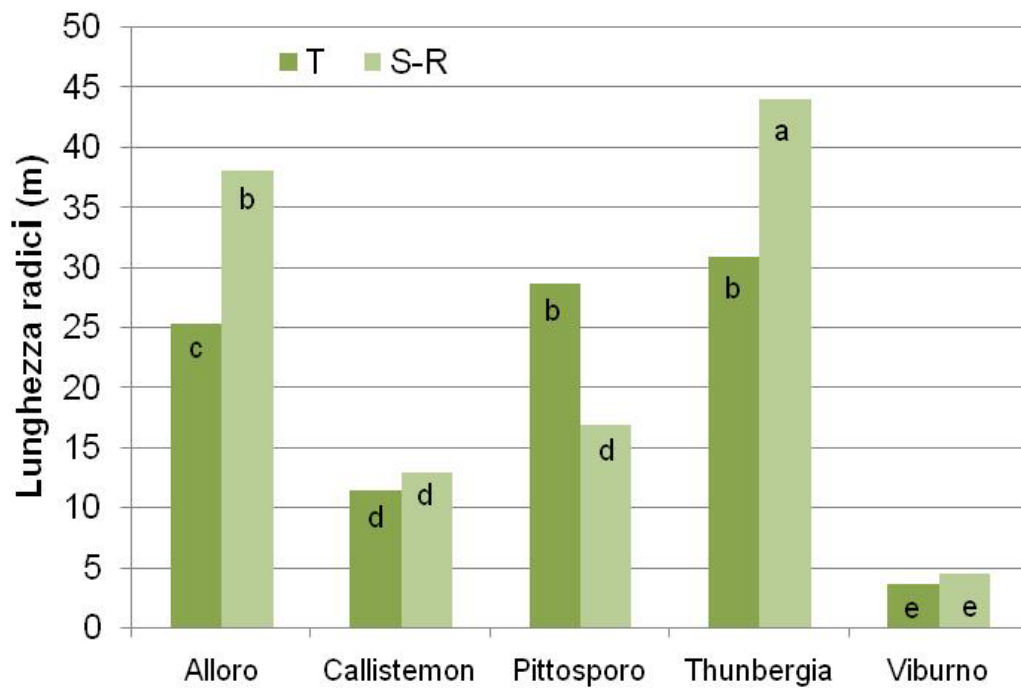
Prova C - fig. 5. Peso fresco delle foglie (g) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



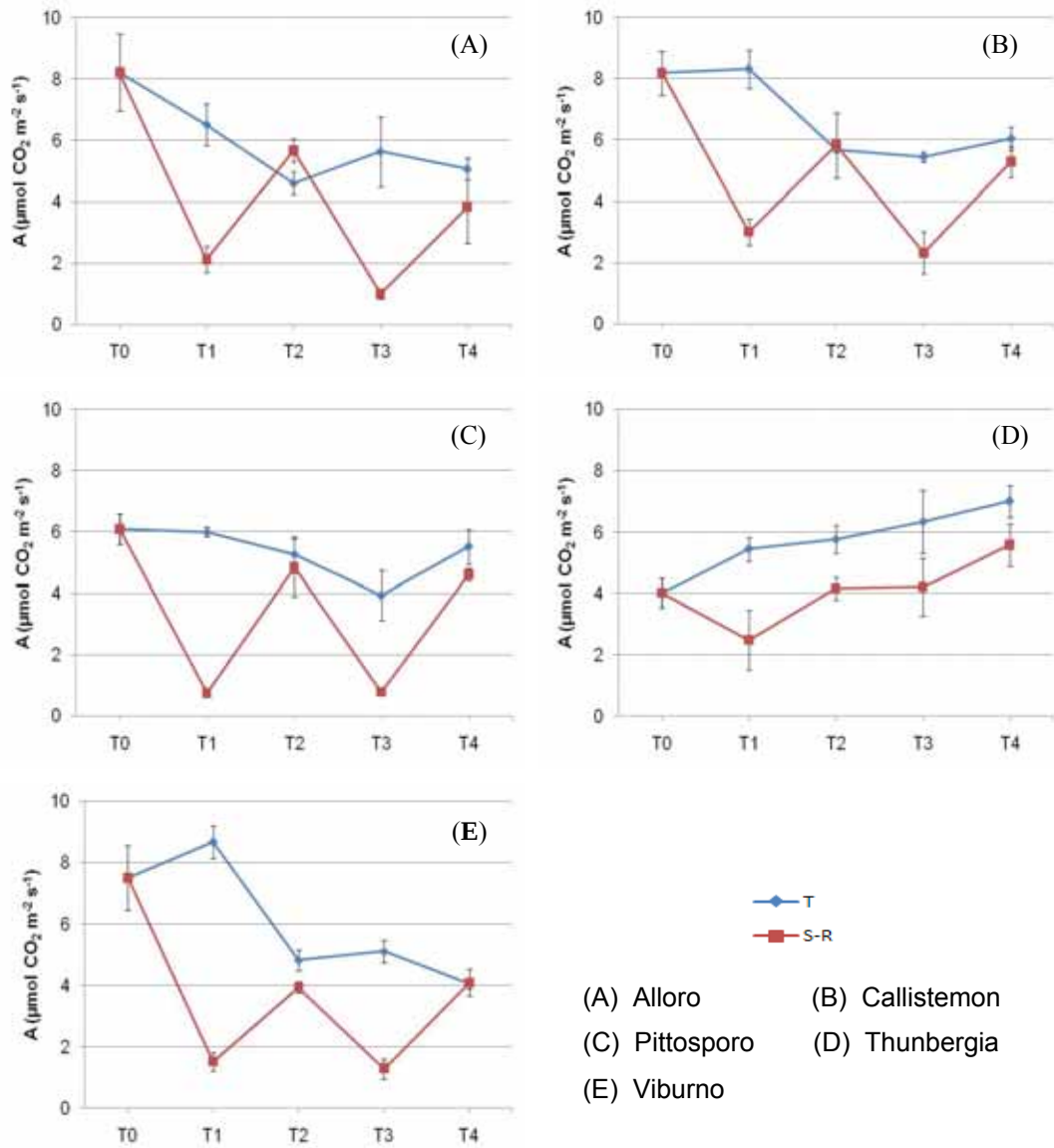
Prova C - fig. 6. Numero di foglie in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



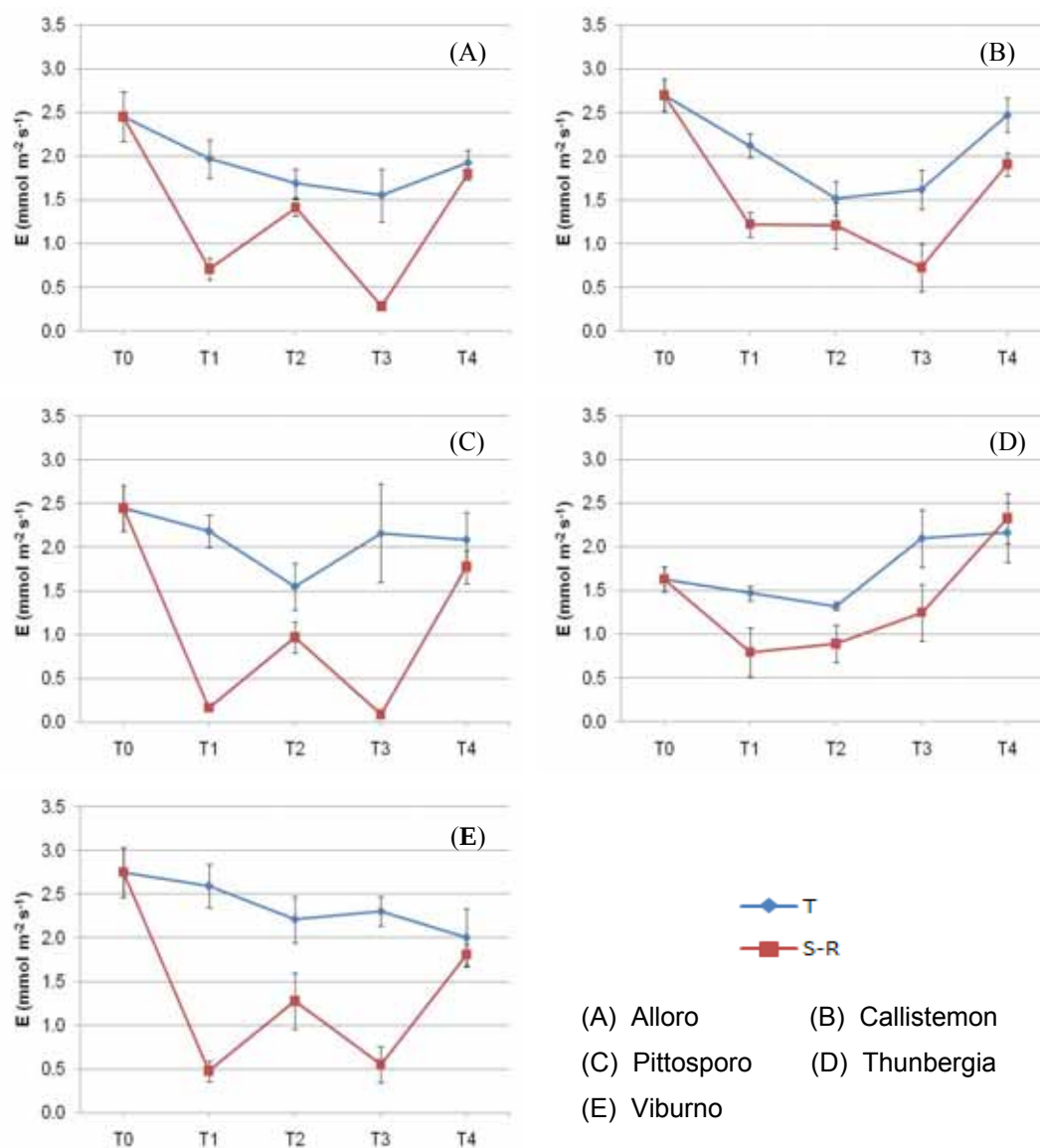
Prova C - fig. 7. Lunghezza delle radici (cm g⁻¹) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



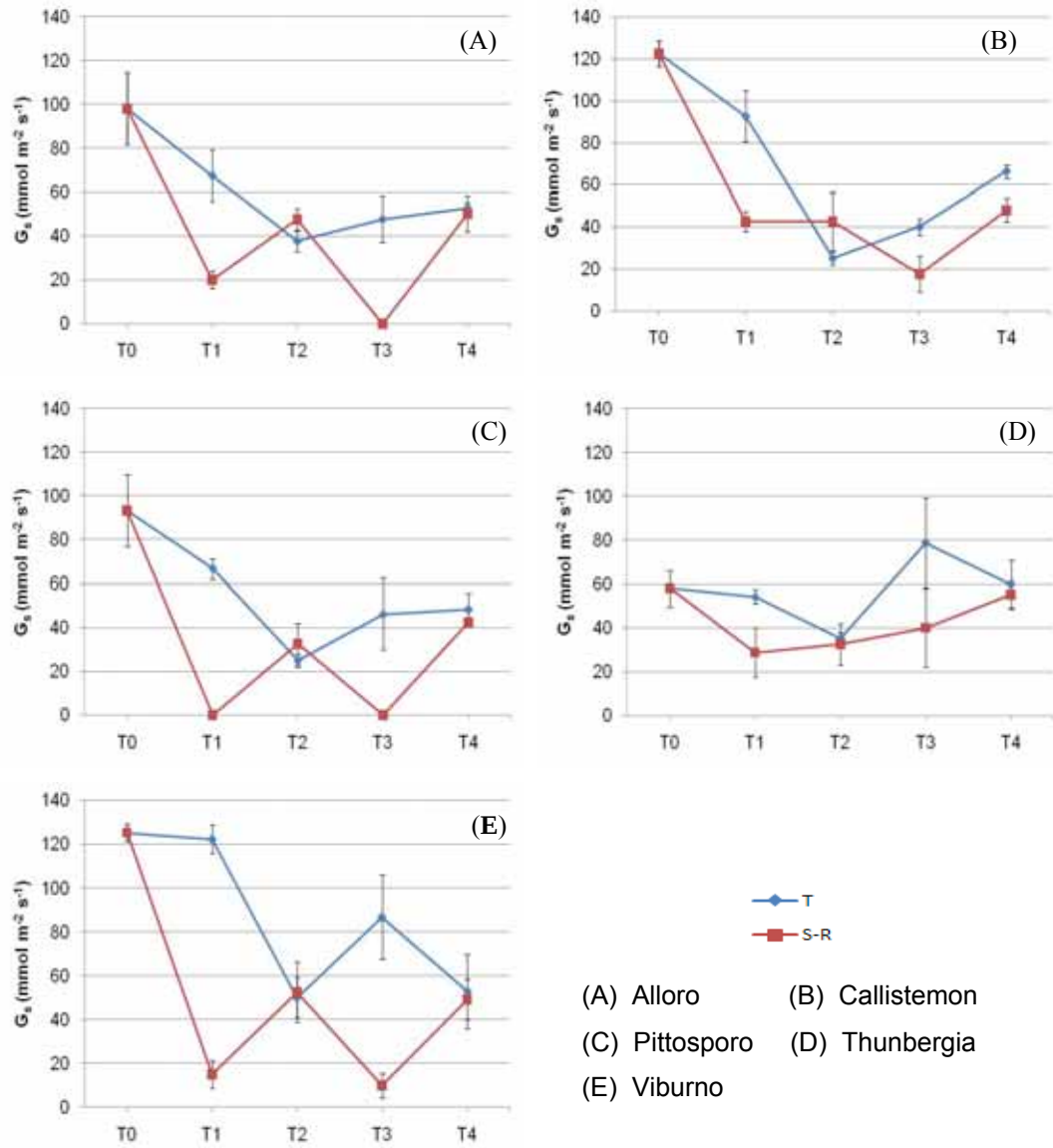
Prova C - fig. 8. Lunghezza complessiva delle radici (m) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui.



