



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PALERMO  
DIPARTIMENTO DI SCIENZE AGRARIE E FORESTALI

CORSO DI DOTTORATO DI RICERCA IN

“SISTEMI ARBOREI AGRARI E FORESTALI”

STUDIO DELLE RELAZIONI IDRICHE E RISPOSTA  
ECOFISIOLOGICA NEL PISTACCHIO (*PISTACIA VERA L.*)  
SOTTOPOSTO A DIVERSI REGIMI IRRIGUI.

Settore Scientifico Disciplinare AGR/03

TESI DI

**DOMENICO GALLETTA**

COORDINATORE DEL DOTTORATO

**Chiar.mo Prof. TIZIANO CARUSO**

TUTOR

**Chiar.mo Prof. FRANCESCO PAOLO MARRA**

---

DOTTORATO



# INDICE

Cap.1 - Il pistacchio.....	4
1.1 Origine e diffusione della specie .....	4
1.2 Inquadramento botanico.....	7
1.3 Descrizione botanica .....	7
1.4 Ciclo biologico.....	8
Cap.2 - Relazioni idriche nelle piante arboree.....	14
2.1 Aspetti generali.....	14
2.2 Risposte colturali allo stress idrico .....	16
2.2.1 Meccanismi attuati dalle piante per ridurre le perdite di acqua dai tessuti .....	17
2.2.2 Strategie di resistenza delle piante agli stress idrici.....	18
2.3 Parametri di riferimento per la gestione irrigua .....	19
2.3.1 Evapotraspirazione (ETp).....	19
2.3.2 Stato idrico del suolo .....	20
2.3.3 Contenuto idrico dei tessuti .....	21
2.3.4 Misure di variazione del diametro del tronco .....	23
2.3.5 Misure di flusso xilematico.....	24
2.3.6 Crop Water Stress Index (CWSI) .....	25
2.3.7 Misura della pressione di turgore delle foglie.....	26
Cap.3 - Fattori coinvolti nella regolazione dell'attività fotosintetica .....	28
3.1 Risposta alla luce .....	29
3.2 Effetti dello stress idrico sull'assimilazione della CO <sub>2</sub> .....	31
3.3 Effetti della fruttificazione sugli scambi gassosi.....	32
3.4 Fattori coinvolti nella regolazione dell'attività fotosintetica .....	35
3.4.1 Effetti della concentrazione della CO <sub>2</sub> sul processo fotosintetico .....	35
Cap.4 - Scopo del lavoro .....	39
Cap.5 - Materiali e metodo.....	42
5.1 L'area sperimentale .....	42
5.2 I rilievi meteorologici.....	43
5.3 I rilievi idrici ( $\Psi_x$ ).....	44
5.4 Rilievi eco-fisiologici .....	48
5.5 Dati produttivi .....	52
5.6 Analisi statistica dei dati .....	52

Cap.6 - Risultati e discussioni .....	53
6.1 Stato idrico delle piante.....	54
6.2 Relazione tra attività fotosintetica e potenziale idrico xilematico.....	58
6.3 Curva di risposta della fotosintesi alla luce .....	63
6.4 Relazione tra la conduttanza stomatica e l'attività fotosintetica.....	66
6.5 Curva di risposta della fotosintesi alla CO <sub>2</sub> (A/C <sub>i</sub> ).....	69
6.6 Leaf patch clamp pressure (ZIM probe) .....	77
6.7 Risultati produttivi.....	91
Cap.7 - Conclusioni .....	92
Bibliografia.....	96

# Cap.1 - Il pistacchio

## 1.1 Origine e diffusione della specie

Le indagini condotte tra il 1920 e il 1970 da Whitehouse e Zohary hanno portato all'individuazione di piante spontanee di *Pistacia vera* in una vasta zona compresa tra le aree a nord dell'Iran e dell'Afganistan, il Turkmenistan, l'Uzbekistan, il Tajikistan e il Kirghizistan. All'interno di tale zona si collocano i due principali centri di diversificazione genetica della specie: la prima a sud del Mar Caspio (Iran,) la seconda nei territori compresi tra l'Afganistan e il Kirghizistan (Vavilov, 1951).

L'uso alimentare della specie è testimoniato già dal Neolitico con ritrovamenti in siti archeologici posti al confine tra l'Iran e l'Iraq, in Giordania, in Siria, in Turchia. Semi di *P. vera* sono stati rinvenuti nei siti di Shortughai (Afganistan) e Yahya (Iran). La prossimità di questi due siti con le aree degli odierni insediamenti naturali della specie fa pensare che da qui sia iniziata la coltivazione del moderno pistacchio.

Fonti storiche riportano la diffusione del pistacchio nei territori dell'impero persiano, la presenza nella corte della Regina di Saba e nei giardini di Babilonia sotto il regno di Merodach Baladan. La Bibbia testimonia che gli ebrei lo portarono in Egitto (Genesi 43:11). Lo storico greco Posidonio parla di coltivazioni in Siria, mentre Plinio nella sua "*Historia naturalis*", riporta che il governatore Lucio Vitellio ne introdusse la coltivazione in Sicilia portandolo dalla Siria intorno alla fine del regno dell'imperatore Tiberio (30 d.C.). Successivamente, grazie al console Flavio Pompeo, il pistacchio si diffuse prima in Spagna, poi in Francia e nei paesi dell'Africa mediterranea. In virtù di questa sua antica introduzione, la Sicilia rappresenta un centro di diversificazione secondario della specie (Maggs, 1973). Tra il IX e l'XI secolo, gli arabi reintrodussero la pianta in Sicilia coltivandola nei terreni calcarei e di limitato profilo delle aree interne (Minà Palumbo, 1882).

Alla fine del 1800 la specie giunge negli Stati Uniti, ma solo dagli anni '70 gli americani ne avviarono la coltivazione intensiva (Hendricks e Fergusson, 1995), valorizzando il prodotto come snack salato e tostato. La specie è oggetto di coltura intensiva anche nell'area australiana (Maggs, 1982).

I principali paesi produttori del pistacchio sono oggi: l'Iran (con una superficie di 260.000 ha e una produzione di 470.000 t) dove la coltivazione del pistacchio ha una importanza tale da costituire un organismo di ricerca statale il "*Pistachio research*

*institute*", gli Stati Uniti (con 62.000 ha e una produzione di 200.000 t), la Turchia (con 43.000 ha e 110.000 t) e la Cina (con 25.000 ha e una produzione che ammonta a 74.000 t); in Italia la produzione è di circa 11.000 t (FAOSTAT, 2011).

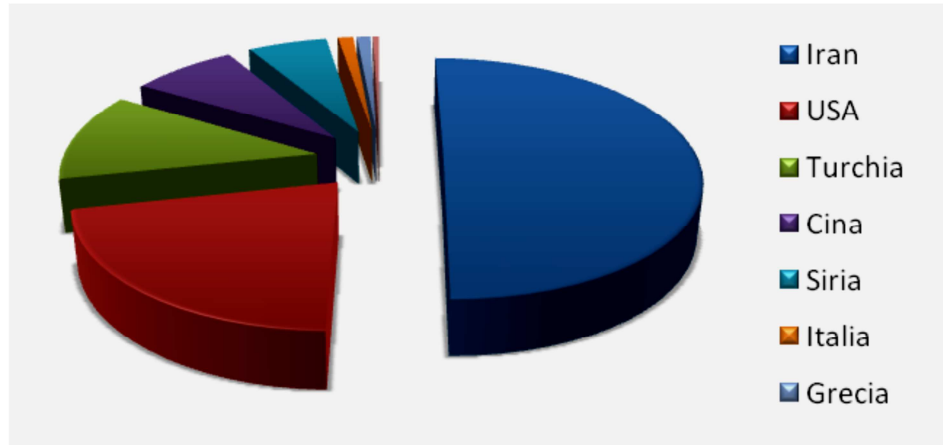


Fig.1.1 - Principali paesi produttori di pistacchio (FAOSTAT, 2011).

Le superfici investite a pistacchio, a livello mondiale, nell'ultimo ventennio sono aumentate meno della metà arrivando a quasi 500.000 ha, mentre la produzione si è quasi triplicata raggiungendo valori di circa 950.000t (Fig. 1.2) (FAOSTAT, 2011).

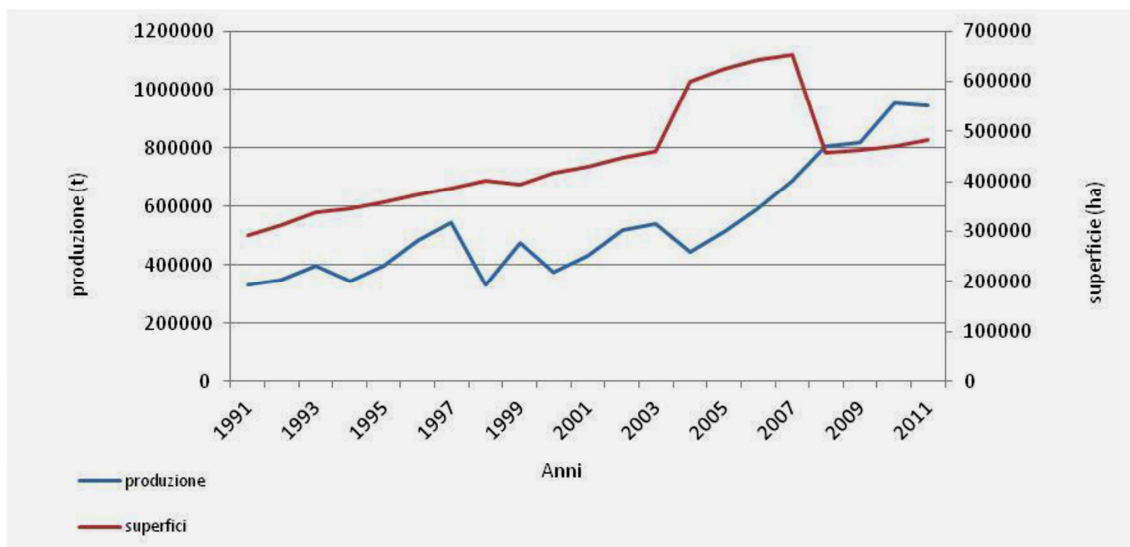


Fig.1.2 - Andamento delle produzioni e delle superfici mondiali coltivate a pistacchio dal 1991 al 2011 (FAOSTAT, 2011).

In Italia l'unica regione interessata alla coltura del pistacchio è la Sicilia; qui sono presenti circa 3.500 ha coltivati (ISTAT, 2012), dei quali l'89% concentrati nella provincia

di Catania (Bronte e Adrano), il 7% in quella di Agrigento (Raffadali e Racalmuto) e il 4% nella provincia di Caltanissetta (Caltanissetta, San Cataldo e Serradifalco).

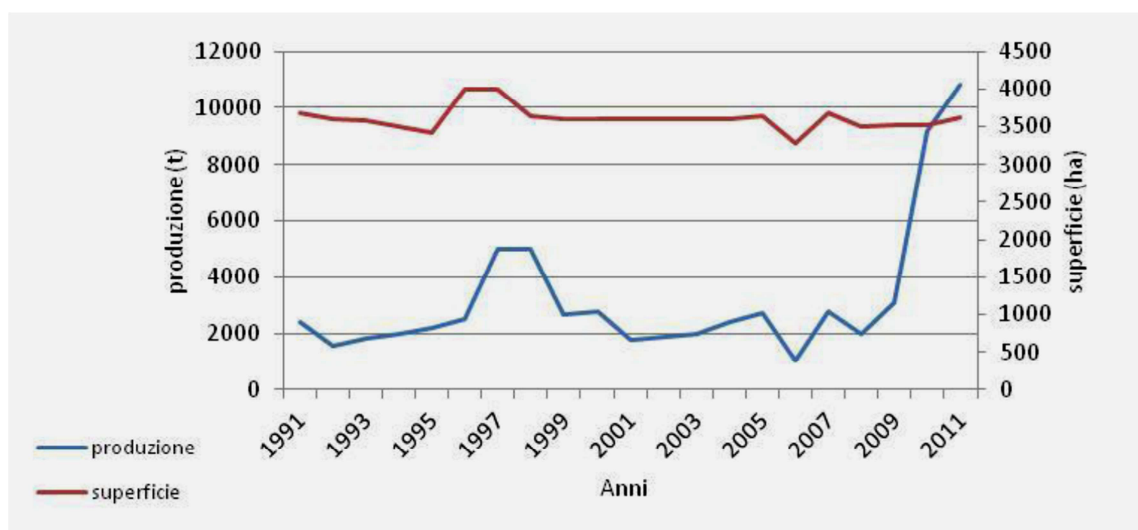


Fig.1.3 - Andamento delle produzioni e delle superfici investite a pistacchio in Italia dal 1991 al 2011 (FAOSTAT, 2011)

La massima espansione della coltura in Sicilia si ebbe agli inizi del XX sec. con quasi 15.000 ha, successivamente per la coltura iniziò un progressivo declino. Dagli anni '30 le superfici coltivate a pistacchio sono rimaste pressoché invariate, rimanendo su valori di 3.200 – 3.600 Ha.

In Italia il pistacchio è stato tradizionalmente coltivato sempre in asciutto ed innestato su *P. terebinthus* (Caruso, Motisi e Barone, 1990). Questo modello colturale di tipo tradizionale si traduce in un allungamento del periodo improduttivo delle piante che entrano in produzione dopo una decina di anni dalla messa a dimora ed in un'estremizzazione dei fenomeni di alternanza produttiva.

Nei comuni di Bronte e Adrano (Catania) la tradizione ha tramandato pistacchietti naturali costituiti da piante di terebinto nate spontaneamente su terreni accidentati e lavici, ricchi di scheletro e pressoché inutilizzabili per altre finalità produttive agricole. Questi terreni mal si adattano alla meccanizzazione delle operazioni colturali e all'esecuzione delle pratiche colturali più essenziali e vengono gestiti per lo più in asciutto o effettuando irrigazioni di soccorso (Barone *et al.*, 1985). La possibilità di realizzare impianti di irrigazione si ha negli impianti più recenti della provincia di Agrigento e di Caltanissetta dove i sesti regolari permettono una facile adattabilità alle innovazioni.

## 1.2 Inquadramento botanico.

Il pistacchio appartiene all'ordine delle Terebinthales, famiglia delle Anacardiaceae, genere *Pistacia*. A tale genere sono ascritte una ventina di specie tra cui: *P. atlantica* Desf., *P. chinensis* Bunge, *P. coccinea* Collett, *P. eurycarpa* Yaltirik, *P. falcata* Becc, *P. formosana* Stocks, *P. integerrima* Stewart, *P. lentiscus* L., *P. kinjiuk* Stocks, *P. mexicana* H.B.K., *P. mutica* Fisher e Meyer, *P. oleosa* Lour, *P. palaestina* (sottospecie di *P. terebinthus* L.), *P. texana* Swingle, *P. terebinthus* L. e *P. vera* L..

Alcune di queste specie vengono utilizzate come portainnesti, solo *Pistacia vera* è impiegata per la produzione di frutti eduli.