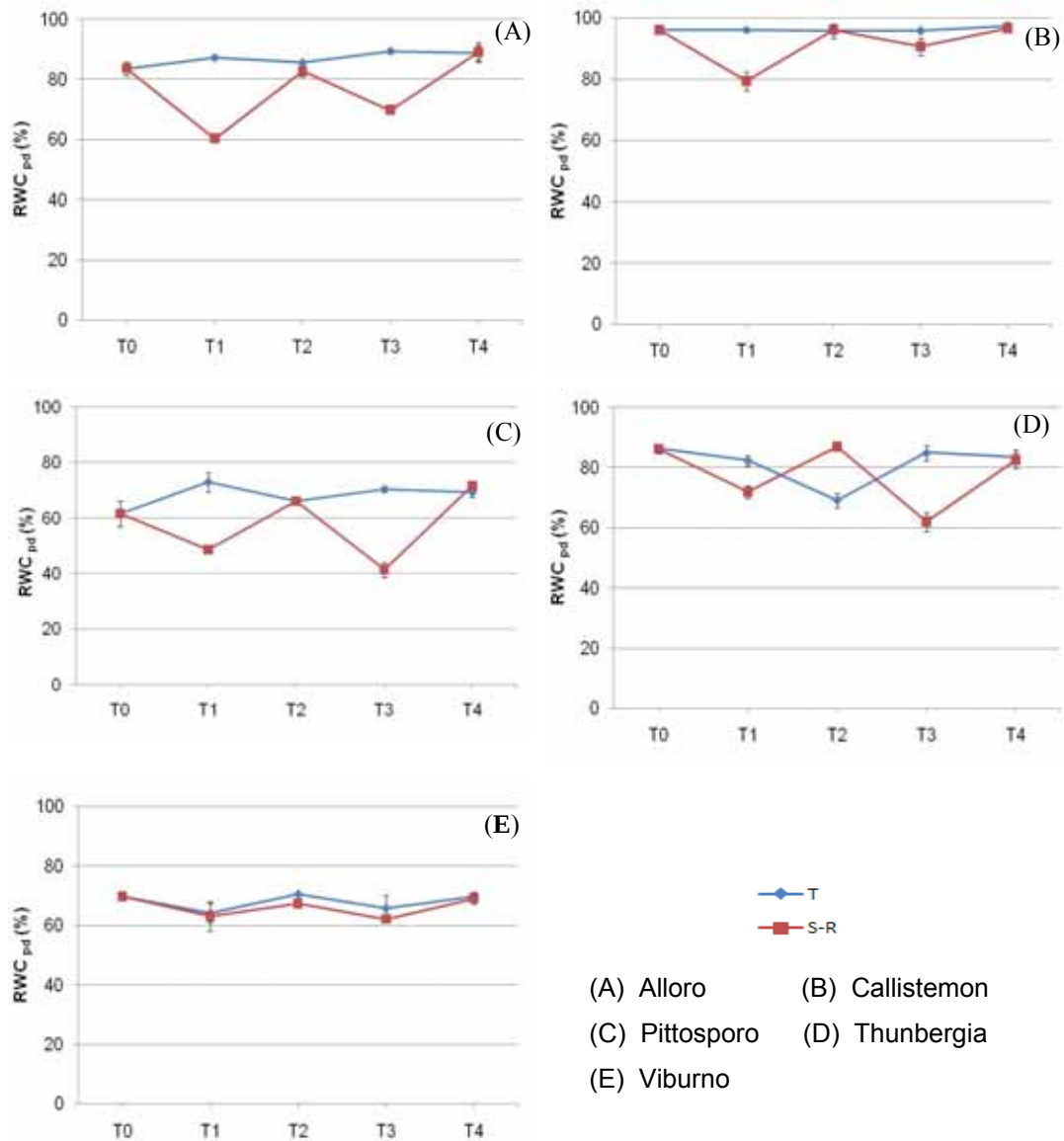
Prova C - fig. 9. Andamento della fotosintesi netta (A) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



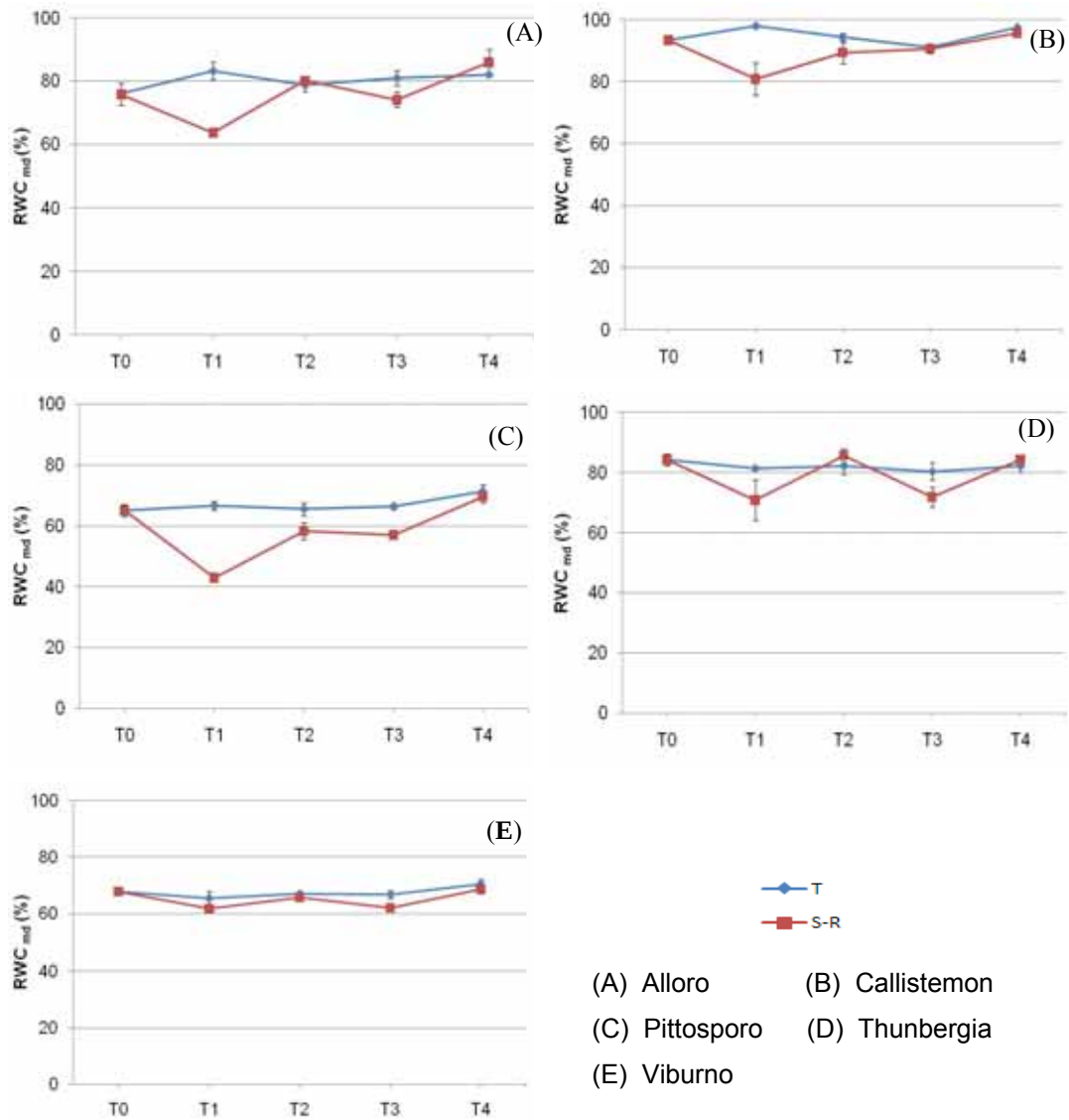
Prova C - fig. 10. Andamento della traspirazione (E) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



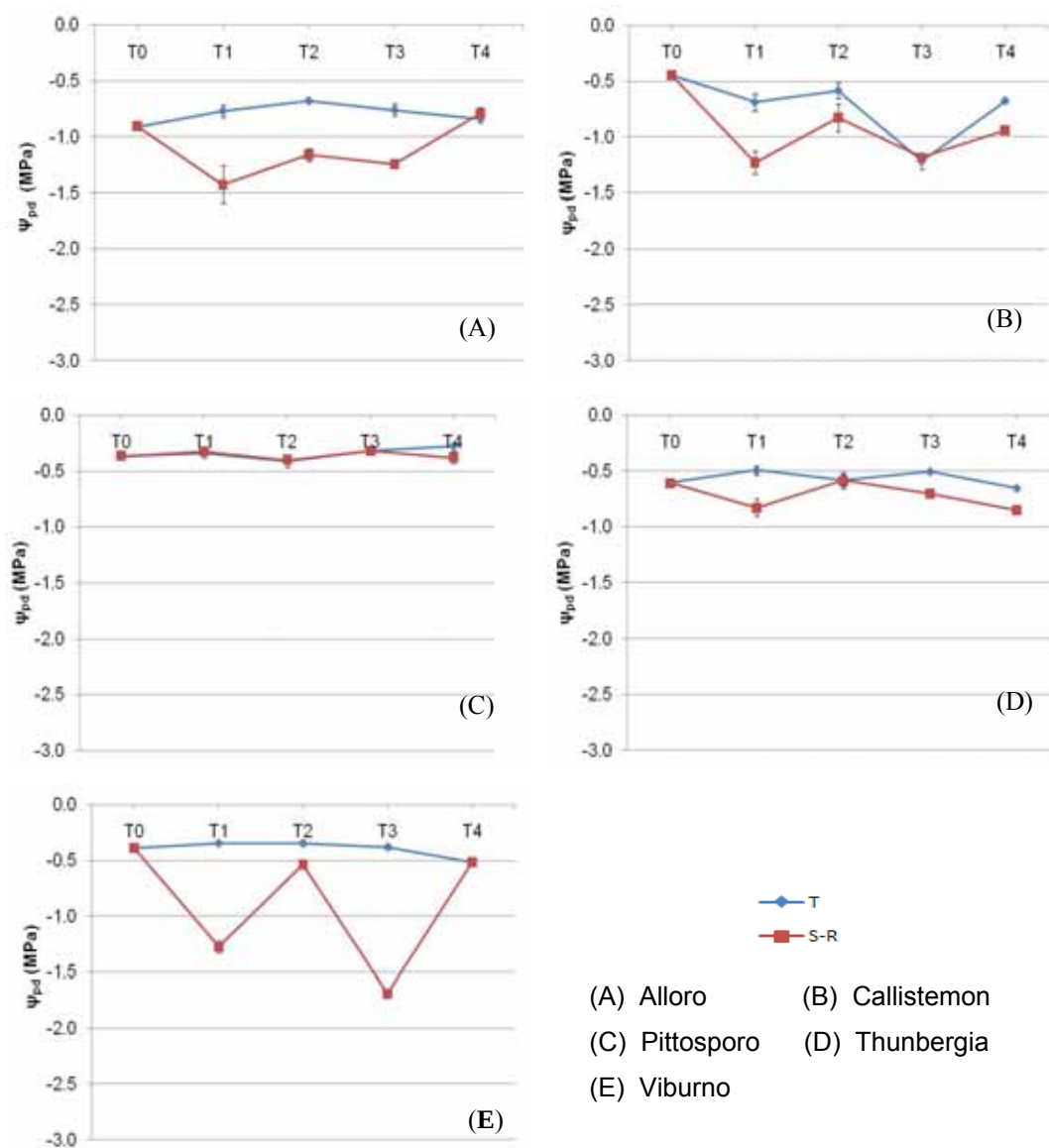
Prova C - fig. 11. Andamento della conduttanza stomatica (G_s) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



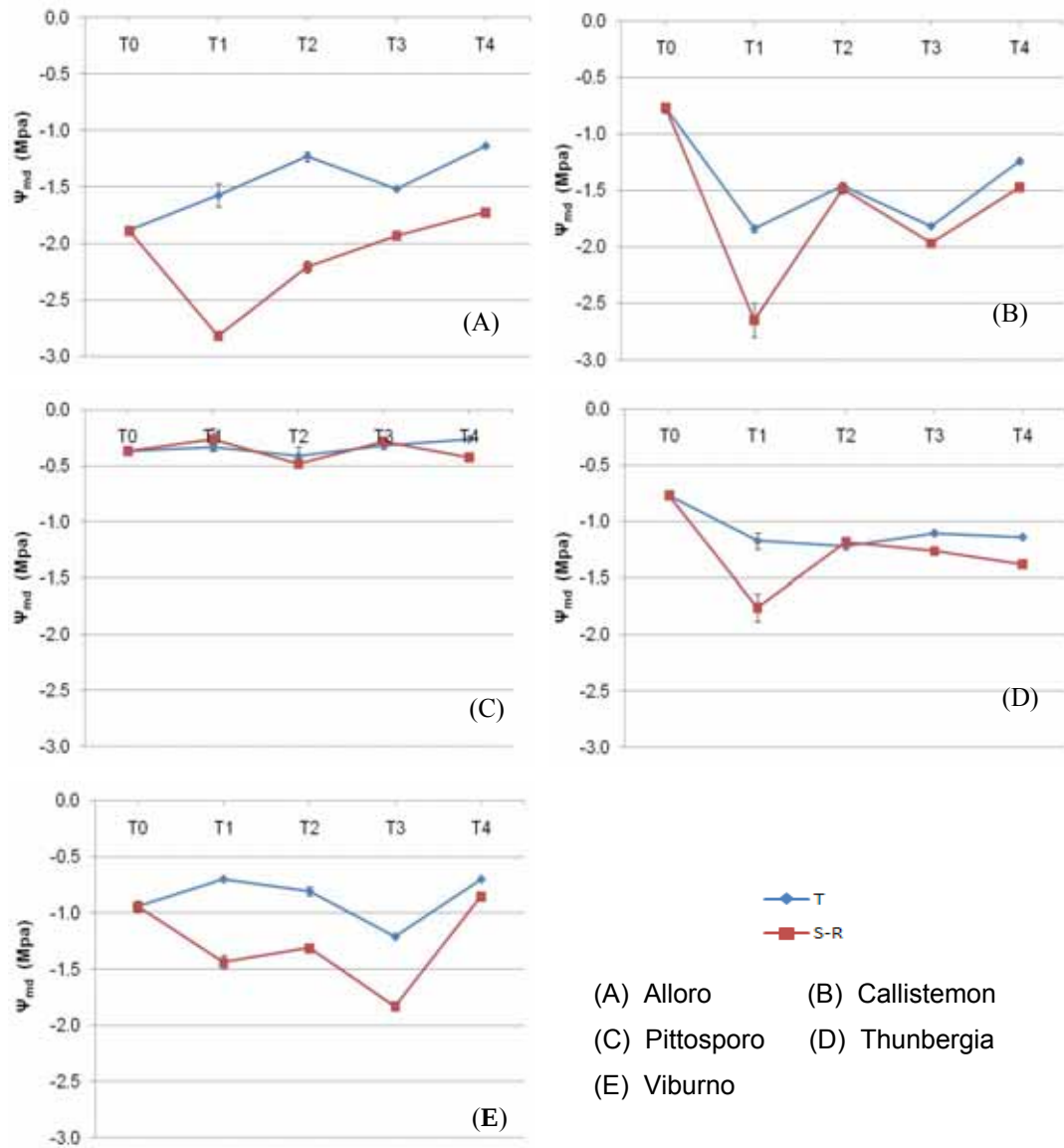
Prova C - fig. 12. Andamento del *Relative Water Content* misurato prima dell'alba (RWC_{pd}) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



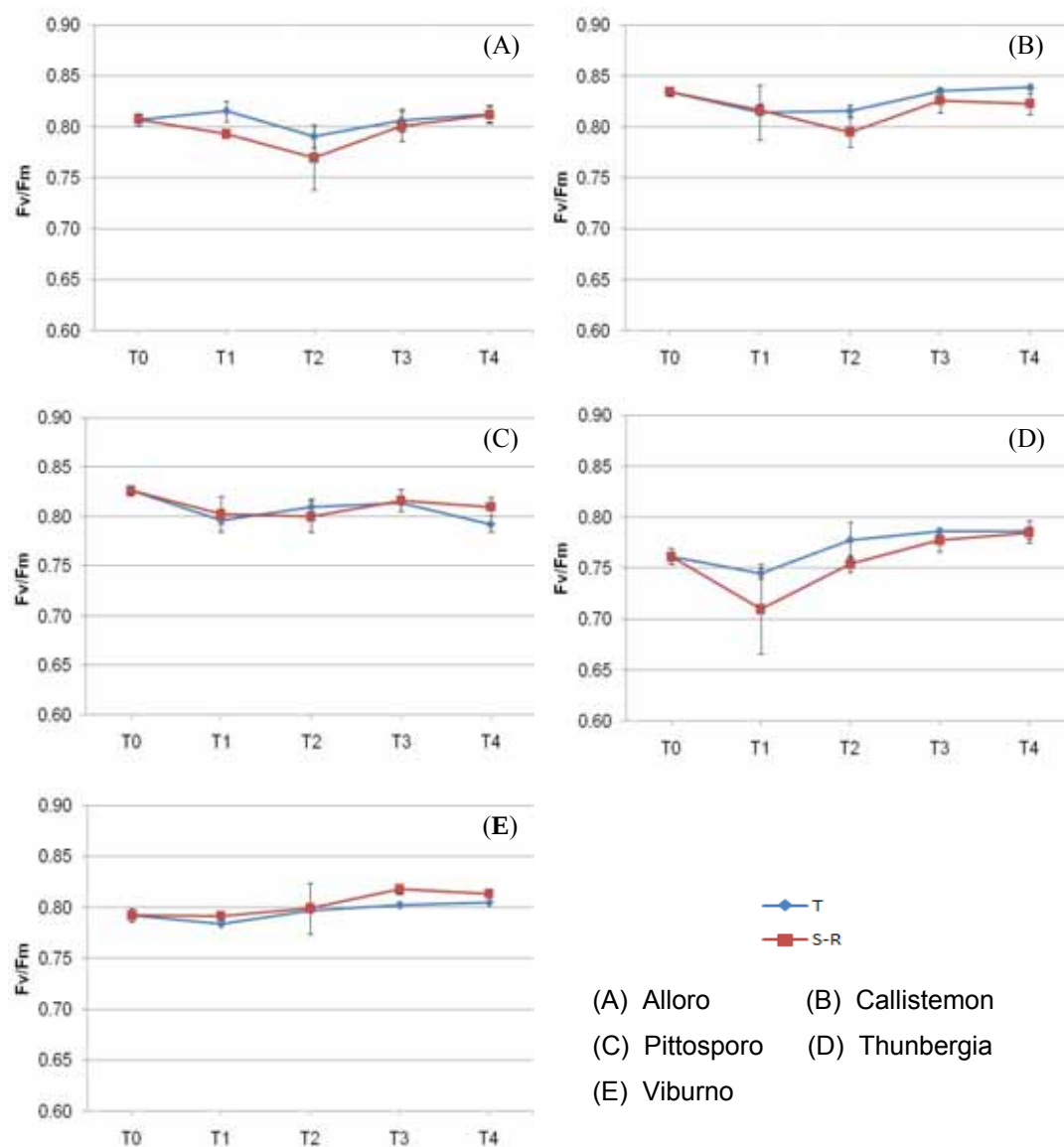
Prova C - fig. 13. Andamento del *Relative Water Content* misurato a mezzogiorno (RWC_{md}) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



Prova C - fig. 14. Andamento del potenziale idrico misurato prima dell'alba (Ψ_{pd}) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



Prova C - fig. 15. Andamento del potenziale idrico misurato a mezzogiorno (Ψ_{md}) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).



Prova C - fig. 16. Andamento dell'efficienza massima apparente del PSII (F_v/F_m) in rapporto alle specie e agli interventi irrigui (medie $\pm$ errore standard).

8. Sintesi conclusiva

Il programma di lavoro sviluppato ha consentito di dare risposte significative sugli effetti esercitati dagli stress idrici su alcune specie ornamentali utilizzate negli spazi a verde in ambiente mediterraneo.

Le ricerche hanno in particolare riguardato due fasi del ciclo biologico delle piante in corrispondenza delle quali queste ultime sono assai sensibili alla ridotta disponibilità di acqua: la germinazione e i primi mesi dell'accrescimento, entrambi coincidenti pertanto con l'attività vivaistica.

Gli obiettivi prefissati e perseguiti con le singole prove sono stati nel complesso raggiunti. Con riferimento alla germinazione sono stati, infatti, acquisiti, in genotipi diversi, elementi utili circa l'influenza esercitata dallo stress idrico sui principali parametri del processo in esame e sull'accrescimento delle plantule originate dai semi differenzialmente stressati. Il comportamento di arbusti ornamentali diversi, sottoposti nei primi mesi del ciclo colturale a stress idrici temporanei o continui di differente entità, ha consentito di valutare la loro tolleranza nei confronti della carenza di acqua nel substrato e di individuare i principali meccanismi morfo-biometrici e fisiologici che sostengono detta tolleranza.

Le prove di germinazione, in particolare, hanno assicurato, tra l'altro, risultati riguardanti il valore limite, affinché il processo si svolga regolarmente, del potenziale osmotico della soluzione impiegata per l'imbibizione dei semi, il comportamento, piuttosto differente, delle cultivar allo studio con riferimento alla tolleranza allo stress idrico nel corso della germinazione stessa, la possibilità, attraverso la adozione di soluzioni con potenziale osmotico lievemente negativo, di poter migliorare la germinazione in termini sia quantitativi che temporali. La scarsa concordanza riscontrata, in rapporto alle cv, tra il loro comportamento nei confronti dello stress idrico in fase di germinazione e l'accrescimento delle relative plantule, sollecita ulteriori verifiche, considerato il notevole interesse che la possibilità di effettuare uno screening precoce, semplice e assai rapido, riveste ai fini della selezione dei genotipi per il carattere in oggetto.

Relativamente al complesso delle prove sugli effetti esercitati, in arbusti ornamentali diversi, dallo stress idrico nelle prime fasi dell'accrescimento, e che hanno preso in esame le modificazioni causate sulla pianta sia da una più o me-

no drastica riduzione degli apporti idrici nel corso dell'intero ciclo colturale sia dalla temporanea sospensione delle irrigazioni, i risultati che emergono con maggiore evidenza e che assumono rilievo sotto il profilo applicativo riguardano in primo luogo il comportamento differenziato delle specie in esame. Queste ultime, infatti, sebbene siano apparse tutte idonee ad essere impiegate anche in quegli ambienti in cui le risorse idriche sono assai limitate, hanno mostrato una differente capacità di valorizzare condizioni di scarsa disponibilità di acqua. L'adattabilità allo stress idrico, in particolare, è apparsa legata fortemente a modificazioni morfo-biometriche e fisiologiche della pianta, che hanno interessato nel primo caso l'apparato fotosintetizzante e quello radicale, nel secondo la conduttanza stomatica.