## 1.3 Descrizione botanica

La pianta ha una crescita lenta, soprattutto quando viene allevata in condizioni di aridocoltura e/o su terreni marginali, mentre in condizioni pedoclimatiche e colturali idonee può superare anche i 10 m di altezza.

La corteccia è rossastra nei giovani rami di un anno, grigio cenere nelle branche e grigio scuro sul tronco. Nel legno giovane le lenticelle risultano evidenti e abbondanti.

Le foglie sono composte, imparipennate con 3-5 foglioline verdi, di cui la terminale generalmente più grande delle laterali; alla base di ogni foglia è presente una gemma ascellare a fiore o a legno. Il genere si caratterizza per la spiccata anfistomia; secondo Faust (1989) il 60% degli stomi si trova nella pagina inferiore ed il restante 40% sulla pagina inferiore della foglia.

I fiori femminili sono apetalati e riuniti in infiorescenze a pannocchia, portate sui rami di un anno. Nelle infiorescenze femminili sono presenti mediamente da 100 a 400 fiori, ma solo il 15-20% di questi diventano frutti maturi (Caruso *et al.*, 1987). I fiori maschili, riuniti in pannocchie portate su rami di un anno, hanno 5-7 brattee, 5 stami portanti grosse antere gialle che si aprono longitudinalmente emettendo abbondante polline.

La specie è caratterizzata da un'accentuata proterandria che può causare un'insoddisfacente impollinazione negli impianti intensivi ove non si è provveduto ad un'oculata scelta degli impollinatori o, come avviene tradizionalmente negli impianti siciliani, tale scelta cada a favore di terebinti allevati o spontanei nella zona.

Il frutto, raggruppato in infruttescenze, è una drupa monosperma ovoidale, in cui l'epicarpo e il mesocarpo (pericarpo) costituiscono il mallo che a maturità si presenta poco consistente e di colore variabile dal bianco-roseo al giallo-crema o al rosso-violaceo, in funzione della cultivar e del livello di maturazione del frutto. L'endocarpo è legnoso e di colore avorio, a maturità può presentare diversi gradi di deiscenza in relazione alla cultivar, al carico di frutti e al regime idrico (Goldhamer *et al.*, 1987).

L'habitus vegetativo della pianta è influenzato dall' accentuata dominanza apicale. La nuova vegetazione, infatti, è quasi esclusivamente prodotta dal germogliamento della gemma apicale di ciascun ramo. Ciò porta la pianta ad avere lunghi rami tendenzialmente procombenti, spogli nel tratto basale e mediale con la fascia produttiva limitata all'area esterna della chioma.

La pianta è molto rustica, xerofila, e tollera lunghi periodi di siccità e alte temperature in corrispondenza della fioritura e fino alla maturità dei frutti (aprile-settembre); allo stesso tempo riesce a vivere in ambienti con una piovosità invernale compresa tra i 250 e i 400 mm (Whitehouse, 1957). Durante il riposo invernale riesce a sopravvivere a -20, -30°C, mentre in estate tollera anche 50°C, purché accompagnati da scarsa umidità atmosferica (Khalife, 1959). Risulta estremamente vulnerabile alle gelate primaverili quando cominciano a divaricarsi le perule delle gemme.

Pedologicamente si adatta a terreni di diversa natura, ha una discreta resistenza a valori di pH moderatamente elevati (Najmabadi, 1969), ma non tollera il ristagno idrico. Tutte le specie del genere *Pistacia* risultano molto sensibili all'elevata umidità del suolo anche per brevi periodi.

## **1.4 Ciclo biologico**

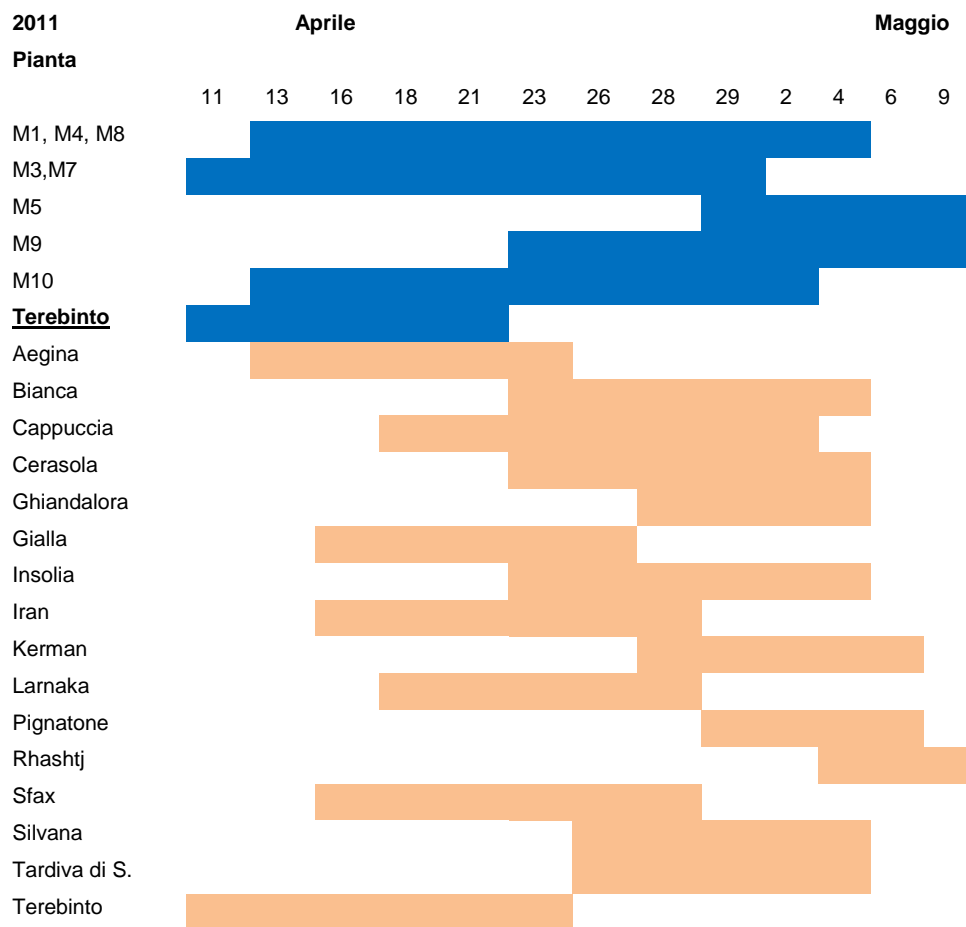
La specie, in funzione della cultivar e dell'areale di origine, ha un fabbisogno in freddo oscillante tra le 600 le 1000 CU.

Nell'entroterra siciliano la ripresa vegetativa si avvia alla fine di marzo-inizi di aprile con la schiusa, nei rami formati l'anno precedente, delle gemme a fiore seguite da quelle a legno apicali.

La tabella 1 riporta il calendario di fioritura, nel 2011, di 15 cv e di 8 linee maschili selezionate dall' Istituto di Coltivazioni Arboree dell'Università di Palermo e di due piante (maschile e femminile) di *P. terebinthus* presenti in azienda, utilizzate per la creazione, nel



gennaio del 1993, di un campo di confronto varietale in contrada "Corvo" a San Cataldo (CI) (37° 29 12.97 N -13° 58 19.17 E) sito a 550 m.s.l.m.

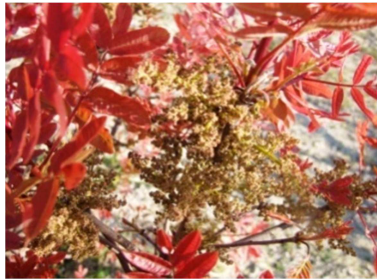


Tab. 1.4.1 - Calendario di fioritura del 2011.

L'andamento delle fioriture nei maschi e nelle femmine rende evidente l'importanza della scelta dell'impollinatore. Il *P. terebinthus* anticipa decisamente la fioritura rispetto alla cv "Bianca" (Napoletana) che rappresenta la cv maggiormente coltivata negli impianti siciliani, ma anche rispetto alle varie selezioni siciliane (Cappuccia, Cerasola, Ghiandalora, Gialla, Insolita, Pignatone, Silvana e Tardiva di Serradifalco) e alle cultivar straniere Rhashtj e Kerman.



Figg. - 1.4, 1.5, 1.6 - Stato di sviluppo al 14 aprile 2011.



Figg. - 1.7, 1.8, 1.9 - Stato di sviluppo al 21 aprile 2011.

Nei 15-20 giorni successivi la piena fioritura si ha il rapido accrescimento del germoglio apicale che si completerà a 30-35 giorni dopo la piena fioritura (Barone *et al.*, 1994). In questo periodo si assiste prima alla colatura di circa il 60% dei fiori e dopo l'allegagione alla cascola di circa il 55% dei frutticini. Normalmente, solo il 15-20% dei potenziali frutti giunge a maturazione (Caruso *et al.*, 1987).

Le diverse parti del frutto, pericarpo (mallo), endocarpo (guscio), embrione e cotiledoni (seme), hanno ritmi di accrescimento diversi e l'accumulo della sostanza secca nel frutto ha il tipico andamento a doppia sigmoide.

Dopo l'allegagione, nell'intervallo che va dal 15° al 45° giorno dopo la piena fioritura (g.d.p.f.), si ha l'allungamento e l'ingrossamento delle cellule del mallo e del guscio, che raggiungono l'80% circa delle dimensioni finali. Dopo questa fase avviene la lignificazione del guscio e si completa lo sviluppo della drupa. Dal 60° al 135° g.d.p.f si ha il progressivo accrescimento dell'embrione (Crane e Iwakiri, 1981; Caruso *et al.*, 1987). Sei settimane prima della raccolta si comincia a manifestare la separazione della linea di sutura che, con il progredire della maturazione, si potrà accentuare sino a determinare la deiscenza del seme (Polito e Pinney, 1999). Due settimane prima della raccolta il mallo inizia l'invaiaitura assumendo le colorazioni tipiche della cultivar e distaccandosi progressivamente dall'endocarpo.

A circa 135 g.d.p.f. i frutti si disarticolano con facilità dall'infruttescenza e il processo di maturazione può considerarsi concluso.

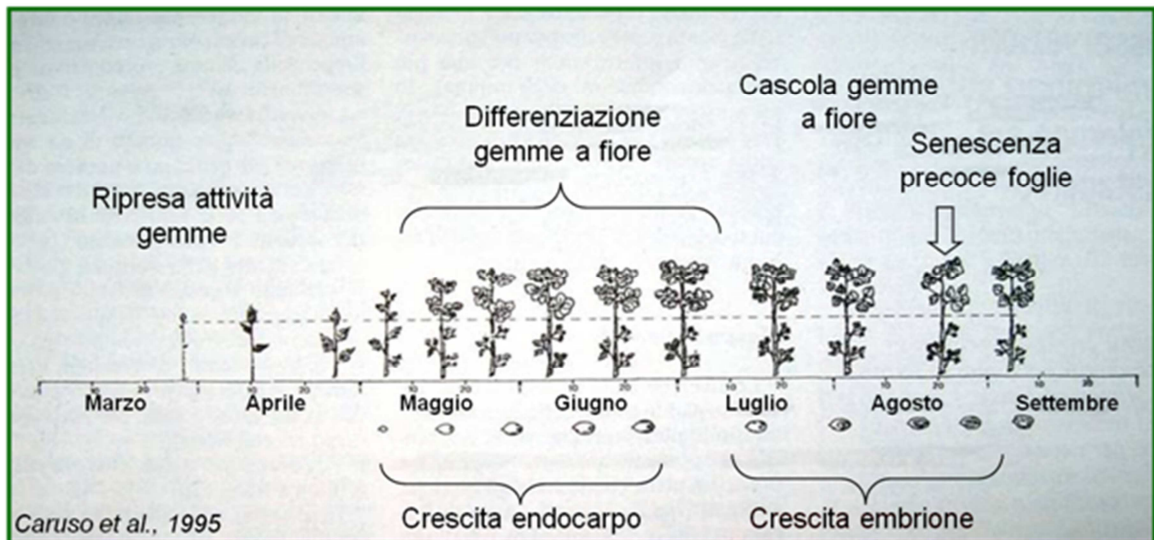


Figura 1.10 - Schematizzazione del ciclo vegeto-produttivo del pistacchio. Modificato da Caruso *et al.* (1995).

La specie, a causa dell'intensa cascola delle gemme a fiore formatesi sul germoglio dell'anno in contemporanea con l'accrescimento dell'embrione nel frutto, manifesta una marcata alternanza di produzione. La mancata produzione (in alcune condizioni pressoché totale), per la cascola delle gemme a fiore, differenzia il pistacchio da altre specie alternanti in cui la variazione produttiva è causata dalla mancata induzione a fiore delle gemme nell'anno di carica.

La cascola delle gemme a fiore inizia a manifestarsi verso la fine di giugno, contestualmente alle ultime fasi di accrescimento del pericarpo, e si intensifica tra luglio e agosto durante l'accrescimento dell'embrione protraendosi sino alla completa maturazione (settembre). Il processo di cascola manifesta la massima intensità quando il seme raggiunge il massimo tasso di accrescimento.

Il processo di cascola, pur se indagato, non ha ad oggi una spiegazione univoca, anche se la comunità scientifica concorda nel sostenere che l'origine del fenomeno sia da ascrivere a concomitanti cause nutrizionali ed ormonali.

Numerose esperienze hanno evidenziato la correlazione tra l'abscissione delle gemme e l'intenso richiamo di foto-sintetizzati nei semi in accrescimento. In questo contesto i frutti risultano sinks competitivamente più forti e ciò si pensa che crei delle condizioni nutrizionali insufficienti per lo sviluppo ed il mantenimento delle gemme a fiore (Crane e Nelson, 1971-72; Crane *et al.*, 1973; Sparks e Davis, 1974; Crane, 1984; Garcia-Luis *et al.*, 1988; Caruso *et al.*, 1995; Marra e Motisi, 1996; Spann *et al.*, 2008).

Per evidenziare la competizione nutrizionale esistente tra i frutti e le gemme a fiore è stata somministrata per via fogliare CO<sub>2</sub>, marcata con C<sup>14</sup>, sia a rami con frutti sia a rami scarichi. In questo modo è stato possibile evidenziare come sui rami carichi la maggior parte dei foto-sintetizzati marcati si rinvenivano nei frutti, mentre nelle gemme a fiore dei rami scarichi si trovava una quantità di foto-sintetizzati marcati doppia rispetto a quella presente nelle analoghe gemme portate dai rami scarichi (Takeda *et al.*, 1980).

Evidenze simili sono risultate da studi sull'accumulo di azoto, fosforo e potassio nei diversi organi portati da rami carichi e scarichi. Nei rami scarichi le gemme a fiore avevano accumulato quantitativi significativamente maggiori di macroelementi rispetto a quelle portate da rami carichi (Baninasab *et al.*, 2007).

Interventi di decorticazione anulare al confine del germoglio, portante le foglie e le gemme, ed il ramo dell'anno precedente portante le infruttescenze, interrompendo il flusso di linfa elaborata dalle foglie ai frutti favorisce il mantenimento di un maggior numero di gemme (Crane e Nelson, 1972; Vemmos, 2005). La correlazione tra il carico fruttifero e l'intensità della cascola delle gemme fruttifere è confermata da ulteriori studi (Porlingis, 1974; Crane e Iwakiri, 1987; Crescimanno *et al.*, 1987; Wolpert e Ferguson, 1990; Caruso *et al.*, 1992).