In ogni caso, un elemento che emerge dalle prove è la capacità delle specie in esame, sia pure in misura diversa, di recuperare, al termine del periodo sfavorevole, la piena efficienza funzionale, come si evince dall'andamento di molti dei processi fisiologici monitorati.

In conclusione tutte le specie studiate sono apparse in grado di assicurare un contributo significativo ai fini della realizzazione di aree a verde, ma la differente risposta delle stesse, in termini di tolleranza agli stress idrici, consiglia, nelle condizioni più ostative, di operare oculate scelte.

9. Bibliografia

- ABRAMS M.D., KUBISKE M.E., 1990. *Photosynthesis and water relations during drought in Acer rubrum L. genotypes from contrasting sites in central Pennsylvania*. Funct. Ecol., 4:727-733.
- ABRIL M., HANANO R., 1998. *Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress*. Acta Oecol., 19(4):377-387.
- ACEVEDO E., HSIAO T.C., HENDERSON D.W., 1971. *Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status*. Plant Physiol., 48:631-636.
- AHMAD S., AHMAD R., ASHRAF M.Y., ASHRAF M., WARAICH E.A., 2009. *Sunflower (Helianthus annuus L.) response to drought stress at germination and seedling growth stages*. Pak. J. Bot., 41(2):647-654.
- ALBUQUERQUE F.M.C., DE CARVALHO N.M., 2003. *Effect of type of environmental stress on the emergence of sunflower (Helianthus annuus L.), soyabean (Glycine max (L.) Merrill) and maize (Zea mays L.) seeds with different levels of vigor*. Seed Sci. Technol., 31:465-467.
- AMÈGLIO T., ARCHER P., COHEN M., VALANCOGNE C., DAUDET F. A., DAYAU S., CRUIZIAT P., 1999. *Significance and limits in the use of predawn leaf potential for tree irrigation*. Plant Soil, 207:155-167.
- ANELLA L.B., WHITLOW T.H., 1998. *Germination of Acer rubrum seeds collected from wet and dry habitats*. Seed Sci. Technol., 26:755-762.
- ANELLA L.B., WHITLOW T.H., 2000. *Photosynthetic response to flooding of Acer rubrum seedlings from wet and dry sites*. Am. Midi. Nat., 143:330-341.
- ANGELOPOULOS K., DICHIO B., XILOYANNIS C., 1996. *Inhibition of photosynthesis in olive trees (Olea europaea L.) during water stress and rewatering*. J. Exper. Bot., 47(301):1093-1100.
- ANJUM T., BAJWA R., 2005. *Importance of germination indices in interpretation of allelochemical effects on seed germination*. Intern. J. Agric. Biol., 7(3):417-419.
- ARAÚJO-ALVES J.P., TORRES-PEREIRA J.M.G., BIEL C., DE HERRALDE F., SAVÉ R., 1999. *Effects of minimum irrigation technique on ornamental parameters of two Mediterranean species used in xerigardening and landscaping*. Acta Hort., 541:1-10.
- ASAMOAH T.E.O., ATKINSON D., 1985. *The effects of (2RS, 3RS)-1-(4-chlorophenyl)-4, 4-dimethyl-2-(1H, 2, 4 triazole-1-yl) pentan-3-ol (Paclobutrazol: PP333) and root-pruning on the growth, water use and response to drought of Colt Cherry rootstocks*. J. Plant Growth Regul., 3:37-45.
- ASARE-BOAMAH N.K., HOFSTRA G., FLETCHER R.A., DUMBROFF E.B., 1986. *Triadimefon protects bean plants from water stress through its effect on abscisic acid*. Pl. Cell Physiol., 27:383-390.
- ASHRAF M., MEHMOOD S., 1990. *Response of four Brassica species to drought stress*. Environ. Exp. Bot., 30:93-100.
- ASHRAF M.Y., AKHTAR K., HUSSAIN F., IQBAL J., 2006. *Screening of different accessions of three potential grass species from Cholistan desert for salt tolerance*. Pak. J. Bot., 38:1589-1597.
- ASHRAF M.Y., NAQVI M.H., KHAN A.H., 1996. *Evaluation of four screening techniques for drought tolerance in wheat (Triticum aestivum L.)*. Acta Agron. Hung., 44:213-220.

- ATKINSON D., CRISP C., 1983. *The effect of some plant growth regulators and herbicides on root system morphology and activity*. Acta Hort., 136:21-28.
- AUGÉ R.M., STODOLA A.J.W., GEALY D.M., 1990. *Turgor maintenance in Rosa rugosa grown at three levels of nitrogen and subjected to drought*. J. Environ. Hort., 8(3):108-112.
- AUGÉ R.M., STODOLA A.J.W., MOORE J.L., KLINGEMAN W.E., DUAN X., 2003. *Comparative dehydration tolerance of foliage of several ornamental crops*. Sci. Hort., 98:511-516.
- BAÑÓN S., FERNANDEZ J.A., FRANCO J.A., TORRECILLAS A., ALARCÓN J.J., SÁNCHEZ-BLANCO M.J., 2004. *Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of Lotus creticus plants*. Sci. Hort., 101:333-342.
- BAÑÓN S., OCHOA J., GONZÁLEZ A., 2001. *Manipulation of oleander growth, development and foliage colour by paclobutrazol and ethephon*. Gartenbauwissenschaft, 66:123-132.
- BARBIERI G., DE PASCALE S., 1992. *Salinità dell'acqua d'irrigazione e colture ortofloricole*. Colture Protette, 2:75-81.
- BARTELS D., SUNKAR R., 2005. *Drought and salt tolerance in plants*. Crit. Rev. Plant Sci., 24:23-58.
- BAUERLE W.L., DUDLEY J.B., GRIMES L.W., 2003. *Genotypic variability in photosynthesis, water use, and light absorption among Red and Freeman Maple cultivars in response to drought stress*. J. Am. Soc. Hortic. Sci., 128(3):337-342.
- BEADLE C.L., TURNER N.C., JARVIS P.G., 1978. *Critical water potential for stomatal closure in Sitka spruce*. Physiol. Plant, 4:160-163.
- BEERLING D.J., KELLY C.K., SALISBURY E.J., 1997. *Stomatal density of temperature woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data*. Am. J. Bot. 84:1572-1583.
- BEGG J.E., 1980. *Morphological adaptation of leaves to water stress*. In: TURNER N.C., KRAMER R.J. (eds). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. JOHN WILEY & SONS, New York, pp. 33-42.
- BEGG J.E., TURNER N.C., 1976. *Crop water deficits*. Adv. Agron., 28:161-217.
- BERNACCHIA G., SALAMINI F., BARTELS D., 1996. *Molecular characterization of the rehydration process in the resurrection plant Craterostigma plantagineum*. Plant Physiol., 111:1043-1050.
- BEROVA M., ZLATEV Z., 2003. *Physiological response of paclobutrazol-treated triticale plants to water stress*. Biol. Plant., 46:133-136.
- BEWLEY J.D., 1979. *Physiological aspects of desiccation tolerance*. Annu. Rev. Plant Physiol. 30:195-238.
- BIASI R., COSTA G., SUCCI F., NISHIJIMA C., MARTIN G.C., 1989. *Paclobutrazol and root zone water content influence peach seedling behavior*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 114:923-926.
- BLAKER N.S., MACDONALD J.D., 1981. *Predisposing effects of soil moisture extremes on the susceptibility of rhododendron to Phytophthora root and crown rot*. Phytopathology, 71:831-834.
- BLUM A., 1974. *Genotypic responses in sorghum to drought stress. II. Leaf tissue water relations*. Crop Sci., 14:691-692.

- BLUM A., 1997. *Crop responses to drought and the interpretation of adaptation*. In: BEL-HASSEN E. (eds). *Drought Tolerance in Higher Plants*. Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 57-70.
- BLUM A., SULLIVAN C.Y., 1974. *Leaf water potential and stomatal activity in sorghum and influenced by soil moisture stress*. *Isr. J. Bot.*, 23:14-19.
- BOMBELLI A., GRATINI L., 2003. *Interspecific differences of leaf gas exchange and water relations of three evergreen Mediterranean shrub species*. *Photosynthetica*, 41:619-625.
- BONVISSUTO G.L., BUSO C.A., 2007. *Germination of grasses and shrubs under various water stress and temperature conditions*. *Phyton*, 76:119-131.
- BOYER J.S., 1970. *Leaf enlargement and metabolic rates in corn, bean and sunflower at various leaf water potential*. *Plant Physiol.*, 46:233-235.
- BOYER J.S., 1982. *Plant productivity and environment*. *Science*, 218:443-448.
- BOYER J.S., 1985. *Water transport*. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 36:473-516.
- BOYER J.S., SILK W.K., 2004. *Hydraulics of plant growth*. *Func. Plant Biol.*, 31:761-773.
- BROWN K.W., JORDAN W.R., THOMAS J.C., 1976. *Water stress induced alterations of stomatal response to decreases in leaf water potential*. *Physiol. Plant.*, 37:1-5.
- CABALLERO M., CID M.C., 1993. *Development of new ornamentals from Canary island native plants as alternative crops for mediterranean areas*. *Agriculture*, 2:163-167.
- CALDWELL M.M., 1976. *Root extension and water absorption*. pp. 63-85. In: LANGE O.L., KAPPEN L., SCHULZE E.D. (eds). *Ecological Studies Vol. 19. Water and Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- CARPITA N., SUBULARSE D., MONTEZINOS D., DELMER D.P., 1979. *Determination of the pore size of cell walls of living plant cells*. *Science*, 205:1144-1147.
- CARROW R.N., 2006. *Can we maintain turf to customers satisfaction with less water?* *Agr. Water Manag.*, 80:117-131.
- CASTELL C., TERRADAS J., TENHUNEN J.D., 1994. *Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plant shoots of Arbutus unedo L. & Quercus ilex L.* *Oecologia*, 98:201-211.
- CERNY T.A., KOPP K.L., JOHNSON M., 2002. *Efficient irrigation of trees and shrubs*. HG-523 Utah State University Cooperative USDA Extension Electronic Publishing.
- CHAVES M.M., MAROCO J.P., PEREIRA J.S., 2003. *Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant*. *Funct. Plant Biol.*, 30:239-264.
- CLARKE J.M., 1986. *Effect of leaf rolling on leaf water loss in Triticum spp.* *Can. J. Plant. Sci.*, 66:885-891.
- CLARY J., SAVÉ R., BIEL C., DE HERRALDE F., 2004. *Water relations in competitive interactions of Mediterranean grasses and shrubs*. *Ann. Appl. Biol.*, 144:149-155.
- CLEVERLY J.R., SMITH S.D., SALA A., DEVITT D.A., 1997. *Invasive capacity of Tamarix ramosissima in a Mojave Desert floodplain: the role of drought*. *Oecologia*, 111:12-18.
- COLLIN P., 2001. *L'adaptation au milieu chez les plantes vasculaires*. *L'Année Biologique*, 40:21-42.