La presenza dell'infruttescenza, inoltre, è stato dimostrato che limita l'accrescimento degli altri organi del germoglio (Barone *et al.*, 1994; Nzima *et al.*, 1997). Piante defruttificate per due anni di seguito hanno accumulato maggiori quantità di sostanze di riserva esprimendo un maggiore potenziale di crescita rispetto a quelle non defruttificate (Marra *et al.*, 1998). Ciò sottolinea, quindi, l'importanza per la pianta della costituzione di idonee dotazioni in sostanze di riserva.

Nell'ultima fase di accrescimento del frutto, quando avviene il rapido sviluppo del seme, si osserva un intenso richiamo di foto-assimilati verso i frutti; questo sembrerebbe compromettere la funzionalità delle foglie provocandone l'anticipata senescenza con il conseguente disseccamento, prima che i frutti siano giunti a maturazione con negative ripercussioni nella ricostituzione delle riserve (Barone *et al.*, 1994; Marra *et al.*, 1998).

L'ipotesi della competizione tra frutti e gemme, però, non basta a spiegare il fenomeno della cascola delle gemme a fiore. Alcuni studi hanno dimostrato che un carico di 20 frutti per ramo, piuttosto che 60 come mediamente si riscontra nell'anno di carica, è già sufficiente per provocare la totale abscissione delle gemme a fiore presenti (Crane e Nelson, 1971; Porlingis, 1974).

Eliminando la fonte dei foto-assimilati, ovvero defogliando il ramo, non si ha un aumento della cascola delle gemme (Crane *et al.*, 1973; Porlingis, 1974).

Analisi sulla concentrazione di carboidrati nel legno e nella corteccia non hanno evidenziato differenze significative tra piante cariche e scariche (Crane *et al.*, 1976).

Pertanto si è ipotizzata la presenza di un meccanismo di regolamentazione ormonale che agisce attraverso la produzione di un inibitore e un promotore della cascola delle gemme a fiore, sintetizzati rispettivamente dalle foglie e dai frutti, i quali agiscono alternativamente a seconda della presenza o meno dei frutti in accrescimento (Crane *et al.*, 1973; Porlingis, 1974).

Indagini sui livelli di acido abscissico (ABA) nei frutti e nelle gemme a fiore, effettuati da Takeda e Crane nel 1980, non hanno evidenziato relazioni tra i livelli di quest'ormone e la cascola.

L'applicazione di gibberelline (GAs) sulle gemme a fiore di rami carichi e scarichi non ha fatto registrare differenze nella cascola (Lin *et al.*, 1984a); ulteriori indagini hanno evidenziato l'assenza di sostanze gibberellino-simili nelle gemme a fiore sia in annate di carica che di scarica fruttifera, escludendone il ruolo nel processo che porta alla cascola (Lin *et al.*, 1984b). Nel 1994 Vemmos e collaboratori hanno riscontrato produzioni di etilene simile nei rami carichi e nei rami scarichi, escludendone, quindi, un possibile ruolo nella caduta delle gemme a fiore.

Risultati interessanti sembrano emergere dallo studio delle poliammine (PA); è stato osservato, infatti, che la graduale riduzione nelle gemme a fiore ne favorisce la senescenza e la cascola (Roussos *et al.*, 2004).

Ad oggi, quindi, le diverse esperienze nate dalle indagini sperimentali, suggeriscono che la chiave per spiegare l'alternanza di produzione del pistacchio sia da ricercare nell'interazione tra i fenomeni produttivi, la ripartizione dei fotosintetati e il quadro ormonale della pianta.

## Cap.2 - Relazioni idriche nelle piante arboree

### 2.1 Aspetti generali

L'acqua gioca un ruolo cruciale nella vita di ogni essere vivente. Essa rappresenta la componente principale delle cellule vegetali e il veicolo principale per il trasporto delle sostanze nutritive dal terreno alla pianta, oltre ad avere una funzione strutturale e metabolica. Più del 99% dell'acqua assorbita dalle radici evapora attraverso le foglie. Tale processo, chiamato traspirazione, deriva dalla necessità delle piante di mantenere gli stomi aperti al fine di assimilare dall'atmosfera la  $CO_2$ , necessaria per i processi fotosintetici. In definitiva, la pianta può essere equiparata a un sistema idraulico continuo, che mette in connessione l'acqua presente nel suolo con il vapore acqueo contenuto nell'atmosfera. In ogni punto del sistema, lo stato idrico può venire descritto attraverso la misura termodinamica del potenziale idrico ( $\Psi_w$ ) (Taylor, 1968), che definisce l'energia con la quale 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. Convenzionalmente il  $\Psi_w$  dell'acqua pura a 25°C e 0,1 MPa di pressione atmosferica è pari a zero.

Il  $\Psi_w$  nelle cellule o nei tessuti vegetali equivale alla somma algebrica di quattro componenti principali:

- potenziale di pressione idrostatica ( $\Psi_p$ );
- potenziale osmotico ( $\Psi_\pi$ );
- potenziale gravitazionale ( $\Psi_g$ );
- potenziale matriciale ( $\Psi_m$ ).

Il  $\Psi_p$  rappresenta la pressione idrostatica che l'acqua esercita su un sistema. Normalmente assume valori positivi (turgore cellulare) ma può risultare anche negativa, come nel caso dei vasi xilematici e delle pareti cellulari. Il  $\Psi_\pi$ , invece, è determinato dalla concentrazione dei soluti nell'acqua. L'acqua intracellulare contiene elevate quantità di soluti, la cui concentrazione aumenta in seguito alla perdita di acqua per evapotraspirazione dovuta a carenza idrica, facendo abbassare il potenziale osmotico fino a valori di -5 MPa (due volte circa quello dell'acqua marina). Infine il  $\Psi_g$  è la componente

gravitazionale del sistema che tende a spingere l'acqua verso il basso mentre  $\Psi_m$  rappresenta la forza con cui l'acqua è trattenuta sulle superfici dei corpi.

Lo stato energetico dell'acqua presente nel suolo dipende dal quantitativo di acqua in esso presente e dalle caratteristiche fisiche e granulometriche del terreno. Le piante per estrarre l'acqua dal suolo dovranno esercitare una forza di suzione pari a quella con cui l'acqua viene trattenuta dal terreno. Tale forza viene determinata grazie ad una rete di potenziali che si instaura nel continuum suolo-pianta-atmosfera e guida il trasporto dell'acqua attraverso la pianta. Il flusso idrico partirà da un punto del sistema ad alto potenziale idrico (meno negativo) ad un altro punto a basso potenziale idrico (più negativo). Normalmente il flusso seguirà la direzione dal suolo ( $\Psi_s = -0,01, -0,15$  MPa) verso l'atmosfera ( $\Psi_{aria} = -50, -100$  MPa) passando attraverso la pianta e superando una serie di resistenze analoghe a quelle per il flusso di elettricità (Fig. 2.1.1).

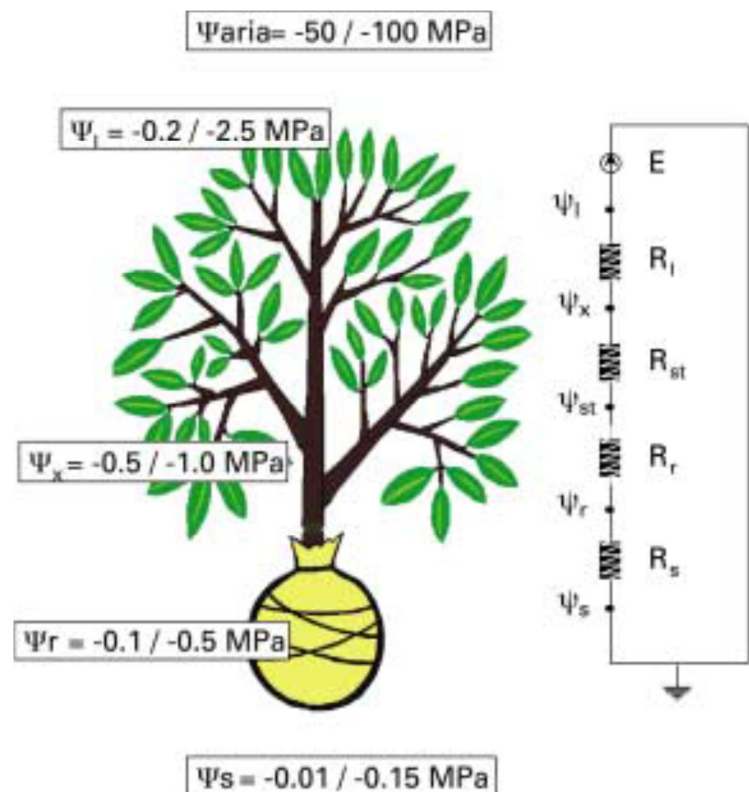


Fig. 2.1.1 - Descrizione del *continuum* suolo-pianta-atmosfera attraverso l'analogia con un circuito elettrico.

## 2.2 Risposte colturali allo stress idrico

La pianta è sotto stress idrico quando la perdita di acqua per traspirazione supera l'assorbimento della stessa (Kramer, 1969) e le cellule vegetali e i tessuti perdono il loro pieno turgore al punto di interferire con le loro normali funzioni (Amdt *et al.*, 2001; Chaves *et al.*, 2002-2003; Hu *et al.*, 2006).

La gravità dello stress dipende dall'intensità e dalla durata dello stesso: una moderata perdita di acqua determina la riduzione del potenziale idrico delle foglie e l'immediata chiusura degli stomi; la ridotta attività traspirativa che ne consegue determina una riduzione dell'attività di assimilazione della CO<sub>2</sub> e di assorbimento dei principali elementi nutritivi (Turner, 1979; Huang e Fry, 1999; Flexas *et al.*, 1998; Sánchez-Blanco *et al.*, 2004; Lizana *et al.*, 2006; Tambussi *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2007). Al contrario, una forte perdita d'acqua può portare alla riduzione della funzionalità delle strutture cellulari, fino alla cessazione dell'attività di catalisi enzimatica ed al disseccamento della pianta (Shao *et al.*, 2008).

La limitata disponibilità idrica rappresenta dunque il fattore che maggiormente limita la produttività degli ecosistemi agrari, soprattutto nei climi aridi tipici delle regioni mediterranee (Lambers *et al.*, 1998; Boyer, 1985). In tali regioni il pistacchio, considerata una specie resistente all'aridità ed alla salinità (Behboudian *et al.*, 1986; Rieger, 1995) viene coltivata principalmente in asciutto (Crane e Iwakiri, 1981). Per sopravvivere la pianta utilizza i modesti apporti idrici meteorici che vanno dai 250 ai 400 mm annui (Whitehouse, 1957) o come avviene nel nord dell'Iran, a Rafsanjan, che rappresenta l'areale più importante del paese per la produzione di pistacchi, inferiori a 100 mm (Dastorani *et al.*, 2010) avendo sviluppato diversi meccanismi di adattamento che gli permettono la sopravvivenza in condizioni di carenza idrica. Tali meccanismi sono stati suddivisi da Jones nel 1980 in due categorie: meccanismi che riducono la perdita di acqua dai tessuti (drought avoidance) e meccanismi che permettono di continuare le funzioni vitali anche con ridotti contenuti idrici nei tessuti (drought tolerance).



## 2.2.1 Meccanismi attuati dalle piante per ridurre le perdite di acqua dai tessuti

Come già accennato, la chiusura stomatica rappresenta il meccanismo principale che le specie attuano per difendersi dalla carenza idrica. Le cellule di guardia rispondono ai cambiamenti nello stato idrico della foglia regolando la chiusura degli stomi per ridurre l'evaporazione dalla superficie fogliare. In aggiunta al segnale idraulico, è stata rilevata anche una regolazione di tipo chimico responsabile della cosiddetta "comunicazione radice-foglie" (root to shoot communication) (Vernieri *et al.*, 2006). Lo stress idrico, infatti, determina un aumento del pH dello stroma che comporta a sua volta un incremento della concentrazione di ormoni nella linfa xilematica, in particolare l'ABA (Davies *et al.*, 1991), che stimolare la chiusura degli stomi (Wilkinson *et al.*, 1997).

Le risposte degli stomi alla disidratazione fogliare variano ampiamente sia fra le varie specie che all'interno di una stessa specie. Fra i diversi parametri che possono influenzare la sensibilità degli stomi allo stress idrico si ricordano anche i fattori legati alle condizioni di crescita della pianta (Jordan e Ritchie, 1971; Beadle *et al.*, 1978; McCree, 1974; Brown *et al.*, 1976; Thomas *et al.*, 1976; Turner *et al.*, 1978) e della foglia (Turner, 1974b; Millar e Denmead, 1976; Frank *et al.*, 1973).

La riduzione della superficie fogliare è un altro importante meccanismo che permette alle piante di limitare la superficie traspirante e dunque le perdite di acqua. È stato dimostrato che in diverse specie l'entità della superficie fogliare è strettamente legata alla disponibilità di acqua (Boyer, 1970; Hsiao *et al.*, 1970; Acevedo *et al.*, 1971). Anche su pistacchio, Monastra e collaboratori (1995), durante prove condotte su piante della cv. Larnaka innestate su *P. integerrima*, hanno rilevato che l'irrigazione accelera lo sviluppo diametrico del tronco ed incrementa la superficie fogliare media per ramo.

Lo stress idrico, oltre a limitare la dimensione ed il numero totale delle foglie di una pianta, può determinare, in alcune specie tra cui anche il pistacchio, una precoce senescenza fogliare e filloptosi. Durante prove irrigue effettuate su piante della cv Bianca innestate su terebinto è stata registrata a fine stagione una superficie fogliare totale del germoglio significativamente inferiore nelle piante in asciutto (226 cm<sup>2</sup>) rispetto alle piante irrigate (774 cm<sup>2</sup>) registrati nelle piante irrigate, come conseguenza dei più marcati fenomeni di filloptosi registrati già a partire da 65 g.d.p.f in condizioni di carenza idrica (Marino, 2012). Nello stesso lavoro è stata osservata una forte correlazione tra stress idrico e fenomeni di clorosi fogliare che hanno ridotto del 57,7% la superficie fogliare fotosinteticamente attiva, contro una riduzione del 2,06% nelle piante irrigate.

Similmente, alcune piante mostrano un movimento passivo delle foglie al fine di ridurre l'intercettazione delle radiazioni solari per contenere le perdite idriche in condizioni di siccità (Begg e Turner, 1976). Le foglie di fagiolo si orientano parallelamente alle radiazioni incidenti in condizioni di deficit idrico (Dubetz, 1969) e in diversi cereali, quali il sorgo e il riso, sono stati osservati fenomeni di arrotolamento fogliare (Matthews *et al.*, 1990) fenomeno efficace ai fini della protezione delle foglie da un'eccessiva insolazione (Corlett *et al.*, 1994). Fra i meccanismi di Drought avoidance si ricordano ancora l'incremento della tomentosità delle foglie, il marcato sviluppo dei tessuti strutturali e la formazione di strutture protettive quali spine e cere.

Infine, assume particolare importanza per la sopravvivenza delle diverse specie in ambienti aridi la sua capacità di assorbire acqua dal terreno tramite un apparato radicale efficiente e profondo. A tal fine, diverse specie, in condizioni di stress idrico mostrano un cambiamento nella distribuzione della biomassa prodotta a favore dell'apparato radicale (Larcher, 1975; Caldwell, 1976; Fischer e Turner, 1978). La notevole arido-resistenza che caratterizza il pistacchio è infatti fortemente collegata all'elevato sviluppo dell'apparato radicale che, se posto in condizioni di elevata siccità, può raggiungere profondità di anche 2,5 metri nella ricerca di strati di suolo umidi (Kanber *et al.*, 1993).

### 2.2.2 Strategie di resistenza delle piante agli stress idrici.

Per quanto riguarda invece le strategie messe in atto dalle piante al fine di mantenere un'adeguata attività fisiologica in condizioni di stress idrico (drought resistance), l'adattamento osmotico riveste un ruolo particolarmente importante (Flexas e Medrano, 2002; Chaves *et al.*, 2003). In particolare, per aggiustamento osmotico si intende la capacità di sintesi e accumulo di soluti osmoticamente attivi e metabolicamente compatibili che consentono alla pianta di abbassare il potenziale osmotico ( $\Psi_{\pi}$ ) (Gucci, 2001). Le piante soggette a deficit idrico possono sintetizzare e accumulare aminoacidi, proteine, zuccheri e acidi organici (Ingram e Bartels, 1996), le cui elevate concentrazioni contribuiscono ad abbassare il  $\Psi_{\pi}$  permettendo all'acqua di entrare nelle cellule e mantenere il turgore cellulare; in tal modo si aumenta la tolleranza dei tessuti al basso potenziale idrico del suolo (Tyree e Jarvis, 1982; Bray, 1993).

Le diverse specie differiscono notevolmente per quanto riguarda la capacità di adeguamento del potenziale osmotico ai fini dell'assorbimento dell'acqua disponibile nel suolo. L'olivo mostra un elevato grado di aggiustamento osmotico al diminuire dell'acqua

nel suolo; ciò consente all'albero di ridurre gli effetti della diminuzione del potenziale idrico fogliare sul turgore cellulare (Rierger, 1995; Abd-El-Rahman e El-Sharkawi, 1974) consentendo alle piante di estrarre acqua dal suolo anche con bassi valori di potenziale idrico del suolo, intorno a  $-2,5$  MPa (Xiloyannis *et al.*, 1999; Gucci, 2003).

Un'altra modifica messa in atto dalle piante per mantenere la pressione di turgore in condizioni di stress consiste nell'incremento del modulo di elasticità della parete cellulare; in questo modo la pianta riesce a mantenere una elevata concentrazione osmotica cellulare e sopravvive in presenza di bassissimi valori di potenziale dell'ambiente.

Osservazioni effettuate in Spagna nel 2011 su *Pistacia vera* da Gijon e collaboratori hanno messo in evidenza un incremento significativo dei valori del modulo elastico durante la fase di indurimento dell'endocarpo (circa 33 MPa) rispetto a quelli osservati a inizio stagione (15 MPa). Tale modifica rappresenta un processo di risposta della pianta allo stress idrico; durante questa fase, definita da Golhammer (2005) la più sensibile allo stress idrico, la pianta affronta il maggiore sforzo energetico produttivo e reagisce, dunque, incrementando la sua resistenza allo stress per sopravvivere a condizioni di estrema siccità e portare a termine il ciclo produttivo.

## **2.3 Parametri di riferimento per la gestione irrigua**

### **2.3.1 Evapotraspirazione (ET<sub>p</sub>)**

Per individuare il corretto volume d'acqua da somministrare alla coltura di pistacchio, la metodologia più usata consiste nell'individuare le richieste evapotraspirative in relazione alle diverse fasi di sviluppo e facendo riferimento allo specifico areale di produzione. La stima dell'evapotraspirazione della coltura (ET<sub>c</sub>) secondo la metodologia FAO (Food and Agriculture Organization) avviene tramite il calcolo dell'evapotraspirazione di riferimento (ET<sub>o</sub>) ed il coefficiente colturale (K<sub>c</sub>), che dipende a sua volta dal livello di copertura del suolo (K<sub>r</sub>) e da altre caratteristiche specifiche della coltura (Doorenbos e Pruitt, 1977; Allen *et al.*, 1998; Orgaz *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 1998).

Goldhamer in California (1995, 2005) e Kamber in Turchia (1993) hanno determinato il coefficiente colturale (K<sub>c</sub>) delle diverse fasi della stagione primaverile-estiva che servirà per il calcolo dell'evapotraspirazione colturale (ET<sub>c</sub>) partendo dall'evapotraspirazione potenziale (ET<sub>p</sub>) dell'ambiente di coltivazione (tab 2.3.1). Nelle fasi iniziali del ciclo i valori di K<sub>c</sub> determinati da Kamber sono più elevati di quelli di Goldhamer,

i valori di quest'ultimo sono invece sempre superiori per il resto del periodo estivo; le differenze dipendono sicuramente dalla diversità degli ambienti nei quali i valori sono stati determinati. Infatti i valori di  $K_c$  e  $K_r$  sono estremamente influenzati dalle diverse condizioni di coltivazione e tale variabilità rende il metodo FAO poco preciso e di difficile applicazione soprattutto nelle situazioni sperimentali differenti da quelle in cui tali valori sono stati ottenuti (Palomo *et al.*, 2000; Villalobos *et al.*, 2000)

Data	Etp (mm)	Kc	Etm (mm)
1/4	47.82	0.07	3.35
16/4	55.95	0.19	10.75
1/5	63.5	0.41	26.39
16/5	69.94	0.64	44.69
31/5	74.85	0.86	64.55
15/6	77.9	1.09	84.59
30/6	78.88	1.19	93.87
15/7	77.75	1.19	92.52
30/7	74.56	1.19	88.72
14/8	69.52	1.19	82.73
29/8	62.96	1.01	63.55
13/9	55.32	0.66	36.8
<b>Totale</b>	<b>808.95</b>		<b>692.51</b>

Tab. 2.3.1 - Dati climatici storici FAO; Calcolo  $ET_p$  - Penman-Monteith;  $K_c$  da Goldhamer, 1995.  $ET_p$  evapotraspirazione potenziale,  $ET_m$  evapotraspirazione massima,  $K_c$  coefficiente culturale.

### 2.3.2 Stato idrico del suolo

Il suolo è il mezzo attraverso il quale l'acqua è resa disponibile per le piante. Esistono parecchi metodi per la misurazione dell'umidità nel suolo (Green e Topp, 1992), ma la maggior parte di questi fornisce una singola misura, relativa ad un particolare punto,

in un dato momento. Ciò rende estremamente difficile osservare come cambiano i vari parametri in funzione del tempo e dello spazio.

La scelta dei punti esatti in cui effettuare il monitoraggio risulta problematica, infatti, l'apparato radicale delle specie arboree perenni può avere uno sviluppo irregolare, andando di solito a occupare grossi volumi di suolo. Tra l'altro, il contenuto idrico del suolo non è costante nello spazio, soprattutto nei frutteti con impianto di irrigazione a goccia e sarebbe necessario effettuare decine di misurazioni per avere un quadro completo dello stato idrico del suolo (Warrick e Nielsen, 1980; Naor e Cohen, 2003).

Negli ultimi anni, grazie ai recenti sviluppi nel campo dell'elettronica e dell'informatica sono stati sviluppati diversi metodi che permettono il monitoraggio continuo dello stato idrico del suolo (Evetts *et al.*, 2002). Nonostante ciò, le misurazioni fatte sul suolo hanno ancora la grande limitazione di non essere sempre precise a causa della grande eterogeneità riscontrabile nel suolo a livello delle radici (Charlesworth, 2005; Ben-Gal *et al.*, 2009). Questo tipo di misurazioni, che sono soggette a errori cumulativi, richiedono dunque più sensori e possono talvolta non essere rappresentative a causa del grado di eterogeneità del terreno (Jones, 1990, 2004; Moller *et al.*, 2007). Pertanto, sono di solito preferiti gli indicatori che tengono in considerazione lo stato idrico della pianta, e che spesso riflettono anche il quantitativo di acqua disponibile nella zona radicale (Naor e Cohen, 2003).

### 2.3.3 Contenuto idrico dei tessuti

Recentemente, l'utilizzo di indicatori basati sulla stima dello stato idrico della pianta ha assunto sempre maggiore importanza nello studio delle relazioni idriche e nella pianificazione dell'irrigazione negli impianti arborei.

Il successo delle misurazioni dello stato idrico della pianta è legato alla loro natura dinamica, che tiene conto delle effettive condizioni pedoclimatiche dell'impianto e delle loro variazioni nel tempo, così come della produttività delle piante (Goldhamer *et al.*, 2003; Remorini e Massai, 2003).

La camera a pressione (Scholander *et al.*, 1965) rappresenta lo strumento più affidabile per la misurazione del potenziale idrico delle piante e permette la misura di diversi parametri, utilizzati per caratterizzare lo stress idrico, come il potenziale idrico della foglia ( $\psi_{lwp}$ ) ed potenziale idrico xilematico ( $\psi_{swp}$ ).

Il  $\psi_{lwp}$  misurato prima dell'alba fornisce indicazioni sullo stato idrico della pianta quando essa si trova in equilibrio con il suolo, dando dunque anche informazioni circa il

potenziale idrico del suolo nella zona radicale. Il potenziale fogliare misurato durante la giornata è un parametro influenzato da diversi fattori tra cui il deficit di pressione di vapore, l'intercettazione luminosa della foglia, la disponibilità idrica del terreno, la conduttività interna della pianta e il grado di regolazione stomatica. Il potenziale xilematico misurato su una foglia non traspirante (Begg e Turner, 1970) invece è correlato alla traspirazione dell'intera pianta; per tale motivo risulta un parametro più affidabile dei precedenti e viene utilizzato con successo come indicatore dello stato idrico e dunque per la progettazione irrigua delle piante arboree da frutto (Chone´ *et al.*, 2001; Naor, 2000; Shackel *et al.*, 1997; Ortuño *et al.*, 2006a).

Le variazioni della domanda evaporativa dell'ambiente, del contenuto idrico del terreno, delle resistenze che l'acqua incontra passando dalle radici alle foglie e della capacità dei tessuti, determinano un andamento sia giornaliero che stagionale del potenziale idrico (Scholander *et al.*, 1965; Xiloyannis, 1992b).

I valori riscontrati in letteratura per piante di pistacchio variano nel corso della stagione da -0,6 a -1,45 MPa in piante irrigate e da -0,87 a -3,8 MPa in piante stressate, la prova è stata realizzata da Gijon e collaboratori nel 2010 in Spagna su piante della cv Kerman innestate su diversi portinnesti.

Gijon e collaboratori nel 2009, in prove effettuate riducendo gli apporti idrici per tre anni consecutivi del 25% e del 50% hanno osservato valori di -0,8 e -1,2 MPa ad inizio stagione e si sono poi ridotti a -1,4 e -2,2 MPa durante le fasi di maggiore stress idrico.

Valori significativamente inferiori sono stati riscontrati invece da Behboudian *et al.*, che nel 1986 ha registrato potenziali di -5 MPa.

Un'altra metodologia utilizzata per la stima del contenuto idrico dei tessuti di una pianta è rappresentato dal contenuto di acqua relativo (relative water content, RWC) a quello presente al massimo turgore:

$$\text{RWC (\%)} = (\text{peso fresco} - \text{peso secco}) / (\text{peso turgido} - \text{peso secco})$$

Il RWC si può calcolare sia sull'intera foglia che su parte di essa, ma in ogni caso non è efficace qualora le variazioni del contenuto idrico siano di piccola entità.

Lo stato di idratazione dei tessuti può essere espresso anche come valore percentuale del loro contenuto in acqua, riferito al peso secco o fresco. Il valore riferito al peso fresco ha scarsa validità, a causa delle considerevoli variazioni a cui può andare incontro il contenuto idrico dei tessuti durante la giornata. Il valore riferito al peso secco

non è molto attendibile perché tende a variare anche notevolmente sia nell'arco della giornata, a causa del movimento e della continua sintesi di carboidrati, sia durante la stagione, a causa della variazione dello spessore e della composizione delle pareti cellulari (Xiloyannis, 1992b).

L'utilizzo del contenuto idrico dei tessuti come indicatore dello stato idrico della pianta, soprattutto nelle specie fortemente isoidriche, è sfavorito dal fatto che lo stato idrico e, in modo particolare, il contenuto di acqua della foglia, è generalmente controllato dalla chiusura stomatica e da altri meccanismi di regolazione (Jones, 2004).

### 2.3.4 Misure di variazione del diametro del tronco

Nell'arco di una giornata tutti gli organi vegetali (tronco, branche, germogli e frutti) mostrano oscillazioni delle loro dimensioni. In particolare, nel corso delle ore mattutine si osserva una riduzione del diametro di qualche centinaio di micrometri del fusto che termina, nel pomeriggio (Huguet, 1985). Successivamente, comincia una fase di crescita regolare dell'organo che ritorna, durante la notte, alle massime dimensioni. Tali fluttuazioni periodiche, che possono essere messe in evidenza tramite le misurazioni micrometriche della dimensione di organi legnosi (Trunk Diameter Fluctuation, TDF) o dei frutti, effettuate a brevi intervalli di tempo, sono correlate con lo stato idrico della pianta (Huguet, 1985). Dilatazioni e contrazioni giornaliere sono dovute principalmente a variazioni dello spessore dei tessuti corticali dai quali la pianta ricava le riserve idriche per compensare un transitorio disequilibrio nella fase crescente di domanda traspiratoria; lo xilema, al contrario, non è praticamente soggetto a fluttuazioni (Molz e Kleopfer, 1972; Huguet, 1985).

Le variazioni di diametro di un organo vegetale dipendono sostanzialmente da tre fattori: la crescita dell'organo, gli scambi idrici tra i tessuti e le variazioni termiche.

Un organo vegetale cresce quando aumenta il numero o la dimensione delle cellule in seguito all'arrivo di acqua e assimilati. L'espansione cellulare dipende dal turgore, quindi si verifica solo se il potenziale idrico non è troppo basso quindi o nel tardo pomeriggio o durante la notte e nelle prime ore del mattino, quando i tessuti sono al massimo dell'idratazione.

La temperatura dell'aria e della superficie possono avere degli effetti diretti sulle dimensioni per dilatazione termica, ma in realtà relativamente al fusto e allo stelo, sembra che non abbia una significativa influenza (Huguet, 1985).

Durante il corso della giornata, dalle misure micrometriche si ottengono utili informazioni sull'accrescimento dell'organo e sull'ampiezza della contrazione diurna.