- COLOM M.R., VAZZANA C., 2003. *Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants*. Environ. Exp. Bot., 49:135-144.
- CÔME D., 1970. *Les obstacles á la germination*. Masson, Paris.
- COMSTOCK J.P., 2002. *Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration*. J. Exp. Bot., 53:195-200.
- CORLETT J.E., JONES H.G., MASSACCI A., MASOJIDEK J., 1994. *Water deficit, leaf rolling and susceptibility to photoinhibition in field grown sorghum*. Physiol. Plant., 92:423-430.
- CORNIC G., MASSACCI A., 1996. *Leaf photosynthesis under drought stress*. In: BAKER N.R. (eds). *Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands, pp. 347-366.
- COSTELLO L.R., JONES K.S., 1994. *Water use classification of landscape species*. University of California, Cooperative Extension.
- CRAFTS A.S., 1968. *Water Deficits and Physiological Processes*. In: KOZLOWSKI T.T. (eds). *Water Deficits and Plant Growth*, Academic Press, New York and London, pp. 85-133.
- DAMESIN C., RAMBAL S., 1995. *Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (Quercus pubescens) during a severe summer drought*. New Phytol., 131:159-167.
- DAVIS S.D., MOONEY H.A., 1986. *Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs*. Oecologia, 70:527-535.
- DERERA N.F., MARSHALL D.R., BALAAM L.N., 1969. *Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats*. Expl. Agric., 5:327-337.
- DOORENBOS J., PRUITT W.O., 1975. *Guidelines for predicting crop water requirements*. Roma: FAO, pp. 179.
- DOSMANN M.S., ILES J.K., GRAVES W.R., 1999. *Drought avoidance in Katsura by drought-induced leaf abscission and rapid refoliation*. HortSci., 34:871-874.
- DUBETZ S., 1969. *An unusual photonastism induced by drought in Phaseolus vulgaris*. Can. J. Bot., 47:1640-1641.
- EFEÖĞLU B., EKMEKÇİ Y., ÇİÇEK N., 2009. *Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery*. S. Afr. J. Bot., 75:34-42.
- EHLERINGER J., BJÖRKMAN O., MOONEY H.A., 1976. *Leaf pubescence effects on absorbance and photosynthesis in a desert shrub*. Science, 192:376-377.
- EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., 1978. *Leaf Hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub*. Oecologia, 37:183-200.
- EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., 1983. *Productivity of desert and mediterranean-climate plants*. In: LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (eds). *Physiological Plant Ecology IV*. Springer, Berlin, pp. 205-231.
- EKMEKÇİ Y., BOHMS A., THOMSON J.A., MUNDREE S.G., 2005. *Photochemical and antioxidant responses in the leaves of Xerophyta viscosa Baker and Digitaria sanguinalis L. under water deficit*. Zeitschrift für Naturforschung, 60(C):435-443.
- EL MIDAOU M., TALOUIZTE A., BENBELLA M., SERIEYS H., GRIVEAU Y., BERVILLÉ A., 2001. *Effect of osmotic pressure on germination of sunflower seed (Helianthus annuus L.)*. Helia, 24(35):129-134.

- ELEMER M.I., 1991. *Effect of storage condiction (T deg C and RH%) and packaging materials on germination percentage of onion and sunflower seed*. Ann. Agric. Sci., 29:657-699.
- EMMERICH W.E., HARDEGREE S.P., 1990. *Polyethylene Glycol solution contact effects on seed germination*. Agron. J., 82:1103-1107.
- ENNAJEH M., VADEL A.M., COCHARD H., KHEMIRA H., 2010. *Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar*. J. Hort. Sci. Biotechnol., 85(4):289-294.
- ERBAUGH D.K., WINDHAM M.T., STODOLA A.J.W., AUGK R.M., 1995. *Light intensity and drought stress as predisposition factors for dogwood anthracnose*. J. Environ. Hort., 13(4):186-189.
- EVENARI M., SHANAN L., TADMOR N., 1971. *The Negev-The challenge of a desert*. Cambridge Mass., Harvard University Press.
- FERGUSON B.K., 1987. *Water-conservation methods in urban landscape irrigation: an exploratory overview*. Water Resour. Bull., 23:147-152.
- FERNÁNDEZ J.A., BALENZATEGUI L., BAÑÓN S., FRANCO J.A., 2006. *Induction of drought tolerance by paclobutrazol and irrigation deficit in Phyllirea angustifolia during the nursery period*. Sci. Hort., 107:277-283.
- FERRIS R., NIJS I., BEAEGHE T., IMPENS I., 1996. *Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer*. Ann. Bot., 78:489-497.
- FISCHER R.A., TURNER, N.C., 1978. *Plant productivity in the arid and semiarid zones*. Annu. Rev. Plant Physiol., 29:277-317.
- FITTER A.H., HAY R.K.M., 1987. *Environmental physiology of plants*. (2nd eds). Academic press, New York.
- FLETCHER R.A., GILLEY A., SANKHALA N., DAVIS T.D., 2000. *Triazoles as plant growth regulators and stress protectants*. Hortic. Rev., 24:55-138.
- FLEXAS J., ESCALONA J.M., MEDRANO H., 1998. *Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves*. Aust. J. Plant Physiol., 25:893-900.
- FLEXAS J., MEDRANO H., 2002. *Energy dissipation in C₃ plants under drought*. Funct. Plant Biol., 29:1209-1215.
- FORNES F., BELDA R.M., CARRIÓN C., NOGUERA V., GARCÍA-AGUSTÍN P., ABAD M., 2007. *Pre-conditioning ornamental plants to drought by means of saline water irrigation as related to salinity tolerance*. Sci. Hortic., 113:52-59.
- FRANCO J.A., MARTÍNEZ-SÁNCHEZ J.J., FERNÁNDEZ J.A., BAÑÓN S., 2006. *Selection and nursery production of ornamental plants for landscaping and xerogardening in semi-arid environments*. J. Hort. Sci. Biotec., 81:3-17.
- FRANK A.B., POWER J.F., WILLIS W.O., 1973. *Effect of temperature and plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance, and leaf water potential in spring wheat*. Agron. J., 65:777-780.
- GAFF D.F., 1971. *Desiccation tolerant flowering plants in southern Africa*. Science, 174:1033-1034.
- GAFF D.F., 1980. *Protoplasmic tolerance of extreme water stress*. In: TURNER & KRAMER (eds). Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley Interscience, New York, pp. 89-103.

- GAFF D.F., 1981. *The biology of resurrection plants*. In: PATE J.S., McCOMB A.J. (eds). *The biology of Australian plants*. Univ. W Australia Press, Perth, pp. 114-146.
- GAFF D.F., 1987. *Desiccation-tolerant plants in South America*. *Oecologia*, 74:133-136.
- GAFF D.F., 1989. *Responses of desiccation tolerant "resurrection" plants to water stress*. In: KREEB K.H., RICHTER H., HINCKLEY T.M. (eds). *Structural and functional responses to environmental stresses*. SPB Acad. Publ. Bv, The Hague, pp. 255-268.
- GALMÉS J., CIFRE J., MEDRANO H., FLEXAS J., 2005b. *Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms*. *Oecologia*, 145:21-31.
- GALMÉS J., FLEXAS J., KEYS A.J., CIFRE J., MITCHELL R.A.C., MADGWICK P.J., HASLAM R.P., MEDRANO H., PARRY M.A.J., 2005a. *Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves*. *Pl. Cell Environm.*, 28:571-579.
- GALMÉS J., FLEXAS J., SAVÉ R., MEDRANO H., 2007. *Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth form and leaf habits: responses to water stress and recovery*. *Plant Soil*, 290:139-155.
- GALMÉS J., MEDRANO H., SAVÉ R., FLEXAS J., 2006. *Ecophysiological responses to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery*. *Plant Soil*, 290:139-155.
- GÁLMEZ J., RIBAS-CARBÓ M., MEDRANO H., FLEXAS J., 2007. *Response of leaf respiration to water stress in Mediterranean species with different growth form*. *J. Arid. Environ.*, 68:206-222.
- GARCÍA-NAVARRO M.C., EVANS R.Y., SAVÉ R., 2004. *Estimation of relative water use among ornamental landscape species*. *Sci. Hort.*, 99:163-174.
- GATES D.M., 1968. *Transpiration and leaf temperature*. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 19:211-238.
- GHEBREHIWOT H.M., KULKARNI M.G., KIRKMAN K.P., VAN STADEN J., 2008. *Smoke-water and a smoke-isolated butenolide improve germination and seedling vigour of Eragrostis tef (Zucc.) Trotter under high temperature and low osmotic potential*. *J. Agron. Crop Sci.*, 194:270-277.
- GHIYASI M., MIYANDOAB M.P., TAJBAKSH M., SALEHZADE H., MESHKAT M.V., 2008. *Influence of different osmopriming treatments on emergency and yield of maize (Zea mays L.)*. *Res. J. Biol. Sci.*, 3:1452-1455.
- GLEICK P., 1998. *Water in crisis: paths to sustainable water use*. *Ecol. Appl.*, 8(3):571-579.
- GRACE J., 1999. *Environmental controls of gas exchange in tropical rain forests*. In: PRESS M.C., SCHOLES J.D., BARKER M.G. (eds). *Physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 367-389.
- GRAMMATIKOPOULOS G., KYPARISSIS A., MANETAS Y., 1995. *Seasonal and diurnal gas exchange characteristics and water relations of the drought semi-deciduous shrub Phlomis fruticosa L. under Mediterranean field conditions*. *Flora* 190:71-78.
- GUCCI R., 2003. *Ecofisiologia*. Edizioni Edagricole, Olevia, pp. 77-89.
- GUCCI R., MASSAI R., CASANO S., MAZZOLENI S., 1999. *Seasonal changes in the water relations of Mediterranean co-occurring woody species*. *Plant Biosyst.*, 133(2):117-128.
- HELLEBUST J.A., 1976. *Osmoregulation*. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 27:485-505.

- HENZELL R.G., MCCREE K.J., VAN BAVEL C.H.M., SCHERTZ K.F., 1976. *Sorghum genotype variation in stomatal sensitivity of leaf water deficit*. Crop Sci., 16:660-662.
- HILAIRE R.S., ARNOLD M.A., WILKERSON D.C., DEVITT D.A., HURD B.H., LESIKAR B.J., LOHR V.I., MARTIN C.A., McDONALD G.V., MORRIS R.L., PITTENGER D.R., SHAW D.A., ZOLDOSKE D.A., 2008. *Efficient water use in residential urban landscapes*. HortSci., 43(7):2081-2092.
- HINCKLEY T.M., DUHME F., HINCKLEY A.R., RICHTER H., 1980. *Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity*. Plant Cell Environ., 3:131-140.
- HITCHMOUGH J., 2004. *Philosophical and practical challenges to the design and management of planting in urban greenspace in the 21st century*. Acta Hort., 643:97-103.
- HSIAO T.C., 1973. *Plant responses to water stress*. Ann. Rev. Plant Physiol., 24:519-570.
- HSIAO T.C., 1981. *Effects of drought stress on crop plants*. In: A conference on biosalinity the problem of salinity in agriculture: a conference of Egyptian, Israeli and American scientists. University of California, Davis, September 1-4, pp.72-76.
- HSIAO T.C., ACEVEDO E., FERERES E., HENDERSON D.W., 1976. *Water stress, growth and osmotic adjustment*. Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B., 273:479-500.
- HSIAO T.C., ACEVEDO E., HENDERSON D.W., 1970. *Maize leaf elongation: continuous measurements and close dependence on plant water status*. Science, 168:590-591.
- HU F.D., JONES R.J., 2004. *Effects of plant extracts of Bothriochloa pertusa and Urochloa mosambicensis on seed germination and seedling growth of Stylosanthes hamata cv. Verano and Stylosanthes scabra cv. Seca*. Aust. J. Agric. Res., 48:1257-1264.
- HUANG B., FRY J.D., 1999. *Turfgrass evapotranspiration*. J. Crop Prod., 2:317-333.
- HUXLEY A., GRIFFITHS M., LEVY M. (EDS). 1992. *The New RHS Dictionary of Gardening*. London: Macmillan
- ILJIN W.S., 1957. *Drought resistance in plants and physiological processes*. Annu. Rev. Plant Physiol., 8:257-254.
- IPCC, 2007. *Summary for policymakers of climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- JACKSON R.D., IDSO S.B., REGINATO R.J., PINTER P.J., 1981. *Canopy temperature as a crop water stress indicator*. Water Resour. Res., 17:1133-1138.
- JACKSON S.T., OVERPECK J.T., 2000. *Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary*. The Paleontological Society, 26(4):194-220.
- JIANG Y., HUANG B., 2001. *Osmotic adjustment and root growth associated with drought preconditioning-enhanced heat tolerance in Kentucky bluegrass*. Crop Sci., 41:1168-1173.
- JIMÉNEZ R., CABALLERO M., 1990. *El riego y la fertilización*. In: JIMÉNEZ R., CABALLERO M. (eds). *El cultivo industrial de plantas en Maceta*. Ediciones de Horticultura S.L., Barcelona, pp. 101-122.
- JOFFRE R., RAMBAL S., DAMESIN C., 1999. *Functional attributes in Mediterranean-type ecosystem*. In: PUGNAIRE F.I., VALLADARES F. (eds). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker Inc. New York, Basel, pp. 347-380.

- JOHNSON D.A., RUMBAUGH M.D., ASAY K.H., 1981. *Plant improvement for semi-arid rangelands: possibilities for drought resistance and nitrogen fixation*. Plant Soil, 58:279-303.
- JOHNSON H.B., 1975. *Plant pubescence. Ecological perspective*. Bot. Rev., 41:233-258.
- JONES H.G., 1977. *Transpiration in barley line with differing stomal frequencies*. J. Exp. Bot., 28:162-168.
- JONES H.G., 1980. *Interaction and integration of adaptive responses to water stress: the implications of an unpredictable environment*. In TURNER & KRAMER (eds). *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley, New York, pp. 353-365.
- JONES H.G., 1983. *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- JONES H.G., 1998. *Stomatal control of photosynthesis and transpiration*. J. Exp. Bot., 49:387-398.
- JONES H.G., JONES M.B., 1989. *Introduction: some terminology and common mechanisms*. In: JONES H.G., FLOWERS T.J., JONES M.B. (eds). *Plants Under Stress*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-10.
- JONES M.M., TURNER T.C., 1978. *Osmotic adjustment in leaves of sorghum on response to water deficits*. Plant. Physiol., 25: 591-597.
- JORDAN W.R., RITCHIE J.T., 1971. *Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton*. Plant Physiol., 48:783-788.
- KADIOGLU A., TERZI R., 2007. *A dehydration avoidance mechanism: Leaf rolling*. Bot. Rev., 73(4):290-302.
- KEARNEY T.H., SHANTZ H.L., 1911. *The water economy of dryland crops*. Year Book of the U.S. Department of Agriculture, 10:351-362.
- KELLIHER F.M., JACKSON R., 2001. *Evaporation and the water balance*. In: STURMAN A., SPRONKEN-SMITH R. (eds). *The Physical Environment*. Oxford University Press. Melbourne.
- KJELGREN R.K., 2000. *Water conservation in urban landscapes*. Hort. Sci., 35:1037-1040.
- KOZLOWSKI Y.T., 1964. *Water metabolism in plants*. Harper and Row, Publisher, New York: 106.
- KOZLOWSKI Y.T., 1976. *Water supply and leaf shedding*. In: KOZLOWSKI T.T. (eds). *Water Deficits and Plant Growth*, Vol. IV. Academic Press, New York, pp.191-231
- KRAMER P.J., 1969. *Plant and soil water relationships*. New York: McGraw-Hill Book Co.
- KRAMER P.J., BOYER J.S., 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- LAFOND G.P., BAKER R.J., 1986. *Effects of temperature, moisture stress, and seed size on germination of nine spring wheat cultivars*. Crop Sci., 26:563-567.
- LAMBERS H., CHAPIN F.S., PONS T.L., 1998. *Plant Physiology Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- LARCHER W., 1975. *Physiological plant ecology*. Berlin: Springer-Verlag.
- LARCHER W., 1995. *Physiological plant ecology*. Ecophysiology and stress physiology of functional groups (3rd eds), pp. 528. New York: Springer.

- LARCHER W., 2000. *Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants*. Plant Biosystems, 134:279-295.
- LAW B.E., WILLIAMS M., ANTHONI P.M., BALDOCHI D.D., UNSWORTH M.H., 2000. *Measuring and modelling seasonal variation of carbon dioxide and water vapour exchange of a Pinus ponderosa forest subject to soil water deficit*. Global Change Biol., 6:613-630.
- LAWLOR D.W., 1983. *Integration of biochemical processes in the physiology of water-stressed plants*. In: MARELLE R., CLIJSTERS H., VAN POUCKE M. (eds). *Effects of stress on photosynthesis*. W. Junk Publisher, London.
- LAWLOR, D.W., CORNIC C., 2002. *Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants*. Plant Cell Environ., 25:275-294.
- LEE-STADELMANN O.Y., STADELMANN E.J., 1976. *Cell permeability and water stress*. In: LANGE O.L., KAPPEN L., SCHULZE E.D., (eds). *Water and plant life: problems and modern approaches*. Springer. Berlin, pp. 268-280.
- LEFFLER A.J., 2005. *Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants*. Ecology, 86(3):633-642.
- LENZI A., FAMBRINI M., BAROTTI S., PUGLIESI C., VERNIERI P., 1995. *Seed germination and seedling growth in a wilted mutant of sunflower (Helianthus annuus L.): effect of abscisic acid and osmotic potential*. Environ. Exp. Bot., 35:427-434.
- LEVITT J., 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. (2nd eds), vols. I & II. New York: Academic Press.
- LEVITT J., SULLIVAN C.Y., KIRULL E., 1960. *Some problems in drought resistance*. Bull. Res. Coun. Israel, 8(D):173-180.
- LI R., GUO P., MICHAEL B., STEFANIA G., 2006. *Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley*. Agriculture in Sciences in China, 5:751-757.
- LICHTENTHALER H. K., 1998. *The stress concept in plants: an introduction*. In: CSERMEY P. (eds). *Stress of Life: From molecules to man*. Ann. Of New York Acad. Sci., 851:187-198.
- LIETH H., 1975. *Modelling the primary productivity of the world*. In: LIETH H. & WHITTAKER R.H. (eds). *Primary productivity of the biosphere*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 237-283.
- LIMA A.L.S., DA MATTA F.M., PINHEIRO H.A., TOTOLA M.R., LOUREIRO M.E., 2002. *Photochemical responses and oxidative stress in two clones of Coffea canephora under water deficit conditions*. Environ. Exp. Bot., 47:239-247.
- LIPTAY A., TAN C.S., 1985. *Effect of various levels of available water on germination of polyethylene glycol (PEG) pretreated tomato seeds*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 110:748-751.
- LIZANA C., WENTWORTH M., MARTINEZ J.P., VILLEGAS D., MENESES R., MURCHIE E.H., PASTENES C., LERCARI B., VERNIERI P., HORTON P., 2006. *Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: I. Effects of drought on yield and photosynthesis*. J. Exp. Bot., 57:685-697.
- LO GULLO M.A., SALLEO S., 1988. *Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions*. New Phytologist, 108:267-276.

- LONGO C., 1986. *Biologia vegetale, fisiologia e morfologia*. UTET.
- LU C., ZHANG J., 1999. *Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants*. J. Exp. Bot., 50:1199-1206.
- LU Z., NEUMANN P.M., 1998. *Water-stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition*. J. Exp. Bot., 49:1945-1952.
- MAGUIRE J.D., 1962. *Speed of germination aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor*. Crop Sci., 2:176-177.
- MANSFIELD T.A., DAVIES W.J., 1981. *Stomatal and stomatal mechanism*. In: PALEY L.G., ASPINALL D. (eds). *The physiology and biochemistry of drought resistance*. Academic Press London, pp. 315-347.
- MARFÀ O., SAVÉ R., BIEL C., COHEN M., LADÒ R., 1998. *Substrate hydraulic conductivity as a parameter for irrigation of carnation soilless culture*. Proc. IS Water Quality and Quantity in Greenhouse Horticulture. Acta Hort., 458:65-75.
- MARSHALL J.G., RUTLEDGE R.G., BLUMWALD E., DUMBROFF E.B., 2000. *Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol*. Tree Physiol., 20:701-707.
- MARSHALL J.G., SCARRAT J.B., DUMBROFF E.B., 1991. *Induction of drought resistance by abscisic acid and paclobutrazol in jack pine*. Tree Physiol., 8:415-421.
- MARTÍNEZ J.A., NAVARRO A., FERNÁNDEZ J.A., BAÑÓN S., 2007. *Using paclobutrazol to delay the growth of Botrytis cinerea isolated from Chamelaucium uncinatum*. Aus. Plant Pathol., 36:39-45.
- MATTHEWS R.B., AZAM-ALI S.N., PEACOCK J.M., 1990. *Response of four sorghum lines to mid-season drought: II. Leaf characteristics*. Field Crop Res., 25:297-308.
- MAXIMOV N.A., 1929. *The plant in relation to water*. London: Allen and Unwin.
- MAXIMOV N.A., 1930. *The physiological significance of the xeromorphic structure of plants*. International Botanical Congress, Cambridge.
- MCCREE K.J., 1974. *Changes in stomatal response characteristics of grain sorghum produced by water stress during growth*. Crop Sci., 14:273-278.
- MEDRANO H., FLEXAS J., GARMÈS J., 2009. *Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms*. Plant Soil, 317:17-29.
- METCALFE C.R., 1983. *Ecological Anatomy and Morphology General Survey*. In: METCALFE C.R., CHALK L. (eds). *Anatomy of the Dicotyledons*. (2nd eds). Oxford: Clarendon Press, pp. 126-149.
- MICHEL B.E., KAUFMANN M.R., 1973. *The osmotic potential of polyethylene glycol 6000*. Plant Physiol., 51:914-916.
- MILLAR B.D., DENMEAD O.T., 1976. *Water relations of wheat leaves in the field*. Agron. J., 68:303-307.
- MONNEVEUX P., BELHASSEN E., 1996. *The diversity of drought adaptation in the wide*. Plant Growth Regul., 20:85-92.
- MONTAGUE T., MCKENNEY C., MAURER M., WINN B., 2007. *Influence of irrigation volume and mulch on establishment of select shrub species*. Arboriculture & Urban Forestry, 33(3):202-209.
- MONTENEGRO G., ARRAY S., ALJARO M.E., AVILA G., 1982. *Seasonal fluctuations of vegetative growth in roots and shoots of central Chilean shrubs*. Oecol., 53:235-237.

- MONTENEGRO G., RIVEROS P., ALEALDE C., 1980. *Morphological structure and water balance of four Chilean shrub species*. Flora, 170:554-564.
- MOONEY H.A., 1982. *Habitat, plant, form, and water relations in Mediterranean-climate regions*. Ecol. Mediterranea, 8:481-488.
- MOONEY H.A., PEAREY R.W., EHRLINGER J., 1987. *Plant physiological ecology today*. BioScience, 37:18-67.
- MORALES F., ABADÍA A., ABADÍA J., 2008. *Photoinhibition and Photoprotection under Nutrient Deficiencies, Drought and Salinity*. In: DEMMING-ADAMS B., ADAMS III W.W., MATTOO A.K.. *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation and Environment*. Springer Science+Business Media B.V., Capitolo 6, pp.65-85.
- MORAN R., PORATH D., 1980. *Chlorophyll determination in intact tissues using N,N-Dimethylformamide*. Plant Physiol., 65:478-479.
- MORI B., SERRA G., VITAGLIANO C., 1998. *Valutazione di specie arbustive mediterranee in condizioni idriche limitanti*. Atti IV Giornate Scientifiche S.O.I., Sanremo 1998.
- MORRIS J.T., 1989. *Modelling light distribution within the canopy of the marsh grass Spartina alterniflora as a function of canopy biomass and solar angle*. Agric. Forest Meteorol., 46:349-361.
- MUGNAI S., 2004. *Elementi di ecofisiologia vegetale*. In: Quaderno A.R.S.I.A. Toscana 5/2004. *Uso razionale delle risorse nel florovivaismo: l'acqua*. Capitolo 4, pp. 35-47.
- MUGNAI S., FERRANTE A., PETROGNANI L., SERRA G., VERNIERI P., 2009. *Stress-induced variation in leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence in Callistemon plants*. Res. J. Biol. Sci., 4(8):913-921.
- MUGNAI S., TOGNONI F., SERRA G., 1999. *Water consumption and growth in nine container-grown ornamental species*. Agr. Med., 129:143-147.
- MUGNAI S., VERNIERI P., MALORGIO F., SERRA G., 2005. *Response of some ornamental shrubs to different soil water conditions*. Adv. Hort. Sci., 19:94-100.
- MULROY T.W., RANDEL P.W., 1977. *Annual plants: adaptations to desert environments*. BioScience, 27:109-114.
- MUNNS R., 1988. *Why measure osmotic adjustment?* Aust. J. Plant Physiol., 15:717-726.
- MUNNS R., 2002. *Comparative physiology of salt and water stress*. Plant Cell Env., 25:239-250.
- MUNNS R., GREENWAY H., KIRST G.O., 1983. *Halotolerant eukaryotes*. In: LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (eds). *Physiological plant ecology. III. Responses to the chemical and biological environment*. Encyclopedia of plant physiology, New series, Vol. 12C. Berlin: Springer-Verlag, pp. 59-135.
- NARDINI A., LO GULLO M.A., TRACANELLI S., 1996. *Water relations of six sclerophylls growing near Trieste (Northeastern Italy): has sclerophylly a univocal significance?* Giornale Botanico Italiano, 130:811-828.
- NASH L.J., GRAVES W.R., 1993. *Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 118(6):845-850.
- NAYYAR H., GUPTA D., 2006. *Differential sensitivity of C₃ and C₄ plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants*. Environ. Exp. Bot., 58:106-113.