Le contrazioni degli organi, dai quali l'acqua è mobilizzata a favore della traspirazione delle foglie, sono tanto maggiori quanto maggiore è lo squilibrio idrico. Lo stress determina quindi contrazioni più ampie a causa della richiesta di acqua necessaria per sostenere la traspirazione fogliare. Per uno specifico organo o per una specie è dunque possibile determinare, tenendo conto dei principali fenomeni coinvolti, un valore limite della contrazione diurna che riveli il bisogno di irrigazione (Huguet, 1985).

### 2.3.5 Misure di flusso xilematico

Le tecniche utilizzate per la misurazione del flusso xilematico (Sap Flow, SF) si basano sull'impulso di calore (Heat Pulse Velocity, HPV) e sull'emissione di calore in modo continuo (Stem Heat Balance, SHB). Con questi metodi, senza alcuna alterazione del microclima fogliare, viene fornita una stima realistica e diretta delle perdite di acqua della pianta o di un germoglio, dato che il SF è direttamente correlato all'attività traspiratoria. Poiché la variazione della traspirazione è determinata non solo dai cambiamenti di apertura degli stomi ma anche dalle condizioni ambientali, in particolare dall'umidità, si possono verificare dei cambiamenti nel SF anche senza cambiamenti nell'apertura stomatica (Jones, 2004).

Patakas *et al.* (2005) hanno messo in relazione le misure di SF con quelle del potenziale dello stelo, mettendo in evidenza la possibilità di determinare un valore critico di diminuzione di flusso da utilizzare come segnale per la gestione dell'irrigazione. La tecnica dell'HPV consiste nell'inserire, all'interno di uno dei due fori praticati nel fusto della pianta, in quello più in basso, una sorgente di calore e in quello più in alto una termocoppia. Generando un impulso della durata di 1-2 secondi, il tempo impiegato dall'onda di calore per raggiungere la termocoppia corrisponde a quello impiegato dalla linfa per superare lo spazio prefissato (Sabatti *et al.*, 1992).

Relativamente all'HPV, Yunusa *et al.* (2000) hanno trovato una buona coincidenza fra la traspirazione stimata con tale tecnica e la traspirazione calcolata con l'equazione di Penman-Monteith, mostrando la reale applicabilità delle misure di SF per la stima dei consumi idrici. Contrariamente, Braun e Schmid (1999) hanno messo in evidenza come, in *Vitis vinifera*, il metodo a impulso di calore porti ad una sovrastima media del 20%.



Se da un lato le misure di SF consentono di correlare con facilità il flusso con la traspirazione e con la conduttanza dell'intera chioma e permettono un monitoraggio continuo che le rende potenzialmente utilizzabili per il controllo dell'irrigazione, dall'altro presentano una serie di svantaggi:

- dipendenza del flusso dalle condizioni ambientali;
- interferenza con le prestazioni della pianta, trattandosi di una tecnica di contatto o intrusiva;
- necessità di calibrazione, definizione di soglie per il controllo dell'irrigazione e personale specializzato;
- costi elevati, a causa dei quali non possono essere utilizzati molti sensori per appezzamento.

### 2.3.6 Crop Water Stress Index (CWSI)

Per ciascun ambiente di coltivazione la temperature della chioma è direttamente correlata al tasso di traspirazione e/o alla conduttanza stomatica della pianta e dunque rappresenta un indicatore fisiologico indiretto dello stato idrico della pianta ed uno strumento importante per pianificare l'irrigazione di un impianto (Jackson, 1982; Jones, 1999a; Merlot *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2002). In piante soggette a stress idrico, infatti, la traspirazione tende a ridursi, attraverso la regolazione stomatica, al fine di contenere la perdita di acqua e la dissipazione di calore per traspirazione diminuisce. In queste condizioni la foglia tende a riscaldarsi.

Il 'Crop Water Stress Index', CWSI (Idso *et al.*, 1981; Jackson *et al.*, 1981; Idso, 1982; Jackson, 1982) rappresenta la differenza tra la temperature della chioma, misurata con un termometro a infrarossi, e una temperatura di riferimento relativa ad una condizione colturale di totale assenza di stress idrico (Jackson *et al.*, 1981, 1988). Nonostante gli ottimi risultati ottenuti con tale indice nella gestione irrigua in ambienti aridi e semiaridi, forti limiti a un suo utilizzo su più ampia scala sono determinati dalla sua sensibilità a diversi fattori climatici come la radiazione luminosa e la velocità del vento (Jackson *et al.*, 1988; Jones, 1999a) oltre che dalla necessità di stabilire i livelli di temperatura nelle condizioni di totale assenza di stress per i diversi areali agro-climatici (Jackson *et al.*, 1988).

### 2.3.7 Misura della pressione di turgore delle foglie

Il turgore rappresenta la pressione idrostatica dell'acqua all'interno delle cellule di una pianta e dunque può essere teoricamente misurata per via diretta tramite un sensore di pressione inserito all'interno della cellula. Nonostante la semplicità concettuale di tale metodologia da un punto di vista pratico risulta particolarmente difficile a causa delle ridotte dimensioni delle cellule. I primi metodi di misura che si basavano su l'uso di microcapillari e siringhe hanno reso possibile misurare la pressione di turgore nei condotti resiniferi e nel floema di diversi alberi e nelle cellule epidermiche di alcune piante (Bordeau e Schopmeyer, 1952; Green, 1968; Hammel, 1968; Meidner e Edwards, 1975). Zimmerman et al. (1969) hanno progettato dei sensori di pressione di dimensioni talmente ridotte da riuscire a monitorare per diverse ore il turgore delle cellule di alcune piante (Hiisken et al., 1978). Tale sensore, sebbene utile per gli studi delle relazioni idriche delle piante in laboratorio, risulta di difficile applicazione in campo.

Altri metodi sono stati utilizzati per ottenere una stima del turgore cellulare, come tecniche basate sulla stima della risonanza (Virgin, 1955; Falk *et al.*, 1958) e misure della deformazione di una determinata porzione fogliare (Heatcote *et al.*, 1979) ma nessuno di essi ha trovato ampia applicazione.

I metodi indiretti di stima della pressione di turgore sono stati invece ampiamente utilizzati e si basano sulla misura del potenziale idrico totale e del potenziale osmotico e dunque sul calcolo della pressione di turgore secondo la seguente formula:

$$P = \Psi - \Pi$$

dove:

P = pressione di turgore;

$\Psi$  = potenziale idrico totale;

$\Pi$  = potenziale osmotico.

Purtroppo, gli errori nella stima del potenziale osmotico o del potenziale fogliare che dovrebbero essere misurati in contemporanea, spesso si riflettono sui valori di potenziale di turgore che dunque risulta spesso poco preciso (Turner e Long, 1980).

Infine bisogna ricordare il metodo delle curve di pressione-volume che viene spesso preferito al precedente in quanto, riduce sensibilmente gli errori di stima.

Tra le più moderne metodologie oggi disponibili, grande interesse viene rivolto al recente sistema a sonde magnetiche (sonde ZIM) per i notevoli e diversi vantaggi ottenibili dal suo utilizzo. Si tratta di un metodo messo a punto dalla ZIM Plant Technology (Zimmermann *et al.*, 2009; Bramley *et al.*, 2012) che permette il monitoraggio continuo e non invasivo dello stato idrico delle foglie in tempo reale. Le sonde ZIM sono state già testate su alcune varietà di specie forestali (Rüger *et al.*, 2010a) così come sulla vite (Westhoff *et al.*, 2009), sul pompelmo (Rüger *et al.*, 2010b), sul banano (Zimmermann *et al.*, 2010) e sull'olivo (Ben-Gal *et al.*, 2010). Tutti questi lavori hanno dimostrato che si tratta di uno strumento relativamente poco costoso, non distruttivo e che permette di misurare in maniera continuata, in condizioni di campo e per lunghi periodi di tempo lo stato idrico delle piante fornendo risultati affidabili. Sono stati realizzati diversi studi comparativi al fine di valutare la potenzialità delle sonde ZIM rispetto alla camera a pressione per il monitoraggio dello stato idrico di piante di vite (Westhoff *et al.*, 2009), di eucalipto, avocado, pompelmo, faggio e quercia (Rüger *et al.*, 2010a) e di olivo (Ben-Gal *et al.*, 2010) ed è emerso che tale metodologia ha una grande potenzialità nel monitoraggio dello stress idrico sia dei vigneti che dei frutteti.

Le sonde ZIM misurano le variazioni relative alla pressione di turgore della foglia; la pressione rilevata dal sensore delle sonde (pressione patch,  $P_p$ ) è inversamente correlata alla pressione di turgore ( $P_c$ ) (Zimmermann *et al.*, 2008) come dimostra la seguente equazione:

$$P_p = \left( \frac{b}{aP_c + b} \right)^{\frac{1}{2}} \cdot F_a \cdot P_{clamp}$$

dove  $a$  e  $b$  sono valori costanti relativi a proprietà specifiche della foglia, uguali o superiori all'unità;  $F_a$  è il fattore di attenuazione della foglia che tiene conto del fatto che solamente una frazione costante di  $P_{clamp}$  arriva a livello cellulare a causa delle perdite dovute agli elementi strutturali specifici del sensore e della foglia (come la cuticola e le pareti cellulari) (Zimmermann *et al.*, 2009).

Dalle prove effettuate, sino ad oggi, sulle diverse specie frutticole è risultato che la perdita di turgore dovuta allo stress idrico si riflette in maniera caratteristica sull'andamento sia giornaliero che stagionale dei valori di  $P_p$ . Sono stati dunque identificati diversi parametri che vengono influenzati dallo stress idrico e che possono essere utilizzati come indicatori dello stato idrico della pianta per una corretta irrigazione.

Zimmermann e collaboratori nelle prove effettuate su *Tetrastigma voinierianum* (2008) e *Musa acuminata* (2009) hanno rilevato, in seguito ad uno stress idrico crescente, un incremento continuo dei valori massimi giornalieri di  $P_p$  dovuto alla perdita di turgore. Westhoff *et al.* (2009) sulla vite hanno ottenuto medesimi risultati. Anche l'incremento dei valori minimi raggiunti durante le ore notturne viene utilizzato per quantificare lo stress idrico delle piante (Zimmermann *et al.*, 2009). Infine, diversi autori hanno riscontrato una correlazione positiva tra lo stress idrico e il tempo necessario per ripristinare la pressione di turgore durante il pomeriggio.

Erhenberg *et al.*, nel lavoro effettuato nel 2001, hanno dimostrato che quando la foglia si trova ad un livello di disidratazione avanzato ( $P_c < 50$  kPa) si ha un accumulo di aria nei tessuti fogliari che controbilancia la pressione esercitata dai magneti determinando un' inversione giornaliera dell'andamento dei valori di  $P_p$ , che assumono i valori minimi nelle ore diurne e quelli massimi durante il giorno. Tale comportamento è stato osservato anche da altri autori (Ben-Gal *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2011).

### **Cap.3 - Fattori coinvolti nella regolazione dell'attività fotosintetica**

La produttività fotosintetica nelle piante da frutto dipende da fattori ambientali e da fattori endogeni. Tra i fattori endogeni più rilevanti si possono menzionare la struttura, il contenuto di clorofilla, la conducibilità idrica e l'aggiustamento osmotico della foglia, nonché la presenza di sink forti quali il frutto. Invece, i fattori ambientali che influenzano maggiormente l'attività fotosintetica sono la disponibilità di luce, la concentrazione di  $CO_2$ , le alte temperature che hanno un effetto diretto sia sulla fotosintesi che sulla respirazione al buio (la quale implica una sostanziale perdita di carboidrati) e la disponibilità di acqua che, insieme all'umidità dell'aria (deficit di pressione di vapore), determina l'apertura degli stomi e ha un'influenza preponderante sugli scambi di  $CO_2$ . Per il pistacchio ci sono poche informazioni sul rapporto tra scambi gassosi e fattori esogeni ed endogeni della foglia.

### 3.1 Risposta alla luce

La produzione di sostanza secca e il tasso di crescita di una coltura sono fortemente correlate con la quantità di luce intercettata dalle foglie (Lawlor, 1995). I modelli, messi a punto sull'efficienza dell'uso della luce dell'intera chioma (Monteith, 1972), mirano ad approfondire le conoscenze sulla proporzionalità tra la Produzione Primaria Netta (PPN) e la radiazione solare intercettata. La produzione di biomassa perciò è stata espressa come funzione lineare della radiazione fotosinteticamente attiva (PAR, 400-700 nm) intercettata. La pendenza di questa relazione, definita come efficienza nell'uso della radiazione luminosa (RUE - Radiation Use Efficiency), risulta approssimativamente costante per le piante che crescono in condizioni non limitanti di acqua o di nutrienti (Rosati e Dejong, 2003). Le basi fisiologiche della relazione lineare tra la fotosintesi giornaliera della chioma e la radiazione assorbita (PAR) non sono state del tutto spiegate; non è altresì chiaro perchè si verifichi questo andamento lineare a livello di chioma, mentre la fotosintesi istantanea della singola foglia, al variare al PAR incidente, abbia un andamento curvilineo tendente alla saturazione. Spiegazioni di questo fenomeno sono basate sulla teoria che il contenuto di azoto (che determina le proprietà fotosintetiche) della foglia è ripartito nella chioma in relazione al corrispondente gradiente luminoso, il che implicherebbe l'ottimizzazione della fotosintesi giornaliera della chioma e la relazione lineare tra questo parametro e la luce incidente (Kull e Jarvis, 1995).

Nelle piante C3, la risposta della fotosintesi della singola foglia all'aumentare della radiazione fotosinteticamente attiva è stata rappresentata con diverse funzioni che includono esponenziali, iperboli rettangolari e non-rettangolari. Queste funzioni producono un incremento lineare della fotosintesi quando la luce è a livelli bassi; si ha invece, al calare dell'efficienza quantica, una risposta di "saturazione" ad alti livelli di luce, e ulteriori incrementi di PAR non producono crescita nella fotosintesi, indicando che fattori diversi dalla luce incidente, come il tasso di trasporto degli elettroni, l'attività della Rubisco o il metabolismo dei trioso-fosfati sono diventati limitanti per il processo fotosintetico. La saturazione nelle specie arboree viene raggiunta approssimativamente in corrispondenza del 20-40% (tra 500 e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) della luce in pieno sole, pari a circa 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Lakso, 1986). Dopo il punto di saturazione, la fotosintesi è comunemente definita come CO<sub>2</sub>-limitata, indicando con questo l'incapacità degli enzimi del ciclo di Calvin a tenere il passo con l'energia luminosa assorbita per la sintesi di ATP e NADPH. In particolare, la quantità di luce assorbita e la fotosintesi sono correlate da un parametro

chiamato resa quantica della fotosintesi, che indica il rapporto tra moli di CO<sub>2</sub> fissate e moli di PAR assorbita.