- NEWMAN, E.I., 1966. *A method of estimating the total length of roots in a sample*. J. Appl. Ecol., 3:139-145.
- NIKLAS K.J., 1997. *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- NOBEL P.S., 1976. *Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, Agave deserti*. Plant Physiol., 58:576-582.
- NOBEL P.S., 1977. *Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, Ferocactus acanthodes, in the Colorado Desert*. Oecol., 27:117-133.
- NOBEL P.S., 1991. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, London.
- NOBEL P.S., 1996. *Ecophysiology of roots of desert plants, with special emphasis on agaves and cacti*. In: WAISEL Y., ESHEL A., KAFKAKI U. (eds). *Plant roots: The hidden half*. MARCEL DEKKER, Inc., New York, pp. 823-858.
- NOBEL P.S., 1999. *Physicochemical and environmental physiology*. Academic Press, San Diego.
- NUNES M.A., RAMALHO J.D.C., RIJO P.S., 1992. *Seasonal change in some photosynthetic properties of Ceratonia siliqua (carob tree) leaves under natural conditions*. Physiol. Plant 86:381-387.
- OPPENHEIMER H. R., 1960. *Plant water relationships in arid and semi-arid conditions*. UNESCO, UK, pp. 105-138.
- ORSHAN G., 1954. *Surface reduction and its significance as a hydroecological factor*. J. Ecol., 42:442-444.
- ORSHAN G., 1963. *Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy*. In: RUTTER A.J., WHITEHEAD F.H. (eds). *The water relations of plants*. Blackwell, Oxford, pp. 206-222.
- PAGE R., BENINCASA P., 2010. *Effect of salinity and low osmotic potential on the germination and seedling growth of rapeseed cultivars with different stress tolerance*. Ital. J. Agron., 5:69-77.
- PANDEY R., AGARWAL R.M., 1998. *Water stress-induced changes in proline contents and nitrate reductase activity in rice under light and dark conditions*. Physiol. Molec. Biol. Plants, 4:53-57.
- PARDOSSI A., VERNIERI P., TOGNONI F., 1991. *Evaluation of the pressure chamber method for the assessment of water status in chilled plants*. Plant Cell Environ., 14:675-682.
- PARKER J., 1968. *Drought resistance mechanisms*. In: KOZLOWSKI T.T. (eds). *Water Deficits and Plant Growth*. Vol I. Academic Press, New York.
- PASSIOURA J.B., 1980. *The meaning of matric potential*. J. Exp. Bot., 31(123):1161-1169.
- PEARSON M., DAVIES W.J., MANSFIELD T.A., 1995. *Asymmetric responses of adaxial and abaxial tomato to elevated CO2 impacts on the control of gas exchange by leaves*. Plant Cell Environ., 18:837-843.
- PEARSONS J., COTNER S., ROBERTS R., FINCH. C., WELSH D., STEIN L., 2007. *Efficient use of water in the garden and landscape*. Extension Horticulture Information Resource.

- PEÑUELAS J., MUNNÉ-BOSCH S., LLUSIÀ J., FILILLA I., 2004. *Leaf reflectance and photo- and antioxidant protection in field-grown summer-stressed Phillyrea angustifolia. Optical signals of oxidative stress?* New Phytol., 162(1):115-124.
- PERCIVAL G.C., 2004. *Evaluation of physiological tests as predictors of young tree establishment and growth.* J. Arboric., 30(2):80-92.
- PEREIRA J.S., CHAVES M.M., 1993. *Plant Water Deficits in Mediterranean Ecosystems.* In: SMITH J.A.C., GRIFFITHS H. (eds). *Plant Responses to Water Deficits from Cell to Community.* BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford, pp. 237-251.
- PETERSON A.T., SOBERÓN J., SÁNCHEZ-CORDERO V., 1999a. *Conservatism of ecological niches in evolutionary time.* Science, 285:1265-1267.
- PETERSON K.A., MCDOWELL L.B., MARTIN C.A., 1999b. *Plant life form frequency, diversity, and irrigation application in urban residential landscapes.* HortSci., 34:491.
- PITTENGER D., HENRY M., SHAW D., 2008. *Water needs of landscape plants.* Proceedings of the UCR Turfgrass and Landscape Research Field Day, 4 settembre: 22.
- PRITCHARD J., 1994. *The control of cell expansion in roots.* New Phytol., 127:3-26.
- PUPILLO P., 2007. *Biologia vegetale.* Zanichelli, Bologna.
- PURVES W., SADAVA D., ORIANI G.H., HELLER H.C., 2001. *Biologia.* Zanichelli, Bologna.
- QUARRIE S.A., JONES H.G., 1977. *Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat.* J. Exp. Bot., 28(1):192-203.
- RANNEY T.G., BIR R.E., SKROCH W.A., 1990. *Comparative drought resistance among six species of birch (Betula): influence of mild water stress on water stress on water relations and leaf gas exchange.* Tree Physiol., 8:351-360.
- REUZEAN C.D., GOFFNER D., CAVALIE G., 1992. *Relationship between protein composition and germination on capacity of sunflower seeds.* Seed Sci. Res., 2:223-230.
- RHIZOPOULOU S., MITRAKOS K., 1990. *Water relations of evergreen sclerophylls. I. Seasonal changes in the water relations of eleven species from the same environment.* Ann. Bot., 65:171-178.
- RHIZOPOULOU S., PSARAS G.K., 2003. *Development and structure of drought tolerant leaves of the Mediterranean shrub Capparis spinosa L.* Ann. Bot., 92:377-383.
- RIZZITELLI S., VERNIERI P., MALORGIO F., SERRA G., TOGNONI F., 2000. *Paclobutrazolo e piridone contro lo stress idrico in arbusti ornamentali.* Colture protette, 10:81-89.
- RODRÍGUEZ P., TORRECILLAS A., MORALES M.A., ORTUÑO M.F., SÁNCHEZ-BLANCO M.J., 2005. *Effects of NaCl salinity and water stress on growth and leaf water relations of Asteriscus maritimus plants.* Environ. Exp. Bot., 53:113-123.
- ROMANO D., 2004. *Strategie per migliorare la compatibilità del verde ornamentale con l'ambiente mediterraneo.* In: PIRANI A. (eds). *Il verde in città. La progettazione del verde negli spazi urbani.* Edagricole, Bologna, pp. 363-404.
- ROMERO-ARANDA R., CANTÓ-GARAY R., MARTÍNEZ P.F., 1994. *Distribution and density of stomata in two cultivars of Gerbera jamesonii and its relation to leaf conductance.* Sci. Hort., 58:167-173.
- RUIZ-SÁNCHEZ M.C., DOMINGO R., SAVÈ R., BIEL C., TORRECILLAS A., 1997. *Effects of water stress and rewatering on leaf water relations of lemon plants.* Biologia Plantarum, 39(4):623-631.

- RYEL R.J., LEFFLER A.J., PEEK M.S., IVANS C.Y., CALDWELL M.M., 2004. *Water conservation in Artemesia tridentata through redistribution of precipitation*. Oecologia, 14:335-345.
- SAAB I.N., SHARP R.E., PRITCHARD J., VOETBERG G.S., 1990. *Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials*. Plant Physiol., 93:1329-1336.
- SACHS R.M., 1991. *Stress adapted landscapes save water, escape injury in drought*. California Agr., 45(6):19-21.
- SAINI H.S., LALONDE S., 1998. *Injuries to Reproductive under water stress and their consequences for crop productivity*. In: BASRA A.S. (eds). *Crop Sciences: Recent Advances*. Haworth Press, Binghamton, New Jercey, pp. 223-248.
- SAJEVA M., COSTANZO M., 1997. *Enciclopedia delle succulente*. Zanichelli, Bologna.
- SAJJAN A.S., BADANU V.P., SAJJANAR G.M., 1999. *Effect of external water potential on seed germination, seedling growth and vigor index in some genotypes of sun-flower*. In: FARODA S.A., JOSHI N.L., KATHJU S., KAR A. (eds). pp. 215-218.
- SALEHZADE H., SHISHVAN M.I., GHIYASI M., FOROUZIN F., SIYAHJANI, A.A., 2009. *Effect of seed priming on germination and seedling growth of wheat (Triticum aestivum L.)*. Res. J. Biol. Sci., 4(5):629-631.
- SALLEO S., LO GULLO M.A., 1990. *Sclerophylly and plant water relations in three Mediterranean Quercus species*. Ann. Bot., 65:259-270.
- SALLEO S., NARDINI A., 2000. *Sclerophylly: evolutionary advantage or mere epiphenomenon*. Plant Biosyst., 134:247-259.
- SÁNCHEZ-BLANCO M.J., FERRÁNDEZ T., MORALES M.A., MORTE A., ALARCÓN J.J., 2004. *Variations in water status, gas exchange, and growth in Rosmarinus officinalis plants infected with Glomus deserticola under drought conditions*. J. Plant Physiol., 161:675-682.
- SANESI G., 2006. *Manuale RISVEM. Linee guida tecnico operative per la pianificazione, progettazione, realizzazione, gestione di spazi verdi multi funzionali*. ISBN: 88-87553-15-7, 978-88-87553-15-4.
- SAVÉ R., 2009. *What is stress and how to deal with it in ornamental plants?* Acta Hort., 813:241-254.
- SAVÉ R., BIEL C., DE HERRALDE F., 2000. *Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of Lotus creticus L.* Biol. Plant., 43(2):239-244.
- SAVÉ R., CASTELL C., TERRADES J., 1999. *Gas exchange and water relations. An ecophysiological approach to plant response to environment*. In: RODÀ F., RETANA J., GRACIA C.A., BELLOT J. (eds). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 135-148.
- SAVÉ R., DE HERRALDE F., CABOT P., BIEL C., 1996. *Ecophysiology of Lotus creticus creticus L. used in revegetation unde Mediterranean condicions*. In: First European Conference and Trade Expositions on Erosion Control. Sitges, pp. 43.
- SAVÉ R., DE HERRALDE F., CABOT P., BIEL C., 1997. *Revegetation basad on ecophysiological criteria*. In: Proc. 3rd Spanish-Portuguese Symp. on Plant Water Relations. Sitges, pp. 28-31.
- SAVÉ R., PEÑUELAS J., MARFÁ O., SERRANO L., 1993. *Changes in leaf osmotic and elastic properties and canopy structure of strawberries under mild water stress*. HortSci., 28:925-927.

- SAVÉ R., TERRADAS J., CASTELL C., 1999. *Gas exchange and water relations. An eco-physiological approach to plant response to environment*. In: *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Series. Springer-Verlag.
- SCHOLANDER P.F., HEMMINGSEN E., GAREY W., 1965. *Sap pressure in vascular plants*. Science, 148:339-346.
- SCHUCH U.K., BURGER D.W., 1997. *Water use and crop coefficients of woody ornamentals in containers*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 122(5):727-734.
- SERRANO L., PEÑUELAS J., OGAYA R., SAVÉ R., 2005. *Tissue-water relations of two co-occurring Mediterranean species in response to seasonal and experimental drought conditions*. J. Plant Res., 118:263-269.
- SHALHEVET J., LEVY Y., 1990. *Citrus trees*. In: STEWART B.A., NIELSEN D.R. (eds). *Irrigation of agricultural crops*. Madison, ASA, pp. 951-986.
- SHANTZ H.L., 1927. *Drought resistance and soil moisture*. Ecology, 8:145-157.
- SHAO H.B., CHU L.Y., WU G., ZHANG J.H., LU Z.H., HU Y.C., 2007. *Changes of some anti-oxidative physiological indices under soil water deficits among 10 wheat (Triticum aestivum L.) genotypes at tillering stage*. Colloids Surf. B: Biointerfaces, 54:143-159.
- SHARMA M.L., 1976. *Interaction of water potential and temperature effects on germination of three semi-arid plant species*. Agron. J., 68:390-394.
- SHARP R.E., LENOBLE M.E., SPOLLEN W.G., 1998. *Regulation of root growth maintenance at low water potentials*. In: FLORES H.E., LYNCH J.P., EISSENSTAT D., (eds) *Radical Biology: Advances and Perspectives on the Function of Plant Roots*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp. 104-115.
- SHERWIN H.W., FARRANT J.M., 1996. *Differences in rehydration of three desiccation-tolerant angiosperm species*. Ann. Bot., 78:703-710.
- SHETE D.M., SINGH A.R., SYRYAWANSHI A.P., HUDGE V.S., 1992. *Seed germination and vigor as influenced by seed position and stage of harvest in sunflower*. Ann. Plant Physiol., 6:125-132.
- SHIELDS L.M., 1950. *Leaf xeromorphy as a related to physiological and structural influences*. Bot. Rev., 16:299-347.
- SINCLAIR T.R., ALLEN L.H., 1982. *Carbon dioxide and water vapour exchange of leaves on field-grown citrus trees*. J. Exp. Bot., 33:1166-1175.
- SLATYER R. O., TAYLOR S. A., 1960. *Terminology in plant and soil-water relations*. Nature, 187:922-924.
- SMITH S., WEYERS J.D.B., BERRY W.G., 1989. *Variation in stomatal characteristics over the lower surface of Commelina communis leaves*. Plant Cell Environ., 12:653-659.
- SMOK M.A., CHOJNOWSKY M., CORBINEAU F., CÔME D., 1993. *Effects of osmotic treatments on sunflower seed germination in relation with temperature and oxygen*. In: CÔME D., CORBINEAU F. (eds). *Proceedings of the 4th International Workshop on seed: basic and applied aspects of seed biology*. Angers, Francia, pp. 1033-1038.
- SOLIMAN M.I., KHEDR A.A., 1997. *Anatomical adaptation of some Egyptian xerophytes*. Arab Gulf J. Sci. Res., 15(2):379-398.
- SOMERS D.A., ULRICH S.E., RAMSAY M.F., 1983. *Sunflower germination under simulated drought stress*. Agron. J., 75(3):570-572.