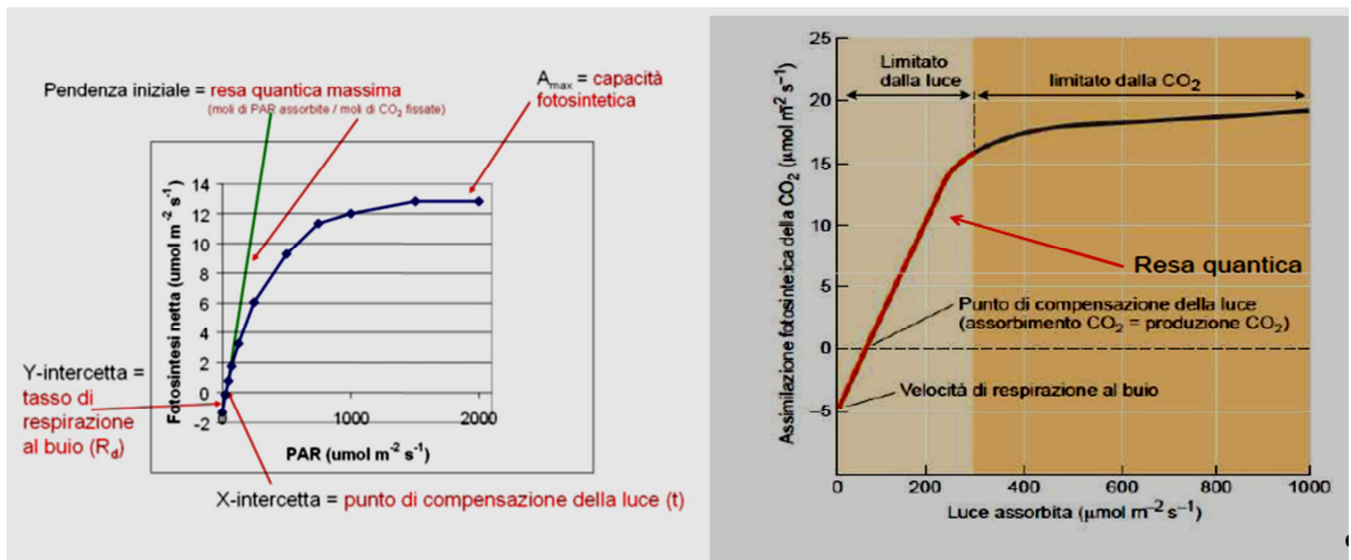


Fig.3.1.1 - Curva di risposta della fotosintesi alla luce con indicati gli indici fotosintetici.

Per catturare la massima quantità di radiazione e massimizzare il processo fotosintetico, le piante possono subire varie modifiche alla fisiologia e morfologia della foglia in risposta all'intensità della luce (Allard *et al*, 1991; Weibel *et al*, 1994). Le specie, le varietà e gli organi adattati all'ombra, anche ad esempio foglie in parti diverse della chioma di una stessa pianta, presentano tassi di respirazione al buio, punti di compensazione e tassi fotosintetici massimi più bassi rispetto a quelli adattati alla luce, mentre l'efficienza quantica sembra non essere molto differente tra piante esposte ed ombreggiate ed è quindi più conservativa. In generale, le piante rispondono a cambiamenti ambientali non solo alterando i loro processi fisiologici, ma anche modificando le loro strutture; tali cambiamenti sono spesso specie-specifici. Le foglie adattate all'ombra, infatti, presentano alcune differenze anatomiche rispetto a quelle esposte alla luce diretta: sono più sottili, con un mesenchima a palizzata poco organizzato, presentano sistemi tilacoidali e fotosistemi più disorganizzati e quindi una fotosintesi meno efficiente, soprattutto ad intensità luminose elevate (Boardman, 1977).

Alcune ricerche hanno messo in evidenza che la struttura della foglia riveste un ruolo importante nell'assorbimento e nell'attenuazione della luce attraverso i vari tessuti fogliari (Parkhurst, 1994; Ustin *et al*. 2001), condizionando la fissazione della CO<sub>2</sub> e in definitiva la produzione della pianta. L'assorbimento e la penetrazione della luce dipende in particolare dalla quantità e dalla posizione delle cellule del palizzata e del mesofillo

spugnoso (Vogelmann *et al.*, 1996). È stato dimostrato, inoltre, da Lloyd e collaboratori (1992) che l'attenuazione della luce all'interno della foglia obbedisce ad una legge di decadimento esponenziale, detta legge di Beer.

### **3.2 Effetti dello stress idrico sull'assimilazione della CO<sub>2</sub>**

Diversi ricercatori, che hanno studiato la relazione tra l'attività fotosintetica e le condizioni ambientali, hanno dimostrato che la carenza idrica e le alte temperature sono i più importanti fattori esogeni di stress che rallentano e, al limite, interrompono l'attività della pianta (Giorio *et al.*, 1999).

Nogues e Baker (2000) hanno riscontrato che alcune varietà di olivo, coltivate nel bacino del Mediterraneo, durante la stagione secca mantenevano tassi di attività fotosintetica e di traspirazione molto contenuti.

Anche per piante di pistacchio cv Kerman la risposta allo stress idrico è risultata tipica delle piante xerofile (Behboudian *et al.*, 1986). Benché la fotosintesi sia diminuita al calare del potenziale idrico fogliare, le piante hanno continuato a fotosintetizzare fino a quando non è stato raggiunto un potenziale -5 MPa. Gli stessi autori hanno accertato che le foglie hanno mantenuto un certo di turgore cellulare anche in corrispondenza di valori di potenziale idrico fogliare molto basso (-6 MPa), sebbene, in questo caso, sia stata riscontrata una minore efficienza nell'uso dell'acqua della foglia.

Chartzoulakis e collaboratori (1999) hanno rilevato che in risposta a condizioni estreme le piante innescano una serie di meccanismi di adattamento, consistenti in cambiamenti dello stato idrico della foglia, nella chiusura degli stomi e quindi, nella riduzione del tasso fotosintetico.

Ricerche condotte sulla vite hanno tuttavia messo in evidenza una stretta relazione tra differenti parametri fotosintetici (tasso di trasporto degli elettroni, efficienza della carbossilazione, efficienza nell'uso dell'acqua, respirazione alla luce, ecc) e la conduttanza stomatica ( $g_s$ ) piuttosto che con il contenuto idrico relativo (RWC) e con il potenziale idrico fogliare; in altri termini, la riduzione dell'attività fotosintetica causata dallo stress idrico è stata riscontrata a diversi livelli di idratazione fogliare, ma a valori simili di conduttanza stomatica (Medrano *et al.*, 2002). Inoltre, è stato dimostrato che gli stomi spesso si chiudono in conseguenza del deficit idrico ancora prima che sia stata rilevata qualche variazione nel potenziale e/o nel contenuto di acqua della foglia (Socias *et al.*, 1997).

È ormai accertato, a tale proposito, che esiste una segnalazione radice-foglia, indotta dalla siccità e promossa dall'essiccamento del suolo, che raggiunge le foglie attraverso il flusso di traspirazione e che determina la chiusura degli stomi. Questo messaggero chimico è stato identificato nell'acido abscissico (ABA) che è sintetizzato nella radici in risposta alla siccità (Davies e Zhang, 1991).

Per diverso tempo i ricercatori hanno investigato se le limitazioni imposte dalla carenza idrica all'assimilazione di CO<sub>2</sub>, nelle piante C3, fossero correlate alla chiusura degli stomi oppure alla compromissione metabolica. Flexas e Medrano (2002), in una rivisitazione dell'argomento, hanno suggerito un modello che descrive un graduale adattamento della fotosintesi alla siccità. Secondo questi autori, per valori di lieve o moderato stress idrico, la chiusura degli stomi è la prima risposta adattativa ed il vincolo prevalente al processo fotosintetico; in parallelo, comunque, a livelli di severa carenza idrica, la progressiva "down-regulation" genica o l'inibizione dei processi metabolici determinano una riduzione della sintesi di ATP e perciò una limitata rigenerazione di RuBP, con conseguente abbassamento del tasso di fotosintesi. In queste condizioni di stress severo sono frequenti, infine, fenomeni di fotoinibizione che comportano la quasi completa chiusura degli stomi.

In una recente pubblicazione Pinheiro e Chaves (2011) hanno messo in evidenza quanto il metabolismo degli zuccheri e dell'amido (direttamente condizionati del processo fotosintetico) sia interconnesso con le vie metaboliche degli ormoni e delle specie reattive dell'ossigeno (ROS). Lo stato dei carboidrati della foglia, quindi, modificato direttamente dal deficit idrico o indirettamente (tramite la diminuzione della crescita), agisce come un segnale metabolico anche se il suo ruolo non è ancora del tutto chiaro.

### **3.3 Effetti della fruttificazione sugli scambi gassosi**

Nella maggior parte delle piante il tasso di crescita del frutto e lo sviluppo di questo come sink influenzano significativamente il tasso di fotosintesi. Chiaramente l'effetto dipende dall'intensità della domanda di carboidrati da parte del sink stesso. Esperimenti condotti su castagno (Proietti *et al.*, 2000) e agrumi (Syvertsen *et al.*, 2003) hanno messo in evidenza che i frutti sono sink forti per i fotosintetati e determinano un incremento dell'attività fotosintetica nelle foglie vicine ad essi. Contrariamente a quanto sopra riportato, alcuni autori hanno tuttavia rilevato l'assenza di ogni correlazione tra il livello di fotosintesi e la forza del sink in melo (Rom e Ferree, 1986) e in olivo (Proietti, 2000).



Anche con riferimento all'alternanza di produzione, sono stati riportati risultati contrastanti: in generale, è stata osservata una riduzione del tasso fotosintetico dopo la defruttificazione in diverse specie da frutto quali melo (Gucci *et al.* 1995), agrumi (Iglesias *et al.* 2002) e pesco (Li *et al.* 2005); Proietti (2000), invece, ha riscontrato valori simili di conduttanza stomatica e tasso di traspirazione in piante cariche e scariche di olivo. La defruttificazione, inoltre, ha determinato un aumento nella concentrazione interna della CO<sub>2</sub> (Schaffer *et al.*, 1987) e una riduzione del contenuto di clorofilla per unità di superficie fogliare senza produrre, tuttavia, alcuna variazione sul rapporto tra clorofilla "a" e "b" (Nii *et al.*, 1995). Anche gli effetti della presenza del frutto sulla morfologia della foglia sono stati investigati; diverse ricerche hanno appunto mostrato un incremento della superficie fogliare e del peso specifico fogliare in seguito alla rimozione dei frutti (Schaffer *et al.*, 1986; Nii *et al.*, 1995). Baninasab e collaboratori (2007) hanno studiato il rapporto tra le relazioni source-sink e la fotosintesi in pistacchio. Questi autori hanno rilevato nelle piante fruttificanti, rispetto a quelle scariche, valori più elevati di fotosintesi, conduttanza stomatica, traspirazione ed efficienza del mesofillo fino a 70 g.d.p.f. Dopo tale periodo, a causa della precoce e rapida senescenza fogliare nelle piante cariche, non è stata registrata più alcuna differenza significativa dei parametri in questione fra le due tipologie di alberi (con e senza frutti).

Per spiegare il declino del tasso fotosintetico in risposta alla ridotta domanda dei sink dopo la defruttificazione, i ricercatori nella maggior parte dei casi hanno incrociato i dati ottenuti dai parametri relativi agli scambi gassosi con quelli derivanti dalle analisi dei carboidrati allo scopo di supportare (Herold 1980, Foyer 1988, Paul e Foyer 2001) o confutare l'ipotesi dell'inibizione della fotosintesi ad opera dei fotosintetati (Rom e Ferree, 1986; Marcelis, 1991; Nautiyal *et al.*, 1999). Altri studi hanno dimostrato che la riduzione del processo fotosintetico, causata da una contenuta domanda dei sink, non era associata ad un corrispondente aumento nella concentrazione dei carboidrati nella foglia in mango (Urban e Alphonsout, 2007) e che l'accumulo di fotosintetati non ha ridotto l'attività degli enzimi metabolici correlati in pesco (Li *et al.*, 2007). A conferma dell'ipotesi che tale fenomeno sia regolato da meccanismi diversi dall'inibizione diretta sull'attività enzimatica, Li e collaboratori (2005) hanno rilevato che l'abbassamento del tasso fotosintetico, in risposta alla ridotta domanda dei sink, era correlato sia ad una diminuzione della conduttanza stomatica che all'aumento della temperatura della foglia al di sopra dell'optimum, determinando danni irreversibili ai cloroplasti. La causa del deterioramento foto-ossidativo dei cloroplasti, in ragione di una maggiore temperatura fogliare, è stata

attribuita ad una minore frazione di luce utilizzata nel trasporto degli elettroni rispetto a quella assorbita, che ha quindi favorito la produzione di singoletti di ossigeno e l'incremento della concentrazione di specie reattive dell'ossigeno quali superossido ( $O_2$ ) e perossido di idrogeno ( $H_2O$ ) (Li *et al.*, 2005, Duan *et al.*, 2008).

### 3.4 Fattori coinvolti nella regolazione dell'attività fotosintetica

#### 3.4.1 Effetti della concentrazione della CO<sub>2</sub> sul processo fotosintetico

Le piante sono adattate alle condizioni ambientali per ottimizzare la crescita e la sopravvivenza e rispondono ai cambiamenti non solo alterando i loro processi fisiologici, ma anche adeguando la loro struttura. Durante gli ultimi 250 anni la concentrazione di CO<sub>2</sub> è aumentata da circa 280  $\mu\text{mol m}^{-1}$  dell'era preindustriale (ovvero prima del 1750) a 376  $\mu\text{mol m}^{-1}$  attuali e ci si aspetta che possa raggiungere 700-1000  $\mu\text{mol m}^{-1}$  entro la fine del 21° secolo (Houghton *et al.*, 2001). Questo rapido incremento nel contenuto di CO<sub>2</sub> atmosferica è senza precedenti nella storia genetica delle specie arboree. Tale fenomeno agisce sulle piante C<sub>3</sub> in un modo complesso. Inizialmente, all'aumentare della concentrazione di anidride carbonica la fotosintesi subisce un'accelerazione dovuta alle proprietà biochimiche della fissazione della CO<sub>2</sub> (per effetto diretto sull'enzima Rubisco attraverso una maggiore disponibilità di substrato) e di conseguenza si registra un incremento dell'efficienza nell'uso dell'acqua (WUE, H<sub>2</sub>O traspirata per unità di CO<sub>2</sub> fissata). A lungo termine, se la quantità di CO<sub>2</sub> rimane alta, sopraggiungono meccanismi di adattamento più complessi che determinano alterazioni nelle concentrazioni o nelle attività di composti coinvolti nella fotosintesi e, infine, la redistribuzione delle risorse all'interno dell'apparato fotosintetico o della pianta e i cambiamenti nella struttura della pianta stessa (Woodrow 1994, Drake *et al.*, 1997, Luo *et al.*, 1998).

Per descrivere i processi biochimici e la loro correlazione con la concentrazione di CO<sub>2</sub>, è stato adottato un modello di stato stazionario della fotosintesi (denominato modello-Farquhar) che combina gli scambi gassosi a livello della foglia con i processi biochimici che hanno luogo nei cloroplasti (Farquhar *et al.*, 1980, Farquhar e von Caemmerer 1982, Harley e Baldocchi 1995, Lloyd *et al.*, 1995). Il modello-Farquhar è basato sulla cinetica della Rubisco e descrive le principali reazioni nella biochimica della fotosintesi. Questo modello è ampiamente adottato come strumento per interpretare i tassi di scambio della CO<sub>2</sub> misurati nella foglia. Sebbene esistano modelli di stato stazionario e dinamici più dettagliati che descrivono le reazioni biochimiche (Kaitala *et al.*, 1982, Hahn 1987, Laisk e Eichelmann 1989, Poolman *et al.*, 2000), si tratta di strumenti che non sono abbastanza funzionali da essere utilizzati in diverse condizioni ambientali. Perciò, il modello-Farquhar si è rivelato quello più appropriato e più facilmente utilizzabile. Farquhar *et al.* (1980) hanno ipotizzato che la fotosintesi possa essere rappresentata da funzioni che tengano conto di diversi fattori limitanti. In piena luce il processo fotosintetico è limitato

dalla disponibilità di CO<sub>2</sub> (la capacità della Rubisco di consumare RuBP), mentre a livelli di luce più bassi è limitato dalla disponibilità di radiazione luminosa (la capacità di rigenerazione della RuBP). Analogamente, a basse concentrazioni di CO<sub>2</sub> è la capacità della Rubisco a limitare la fotosintesi, mentre ad alte concentrazioni di CO<sub>2</sub> è la capacità di rigenerazione delle RuBP a frenare il processo fotosintetico (Farquhar *et al.*, 1980, Hikosaka e Hirose 1998). Questi due processi sono considerati co-limitanti all'attuale concentrazione di CO<sub>2</sub> atmosferica. Lo stato limitato dalla Rubisco in genere si verifica ad una pressione parziale di CO<sub>2</sub> <20 Pa (~ 200 ppm), mentre lo stato limitato dalla rigenerazione della RuBP si verifica tipicamente intorno a valori > 30 Pa CO<sub>2</sub>. Tra 20 e 30 Pa, vi è una transizione da un limite all'altro. A volte questa transizione può essere facilmente individuabile, ma spesso differenti ipotesi devono essere formulate per trovare la giusta chiave di lettura dei dati.

Un terzo processo limitante che si verifica quando la velocità con cui viene prodotto il TPU (triosio fosfato utilizzabile) è superiore alla capacità della foglia di utilizzare i prodotti dei cloroplasti, è imposto dalla limitazione del sink o dalla disponibilità di nutrienti (Sharkey 1985; Farquhar, 1988).

Il tasso di scambio della CO<sub>2</sub> può essere espresso come un minimo di A<sub>j</sub> e A<sub>c</sub>, dove A<sub>j</sub> è il tasso di scambio netto della CO<sub>2</sub> limitato dalla rigenerazione della RuBP, e A<sub>c</sub> è il tasso netto limitato dalla Rubisco.

Se il tasso netto di assimilazione di CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>) è limitato dalla Rubisco, la risposta di A<sub>n</sub> alla [CO<sub>2</sub>] può essere descritta dalla seguente equazione:

$$A = V_{cmax} \left[ \frac{C_c - \tau^*}{2C_c + K_c \left( 1 + \frac{O}{K_o} \right)} \right] - R_d$$

dove:

V<sub>cmax</sub> è la velocità massima della Rubisco per la carbossilazione;

C<sub>c</sub> è la pressione parziale della CO<sub>2</sub> sulla Rubisco;

K<sub>c</sub> è la costante di Michaelis della Rubisco per il biossido di carbonio;

O è la pressione parziale della ossigeno sulla Rubisco;

K<sub>o</sub> rappresenta la costante di inibizione (di solito si intende la costante di Michaelis) della Rubisco per l'ossigeno.

$\tau^*$  è la concentrazione di  $[\text{CO}_2]$  alla quale procede l'ossigenazione al doppio del tasso della carbossilazione causando l'assorbimento fotosintetico della  $\text{CO}_2$  esattamente compensata dal rilascio fotorespiratorio di  $\text{CO}_2$  (Von Caemmerer, 2000; Ethier e Livingston, 2004).

In altre parole,  $\tau^*$  è il punto di compensazione fotorespiratoria, che è leggermente inferiore al punto di compensazione complessiva della foglia.

$R_d$  è il rilascio di  $\text{CO}_2$  respiratoria diversa dalla fotorespirazione e si presume essere principalmente respirazione mitocondriale. A causa delle perdite di  $\text{CO}_2$  non-fotorespiratoria, vi è un rilascio netto di  $\text{CO}_2$  dalle foglie quando l'aria intorno alla foglia ha una concentrazione di  $\text{CO}_2$  pari a  $\tau^*$ .

Quando  $A_n$  è limitato dalla rigenerazione del RuBP:

$$A = J \frac{C_c - \tau^*}{4C_c + 8\tau^*} - R_d$$

Dove:  $J$  è il tasso del trasporto degli elettroni. Questa equazione prende in considerazione quattro elettroni per la carbossilazione e l'ossigenazione. Esistono notevoli incertezze nel rapporto tra il trasporto degli elettroni e la sintesi di ATP (Baker, Harbinson e Kramer 2007). Tecniche fluorescenza comuni stimano il tasso di trasporto degli elettroni attraverso il fotosistema II, e questo è più strettamente associato con la produzione di NADPH. In base al numero degli elettroni necessari per la riduzione del  $\text{NADP}^+$ , sono qui utilizzati valori di 4 e 8, ma 4.5 e 10.5 sono stati anche utilizzati. Il parametro  $J$  è talvolta usato per stimare il tasso massimo che può essere ottenuto a saturazione di luce, e questo si chiama  $J_{\text{max}}$ .  $J$  rappresenta il tasso di trasporto degli elettroni che determina la riduzione del  $\text{NADP}^+$  per la rigenerazione RuBP in funzione dell'intensità della luce. Quando  $A$  è limitato dal TPU, è semplicemente:

$$A = 3\text{TPU} - R_d$$

dove TPU è il tasso di utilizzo del trioso fosfato ma può anche essere l'esportazione di carbonio dal ciclo di Calvin compreso l'uso diretto di glicina fotorespiratoria o serina. Quando si verifica un uso significativo di glicina o serina, la limitazione della fotosintesi per TPU, può diminuire con una diminuzione della  $[\text{O}_2]$  o un aumento della  $[\text{CO}_2]$  (Harley & Sharkey 1991).

Il fenomeno di sensibilità inversa rispetto alle  $[CO_2]$  e  $[O_2]$  si può anche verificare poiché, durante la limitazione della fotosintesi per TPU, alti livelli di acido fosfoglicerico (PGA) possono sopprimere la sintesi di amido inibendo la fosfo-glucoisomerasi (Sharkey, 1989). Pertanto, la limitazione della fotosintesi per TPU comporta che  $A_n$  resti costante con l'aumentare della  $[CO_2]$  o che diminuisca all'aumentare della  $[CO_2]$  (sensibilità inversa).

La conduttanza del mesofillo ( $g_m$ ) è l'inverso della resistenza biofisica alla diffusione della  $CO_2$  che si diffonde dagli spazi aerei intercellulari ai siti della carbossilazione, ed è possibile effettuarne una stima ragionevole direttamente dai dati della curva  $A/C_i$ . La conduttanza del mesofillo influisce sulla pressione parziale effettiva della  $CO_2$  all'interno del cloroplasto. Una bassa conduttanza del mesofillo ha l'effetto di ridurre la curvatura della curva  $A/C_i$ .

## Cap.4 - Scopo del lavoro

Il pistacchio è una specie differenziatasi in areali dove gli apporti idrici meteorici variano dai 250 ai 400 mm annui (Whitehouse, 1957), caratteristica che ha reso la specie marcatamente arido-resistente (Behboudian et al., 1986). In Iran, il comprensorio di Rafsanjan (l'area pistacchicola più importante del paese) è caratterizzato da una piovosità media annua che non supera i 100 mm e un'evapotraspirazione potenziale di circa 3000 mm annui (Dastorani et al., 2010). In Israele, prove effettuate nel deserto del Negev, hanno evidenziato che la pianta riesce a differenziare gemme a fiore e completare il ciclo biologico nonostante la scarsa piovosità che nei due anni di prova è stata soltanto di 54 e 163 mm con un'evapotraspirazione (ET) di 2600 mm (Spiegelroy et al., 1997).

Studi condotti sulla cv Kerman innestata su *P. atlantica* Desf., hanno registrato la persistenza di attività fotosintetica con potenziali idrici fogliari compresi tra -5 e -6 MPa, evidenziando come la risposta allo stress idrico di questa pianta possa essere considerata tra le più efficaci delle piante arboree da frutto (Behboudian et al., 1986).

Gli areali d'origine, oltre ad essere caratterizzati da limitate precipitazioni ed elevati tassi evaporativi, presentano spesso suoli con elevate concentrazioni saline; per esempio, nella provincia iraniana di Kerman sono stati campionati suoli con una conducibilità elettrica (EC) di 3,7 - 5,6 dS/m (Saadatmand et al., 2008). Nel 2005 Sepaskah e Karimi-Goghari, lavorando nelle condizioni sfavorevoli del deserto centrale iraniano, hanno evidenziato la capacità del pistacchio di avvantaggiarsi della presenza di falde poco profonde ad alta concentrazione salina. Ulteriori esperienze a tal proposito sono state condotte per valutare gli effetti dell'impiego di acque saline sulla produttività del pistacchio (Tavallali et al., 2009; Karimi et al., 2011; Mehdi et al., 2011).

Tuttavia, il pistacchio, posto in condizioni pedologiche e idriche ottimali incrementa notevolmente la sua attività vegeto-produttiva.

L'introduzione dell'irrigazione fa registrare: un'accelerazione nello sviluppo diametrico del tronco, l'incremento della superficie fogliare media e del numero di infruttescenze per ramo, una più precoce entrata in produzione (Monastra et al., 1995). Studi condotti nei diversi areali interessati dal pistacchio hanno dimostrato che l'utilizzo dell'acqua influisce positivamente sulle rese sia in termini quantitativi che qualitativi (Polito e Pinney, 1999; Goldhamer, 2005). Prove condotte in Turchia sull'introduzione dell'irrigazione hanno evidenziato incrementi produttivi sino al 74%, incrementi nel grado di deiscenza dei frutti sino al 56%, e della percentuale di frutti pieni del 18% (Ak e

Agackesen, 2006). Risultati simili si sono ottenuti in Spagna con la cv Kerman innestata su *P. terebinthus* (Gijon *et al.*, 2009).

La pratica irrigua, stabilizzando un ottimale status nutrizionale della pianta porta alla mitigazione dell'alternanza produttiva (Kanber *et al.*, 1993). De Palma e Novello nel 1998 hanno evidenziato, con la cv Larnaka, che l'irrigazione induce un incremento del tasso di assimilazione fogliare di CO<sub>2</sub>.

Alla coltura del pistacchio, analogamente a quanto accaduto all'olivo, è stata quindi riconosciuta l'indispensabilità di un'ideale tecnica irrigua se si vogliono conseguire risultati quali-quantitativi competitivi nel mercato globale.

Tradizionalmente, in frutticoltura, la pratica irrigua tende a massimizzare i livelli produttivi della specie, ma l'ampliamento delle aree impiantate ad arboreti da frutto e la competizione con i fabbisogni umani ed industriali avvenuta negli ultimi anni ha portato ad un maggior costo della risorsa idrica con conseguenti limitazioni nelle quantità di acqua disponibile per fini agricoli.

Il bisogno di razionalizzare l'uso dell'acqua ha portato diversi paesi ad abbandonare le tecniche d'irrigazione a bassa efficienza, a favore di sistemi più razionali come l'irrigazione localizzata e la subirrigazione. Si sono dunque condotti diversi studi, già a partire dagli anni '80, volti a studiare la risposta del pistacchio ad una riduzione controllata dell'apporto idrico stagionale (Goldhammer *et al.*, 1987; Phene *et al.*, 1987).

L'irrigazione in deficit (DI) è una tecnica irrigua che si applica alle specie arboree e si basa sulla diversa sensibilità allo stress idrico delle piante al variare delle fasi fenologiche (Behboudian e Mills, 1997; Ruiz-Sanchez *et al.*, 2010; Behboudian *et al.*, 2011); una riduzione degli apporti irrigui durante tali fasi permette un risparmio significativo di acqua senza ripercussioni sulla produttività delle piante.

Nel caso del pistacchio Goldhamer e Beede (2004) hanno diviso il ciclo vegeto produttivo in tre fasi dimostrando la minore sensibilità delle piante allo stress idrico durante la fase di lignificazione dell'endocarpo (fase II) che va dal completo sviluppo dell'endocarpo all'inizio del rapido accrescimento dell'embrione.

Prove effettuate dagli stessi autori hanno dimostrato che riduzioni dell'irrigazione di percentuali variabili tra il 25 e il 50% rispetto all'ETc durante il secondo stadio e nel post raccolta, non influenzano negativamente le rese né in termini quantitativi, né in termini qualitativi (frutti abortiti e deiscenti). Risultati simili sono stati riportati per il pistacchio da diversi autori (Phene *et al.*, 1987; Goldhamer *et al.*, 2005, 2006; Guerrero *et al.*, 2005).

Tali tecniche assumono particolare importanza nella gestione colturale del pistacchio che,



sebbene come già affermato è universalmente ritenuta una specie aridoresistente, è in grado, se ben irrigata, di traspirare grandi quantitativi di acqua; il pistacchio, infatti, presenta un coefficiente colturale tra i più elevati tra le specie arboree caducifogli, che supera il valore di 1 durante la maggior parte della stagione di crescita della pianta (Feres e Goldhammer, 1990); i volumi irrigui stagionali basati sul calcolo dell' ETc spesso sovrastimano i reali fabbisogni produttivi dell'impianto: basti pensare che in California, secondo produttore mondiale di pistacchio vengono comunemente somministrati fino a 10.000 m<sup>3</sup>/ha tramite microirrigazione superficiale o subirrigazione.

Considerando il comportamento alternante del pistacchio, un deficit idrico troppo severo potrebbe influenzare tutti i processi fisiologici della pianta ed, in particolare, l'espansione fogliare, l'apertura stomatica e l'assimilazione del carbonio (Robichaux, 1984), compromettendo l'accumulo di riserve e la produttività dell'impianto nell'anno successivo.

Alla luce di tutto ciò si è ritenuto utile approfondire gli aspetti legati alla risposta di piante di pistacchio a diversi livelli di stress idrico in un areale di coltivazione tipico dell'entroterra siciliano.

In Sicilia, infatti, l'unica regione italiana interessata dalla coltura, il pistacchio continua a essere per lo più relegato in situazioni colturali di estrema marginalità (Barone *et al.*, 1985), caratterizzate da limitate disponibilità idriche; in tali aree la tecnica irrigua si limita ad interventi calendarizzati nel periodo primaverile estivo, insufficienti per reintegrare la quota idrica evapotraspirata, protratti per quanto concesso dalla disponibilità idrica e scollegati dalle reali necessità fisiologiche della pianta del momento, conseguentemente le piante nel periodo estivo attraversano periodi di stress idrico con ripercussioni più o meno gravi.

Gli obiettivi del presente lavoro, avviato nella primavera 2013, sono stati:

- valutare diversi metodi di misura dello stato idrico della pianta ai fini di una corretta gestione dell'irrigazione;
- studiare l'effetto di diversi livelli di stress idrico sugli scambi gassosi di piante di pistacchio della cv Bianca.