- SONNEVELD C., VOOGHT W., 1983. *Studies on the salt tolerance of some flower crops grown under glass*. Plant Soil, 74:41-52.
- SOUZA R.P., MACHADO E.C., SILVA J.A.B., LAGÔA A.M.M.A., SILVEIRA J.A.G., 2004. *Photo-synthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (Vigna unguiculata) during water stress and recovery*. Environ. Exp. Bot., 51:45-56.
- SPINTI J.E., HILAIRE R.S., VANLEEUEWEN D., 2004. *Balancing landscape preferences and water conservation in a desert community*. HortTechnology, 14:72-77.
- STABLER L.B., MARTIN C.A., 2000. *Irrigation regimens differentially affect growth and water use efficiency of two southwest landscape plants*. J. Environ. Hortic., 18:66-70.
- STADELMANN E.J., 1971. *Food, Fiber and the Arid Lands*. In: MCGINNIES W.G., GOLDMAN B.J., PAYLORE P. (eds). Tucson: Univ. of Arizona Press, pp. 337-352.
- STÄLFELT M.G., 1955. *The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant*. Physiol. Plant., 8:572-593.
- STARMAN T., LOMBARDINI L., 2006. *Growth, gas exchange, and chlorophyll fluorescence of four ornamental herbaceous perennials during water deficit conditions*. J. Americ. Hort. Sci., 131(4):469-475.
- STEINBERG S.L., ZAJICEK M.J., FARLAND M.C., 1991. *Water relations of Hibiscus following pruning or chemical growth regulation*. J. Am. Soc. Hortic. Sci., 108:1076-1080.
- STETTLE R.F., HEILMAN P.E., FENN R., STANTON B., 1988. *Populus trichocarpa x Populus deltoides hybrids for short rotation culture: variation patterns and four-year field performance*. Can. J. For. Res., 18:745-753.
- STEWART C.R., HANSON A.D., 1980. *Proline accumulation as a metabolic response to water stress*. In: TURNER & KRAMER (1980), pp. 173-179.
- STILL D.W., DAVIES F.T.J.R., 1993. *Water use, water-use efficiency and growth analysis of selected woody ornamental species under a non-limiting water regime*. Scientia Hort., 53:213-223.
- STOCKER O., 1960. *Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency*. In: Plant water relationships in arid and semiarid conditions. Arid Zone Res. Rev. Res., UNESCO, Paris, Vol. 15, pp. 63-104.
- STUART F.CH., MATSON P.A., MOONEY H.A., 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem. Ecology*. Springer-Verlag. New York.
- SZAREK S.R., TING I.P., 1974. *Seasonal patterns of acid metabolism and gas exchange in Opuntia basilaris*. Plant Physiol. 54:76-81.
- TAIZ L., ZEIGER E., 1996. *Fisiologia Vegetale*. Piccin Nuova Libreria S.p.A. (Padova).
- TAMBUSSI E.A., BORT J., ARAUS J.L., 2007. *Water use efficiency in C₃ cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects*. Ann. Appl. Biol., 150:307-321.
- TANGUILIG V.C., YAMBAO E.B., O'TOOLE J.C., DE DATTA S.K., 1987. *Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean*. Plant Soil, 103:155-168.
- TAYLOR S.A., 1968. *Terminology in plant and soil water relations*. In: KOZLOWSKI T.T (eds). *Water deficits and plant growth*, Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 49-71.

- TENNANT D., 1975. *A test of a modified line intersect method of estimating root length*. J. Ecol., 63:995-1001.
- TERRADAS J., SAVÉ R., 1992. *Summer-winter double stress and water relationships as clue factors in the distribution of Quercus ilex L.* Vegetatio, 99-100:137-145.
- TESI R., 1975. *Voce Piante Ornamentali*, Enciclopedia Agraria, REDA, Roma.
- THAYER R.L., 1976. *Visual ecology: Revitalizing the esthetics of landscape architecture*. Landscape, 20:37-43.
- THOMAS J.C., BROWN K.W., JORDAN W.R., 1976. *Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field*. Agron. J., 68:706-709.
- TING I.P., 1976. In: *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. In: BURRIS R.H., BLACK C.C. (eds) pp. 251-268. Baltimore, Maryland: Univ. Park Press. Physiol. Plant., 8:572-593.
- TONZING M., 1983. *Botanica generale. Morfologia e Fisiologia vegetale*. (3rd eds) Ambrosiana, Milano, pp. 511-515.
- TORRECILLAS A., ALACORN J.J., DOMINGO R., PLANES J., SÁNCHEZ-BLANCO M.J., 1996. *Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars*. Plant Sci., 118:135-143.
- TOWNLEY-SMITH T.F., HURD E.A., 1979. *Testing and selecting for drought resistance in wheat*. In: MUSSELL H., STAPLES R. C. (eds). *Stress physiology in crop plants*. JOHN WILEY & SONS, New York, pp. 447-464.
- TUBA Z., 2008. *Notes on the poikilochlorophyllous dessication-tolerant plants*. Acta Biologica Szegediensis, 52(1):111-113.
- TUBA Z., LICHTENTHALER H., CSINTALAN Z., NAGY Z., SZENTE K., 1996. *Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO₂ assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant Xerophyta scabrifolia during desiccation*. Physiol. Plant., 96:383-388.
- TURGUT R., KADIOGLU A., 1998. *The effect of drought, temperature and irradiation on leaf rolling in Ctenanthe setosa*. Biol. Plant., 41:629-663.
- TURHAN H., 1997. *Salinity studies in potato (Solanum tuberosum L.)*. Ph.D. Thesis, The University of Reading, UK, pp. 247.
- TURNER N.C., 1974a. *Stomatal responses to light and water under field conditions. Mechanisms of regulation of plant growth*. Roy. Soc. N.Z. Bull., 12:423-432.
- TURNER N.C., 1974b. *Stomatal behaviour and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II. At low soil Ψ* . Plant Physiol., 53:360-365.
- TURNER N.C., BEGG J. E., TONNET M. L., 1978. *Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close*. Aust. J. Plant Physiol., 5:597-608.
- TURNER N.C., 1979. *Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants*. In: MUSSELL H., STAPLES R.C., (eds). *Stress Physiology of Crop Plants*. Wiley-Interscience, New York, pp. 343-372.
- TURNER N.C., BEGG J.E., 1978. *Responses of pasture plants to water deficits*. In: WILSON J.R. (eds). *Plant relations in pastures*. CSIRO, East Melbourne, Australia, pp. 50-66.
- TURNER N.C., JONES M.M., 1980. *Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation*. In: TURNER & KRAMER, 1980. pp. 87-103.

- TURNER T.G., 1990. *Response of five temperate deciduous tree species to water stress*. Tree Physiol., 6:439-448.
- TYREE M.T., JARVIS P.G., 1982. *Water in tissues and cells*. In: LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, Vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp. 36-71.
- UNGAR I.A., 1995. *Seed germination and seed-bank ecology of halophytes*. In: KIGEL J., GALILI G. (eds). *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker Inc. New York, pp. 599-628.
- URBANO C.C., 1990. *The great disappearing act of usable American water*. Amer. Nurseryman, 163:52-55.
- UTAH DIVISION OF WATER RESOURCES, 2003. *Utah's M&I water conservation plan: investing in the future*. Retrieved April 15, 2009, from: <http://www.water.utah.gov/waterplan/uwrpff/TextOnly.htm>.
- VAN DEN HONERT T.H., 1948. *Water transport in plants as a catenary process*. Discussions of the Faraday Society, 3:146-153.
- VERSULES P.E., OBER E.S., SHARP R.E., 1998. *Root growth and oxygen relations at low water potentials. Impact of oxygen availability in polyethylene glycol solutions*. Plant Physiol., 116:1403-1412.
- VIGNOLIO O.R., BIEL C., DE HERRALDE F., ARAÚJO-ALVES J.P., SAVÉ R., 2002. *Growth of Lotus creticus creticus and Cynodon dactylon under two levels of irrigation*. Aust. J. Agric. Res., 53:1375-1381.
- VIGNOLIO O.R., BIEL C., DE HERRALDE F., ARAÚJO-ALVES J.P.L., SAVÉ R., 2005. *The use of water stress tolerant Lotus creticus creticus and Cynodon dactylon in soil revegetation on different slopes in Mediterranean weather conditions*. Ann. Bot. Fennici 42:195-205.
- WALTER H., STADELMANN E., 1974. In: BROWN G.W. JR, (eds). *Desert Biology*. Vol. 2. New York, San Francisco, and London: Academic, pp. 213-310.
- WAMPLE R.L., CULVER E.B., 1983. *The influence of paclobutrazol, a new growth regulator, on sunflower*. J. Am. Soc. Hortic. Sci., 108:122-125.
- WANG S.Y., BYUN J.K., STEFFENS G.L., 1984. *Controlling plant growth via the gibberellins biosynthesis system. II. Biochemical and physiological alterations in apple seedlings*. Physiol. Plant., 63:169-175.
- WANG Y., ZHOU G., WANG Y., 2007. *Modelling responses of the meadow steppe dominated by Leymus chinensis to climate change*. Climatic Change, 82:437-452.
- WICKENS G.E., 2001. *Economy Botany: principles and practices*. Kluwer Academic Publishers.
- WILLERT D.J., VON ELLEBER B.M., WERGER M.J.A., BRINCKMANN E., IHLENFELDT H.D., 1992. *Life strategies of succulents in desert*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- WILSON K.B., BALDOCCHI D.D., HANSON P.J., 2001. *Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest*. Plant Cell Environm., 24:571-583.
- WYN JONES R.G., STOREY R., 1981. *Betaines*. In: PALEG L.G., ASPINALL D. (eds). *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, Sydney, pp. 171-204.

- YANG X., CHEN X., GE Q., LI B., TONG Y., ZHANG A., LI Z., KUANG T., LU C., 2006. *Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: a comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions*. Plant Sci., 171:389-397.
- YORDANOV I., VELIKOVA V., TSONEV T., 2000. *Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance*. Photosynthetica, 38:171-186.
- YU M., XIE Y., ZHANG X., 2005. *Quantification of intrinsic water use efficiency along a moisture gradient in northeastern China*. J. Environ. Qual., 34:1311-1318.
- YU Q., XU S., WANG J., LEE X., 2007. *Influence of leaf water potential on diurnal changes in CO₂ and water vapour fluxes*. Boundary Layer Meteorol., 127:161-181.
- ZLATEV Z.S., YORDANOV I.T., 2004. *Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants*. Bulg. J. Plant Physiol., 30:3-18.
- ZURAYK R., TABBARAH D., BANBUKIAN L., 1993. *Preliminary studies on the salt tolerance and sodium relations of common ornamental plants*. J. Plant Nutr., 16:1309-1316.