## Cap.5 - Materiali e metodo

### 5.1 L'area sperimentale

La ricerca è stata effettuata durante l'anno 2013 presso l'azienda pistacchicola "Morello" sita nell'agro di Caltanissetta, in contrada Misteci (37°26' 05,00"N, 14° 03' 11,00"E) ad una altitudine di 360 m.s.l.m.

L'impianto è costituito da piante della cv Bianca innestate su terebinto (*Pistacia terebinthus* L.), di circa venti anni di età, con un sesto rettangolare di metri 6,5 x 4,5.

Le caratteristiche pedologiche su cui insiste l'impianto sono quelle tipiche della serie gessoso solfifera (Fierotti, 1988) con prevalenza di vertisuoli bruni ricchi di scheletro.

Il clima è mediterraneo con 5 mesi secchi nel periodo primaverile-estivo e inverni miti con una piovosità irregolare; le precipitazioni medie annuali sono di circa 510 mm (Cartabellotta *et al.*, 1998).

In azienda è presente un impianto di fertirrigazione localizzata costituito da due ali gocciolanti per fila con gocciolatori auto compensanti da 1,6 l/h e 3,5 l/h posti a una distanza di 80 cm (UniRam AS, Netafim™). La riserva idrica da cui attinge l'impianto è costituita da un laghetto collinare aziendale riempito con acque meteoriche e di falda.

Per quanto riguarda gli aspetti fitosanitari, il pistacchieto è gestito limitando al minimo gli interventi di controllo chimico delle avversità biotiche.

I volumi di acqua somministrati, nell'ordinarietà colturale durante la stagione primaverile – estiva, ammontano a circa 500 m<sup>3</sup>/ha.

Ai fini della ricerca, per valutare gli effetti dell'irrigazione e dello stress idrico, sono state imposte tre tesi:

- controllo non irrigato (T<sub>0</sub>);
- irrigato con 50 mm (500 m<sup>3</sup>/ha/anno) tramite gocciolatori da 1,6 l/h (T<sub>50</sub>);
- irrigato con 100 mm (1000 m<sup>3</sup>/ha/anno) tramite gocciolatori da 3,5 l/h (T<sub>100</sub>).

Nel 2009 una porzione pianeggiante dell'impianto è stata suddivisa in 3 blocchi, ciascuno costituito da 45 piante disposte su 3 file. Su ogni blocco sono state imposte le tre tesi irrigue e tutti i rilievi sono stati effettuati su tre piante omogenee per sviluppo vegetativo e produzione scelte nella fila centrale.

Durante la stagione vegeto-produttiva, sono stati effettuati 9 interventi irrigui a partire da metà maggio e fino a fine luglio, somministrando in totale 34,65 mm (T<sub>50</sub>) e 75,35 mm (T<sub>100</sub>) (tab. 5.1). Da fine luglio non è stato più possibile continuare a irrigare per esaurimento delle riserve idriche.

Tutte le piante in tesi hanno usufruito delle normali cure colturali applicate all'arboreto quali potature, lavorazioni del terreno e concimazioni minerali.

<b>Data</b>	<b>T<sub>50</sub> (mm)</b>	<b>T<sub>100</sub> (mm)</b>
16-mag	0,63	1,37
26-mag	5,04	10,96
06-giu	5,04	10,96
11-giu	5,04	10,96
21-giu	5,04	10,96
28-giu	2,52	5,48
07-lug	3,78	8,22
14-lug	5,04	10,96
21-lug	2,52	5,48
<b>Totale</b>	<b>34,65</b>	<b>75,35</b>

Tab. 5.1.1 - Quantità di acqua (mm) somministrata alle piante della T<sub>50</sub> e della T<sub>100</sub> nel corso della stagione vegeto-produttiva 2013.

## 5.2 I rilievi meteorologici

In azienda è presente una capannina meteo per la raccolta dei dati climatici. La temperatura e l'umidità relativa dell'aria sono state misurate con un sensore MP100 (Rotronic Instruments (UK) Ltd), il PPFD (*photosynthetic photon flux density*– flusso fotonico fotosinteticamente attivo) è stato rilevato utilizzando un sensore Li-190 Quantum (Li-CorBiosciences – Nebraska, USA) e con un fotodiodo al silicene (Micropto, silicon NPN phototransistor, model DFT02); la capannina è fornita inoltre di un pluviometro per il rilievo dei dati relativi alla piovosità. Gli strumenti sono connessi con un datalogger CR1000 (Campbell ScientificInc. – Utah, USA) per registrare le medie orarie dei dati.

Durante il periodo dei rilievi l'entità delle piogge è stata di 28,46 mm; al fine di integrare i volumi di acqua somministrati con le precipitazioni si è stimato, tramite la formula dell'USDA (U.S Department of Agricolture), il quantitativo di pioggia utile (Pu):

$$Pu = Pm * (125 - 0.2 * Pm) / 125 \quad (1)$$

dove:

Pu= pioggia utile;

Pm= pioggia caduta nel corso di un mese.

Il valore ottenuto (27,31 mm) è stato sommato ai quantitativi di acqua somministrati tramite l'irrigazione (tab. 5.1.1) al fine di ottenere i volumi di acqua effettivamente ricevuti dalle piante nel corso della stagione (tab. 5.2.1).

	<b>T<sub>0</sub></b> <b>(mm)</b>	<b>T<sub>50</sub></b> <b>(mm)</b>	<b>T<sub>100</sub></b> <b>(mm)</b>
Irrigazione	0	34.65	75.35
Pioggia utile	27.31	27.31	27.31
Tot	27.31	61.96	102.66

Tab. 5.2.1 - Volumi di acqua (mm) ricevuti dalle piante tramite l'irrigazione (Irr) e la pioggia utile stagionale (Pu) nei diversi trattamenti irrigui.

### 5.3 I rilievi idrici ( $\Psi_x$ )

Potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{swp}$ ).

Il potenziale delle piante in tesi è stato rilevato attraverso lo  $\Psi_{swp}$  rilevato con una camera a pressione (PMS Instrument Co., Corvallis - Oregon).

I rilievi sono stati effettuati a mezzogiorno (*midday*) su due foglie ombreggiate per pianta situate nella parte mediana del germoglio; un'ora prima della misurazione le foglie sono state coperte con pellicola trasparente e con carta alluminio in modo da ridurre la traspirazione ed equilibrare lo  $\Psi_{swp}$  con il potenziale idrico della branca (Begg e Turner, 1970).



Fig. 5.3.1 Foglia insacchettata per la misurazione del  $\Psi_{swp}$ .

Essendo il pistacchio una pianta resinosa (Ritchie e Hinckley, 1975; Pearcy *et al.*, 1994; Gijon *et al.*, 2009) è stato necessario sovrapporre della carta assorbente al picciolo in modo tale da individuare più facilmente la fuoriuscita dell'acqua xilematica escludendo dalla lettura la fuoriuscita della resina. I rilievi sono iniziati il 27 maggio e sono stati realizzati poi nelle seguenti date: 25 giugno, 9 luglio, 19 luglio, 6 agosto e 24 agosto.

Seguendo la metodologia proposta da Gucci *et al.* (2007), sono stati calcolati i valori di  $\Psi_{swp}$  cumulati per l'intera stagione vegetativa tramite la seguente formula:

$$\text{cumulata } \Psi_x = (\Psi_{x_{t1}} + \Psi_{x_{t2}}) \times (t_2 - t_1)/2 \quad (2)$$

dove  $\Psi_{x_{t1}}$  e  $\Psi_{x_{t2}}$  sono i valori di  $\Psi_{swp}$  relativi a due misurazioni successive mentre  $t_1$  e  $t_2$  rappresentano le date in cui tale misure sono state effettuate.

Contenuto idrico relativo (RWC).

Contemporaneamente alle misure del  $\Psi_{swp}$  è stato determinato il contenuto idrico relativo di due foglie per ciascuna pianta in tesi (Barr *et al.*, 1962). A tal fine le foglie sono state prelevate dalla parte mediana del germoglio, pesate immediatamente per ottenere il peso fresco (FW) e quindi immerse in acqua distillata.

Dopo 24 ore le foglie sono state velocemente asciugate con carta assorbente e pesate nuovamente per determinare il peso alla massima turgidità (TW). Infine i campioni sono stati posti in stufa a ventilazione forzata alla temperatura di 50°C al fine di ottenere il peso secco (DW). I valori così ottenuti sono stati utilizzati per calcolare il RWC (%) tramite la seguente formula:

$$RWC = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times 100 \quad (3)$$

dove:

FW = peso fresco delle foglie;  
TW = peso alla massima turgidità;  
DW = peso secco.

### Sonde ZIM per la misurazione della pressione di turgore

Due piante per ciascuna tesi ( $T_0$ ,  $T_{50}$  e  $T_{100}$ ) sono state monitorate tramite le sonde ZIM (ZIM Plant Technology GmbH, Hennigsdorf, Germany).

La sonda è costituita da due sensori metallici del diametro di 10 mm integrati a due magneti tra i quali viene posizionata una foglia intatta. I magneti, eserciteranno così una pressione costante sulla superficie fogliare ( $P_{\text{clamp}}$ ).

La pressione che la foglia esercita in risposta alla  $P_{\text{clamp}}$ , definita  $P_p$ , è inversamente proporzionale alla Pressione di turgore e viene monitorata dalle sonde grazie ad un sensore posizionato all'interno di uno dei due magneti.

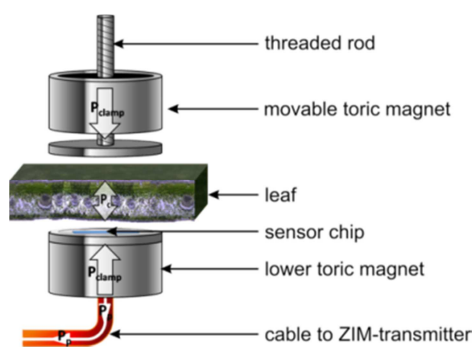


Fig. 5.3.2 – Schematizzazione della struttura delle sonde magnetiche ZIM applicate ad una foglia

Le foglie sono state individuate nella parte mediana della pianta a circa 1,5 m dal suolo. Le sonde sono state collocate tra il nervo centrale della foglia e il bordo della stessa in modo tale da stabilire un contatto uniforme con il tessuto fogliare. Al momento del posizionamento delle sonde, la distanza tra i magneti è stata regolata in modo da ottenere un segnale di pressione in uscita compreso tra 10 e 25 kPa.



Fig. 5.3.3 - Regolazione della pressione in uscita durante il posizionamento degli ZIM.

Il posizionamento dei magneti è avvenuto il 27 maggio seguendo le indicazioni fornite in maniera più dettagliata da Zimmermann et al. (2008, 2010). Il giorno prima dell'istallazione è stata effettuata un'abbondante irrigazione per equilibrare lo stato idrico tra le piante e avere così un valore di partenza comparabile.

Le sonde sono rimaste sulla pianta sino alla raccolta, avvenuta a inizio settembre. A causa del forte vento e di alcuni eventi piovosi avvenuti durante i 3 mesi di monitoraggio, alcune sonde si sono staccate ed è stato quindi necessario il loro riposizionamento.



Fig. 5.3.4 – Particolare di una sonda ZIM su una foglia.

Le sonde inviavano il segnale in uscita ad un trasmettitore, con la frequenza di un minuto. Tale segnale veniva dunque inviato, tramite rete wireless, ad una stazione di

controllo posizionata all'interno dell'azienda, che registrava e trasferiva tutti i dati a una rete GPRS (General Packet Radio Service ) collegata a un server della società ZIM Plant Technology GmbH. Questo sistema ha permesso il monitoraggio continuo del segnale attraverso qualunque computer connesso ad internet.



Fig. 5.3.5 – Trasmettitore e stazione di controllo per la ricezione e l'invio dei dati.

Al fine di ottenere l'andamento primaverile estivo dei valori della pressione di turgore è stata installata, dal 27 maggio al 30 agosto 2013, per ogni tesi in esame una centralina portante tre sonde collocate su due piante contigue. I tre sensori sono stati posti nella zona medio apicale di foglie distese, ben esposte alla luce.

## 5.4 Rilievi eco-fisiologici

In occasione di ciascun rilievo del  $\Psi_{swp}$  sono stati misurati i principali parametri eco-fisiologici quali la fotosintesi netta ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e la conduttanza stomatica ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); inoltre è stata calcolata l'efficienza dell'uso dell'acqua ( $iWUE$ ,  $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) come rapporto tra  $A_n$  e  $g_s$ .

Per tutti i rilievi degli scambi gassosi è stato utilizzato un analizzatore di gas a raggi infrarossi (IRGA), CIRAS-2 (PP Systems®) collegato a una camera di assimilazione automatica (PLC6 (U) Automatic Universal Leaf Cuvette).





Fig. 5.4.1 - Misurazione degli scambi gassosi della foglia con CIRAS-2.

I rilievi sono stati effettuati su foglie apicali poste nel tratto mediano del germoglio.

La misurazione è stata realizzata ponendo una porzione della foglia, equivalente a 2,5 cm<sup>2</sup>, all'interno della camera di assimilazione con la pagina superiore esposta alla luce. Il flusso di aria all'interno del sistema è stato fissato a una portata di 200 ml al minuto.

Contestualmente, sono state inoltre registrate: le curve di risposta della fotosintesi alla luce (PPFD,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La PPFD è stata rilevata tramite l'applicazione alla camera di assimilazione di un illuminatore (LED light units) in grado di generare luce a diversa intensità.

La temperatura, la concentrazione di CO<sub>2</sub> e l'umidità all'interno della cuvette sono state mantenute a livelli costanti; il flusso di aria all'interno del sistema è stato fissato su una portata di 200 ml al minuto. Infine, l'intensità del flusso fotonico fotosinteticamente attivo è stata diminuita progressivamente da 1600 a 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a intervalli di tempo costanti. I valori di assimilazione per ogni livello di PPFD sono stati registrati solo dopo che, nell'intervallo di tempo definito, si erano stabilizzati.

I valori ottenuti sono stati interpolati utilizzando le procedure di interpolazione non lineare implementate nel software Tablecurve 2D, secondo una funzione asintotica del tipo:

$$An = a + b \times (1 - e^{(-cx)}) \quad (4)$$

dove:

$A_n$  = fotosintesi netta ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );

$x$  = PPF (D) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );

$a$  = intercetta della funzione con l'asse  $y$ ;

$b$  = assimilazione massima ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );

$c$  = resa quantica.

Durante i rilievi sono state infine misurate le curve di risposta della fotosintesi alla  $\text{CO}_2$  (curve  $A/C_i$ ); le curve sono state misurate su foglie espanse, poste nella parte mediana delle piante in tesi, tramite il CIRAS-2 (PP Systems®) collegato a una camera di assimilazione automatica (PLC6 (U) Automatic Universal Leaf Cuvette). Le date in cui sono state fatte le misurazioni sono: il 25 giugno, il 9 luglio, il 19 luglio, il 6 agosto e il 24 agosto.

La misurazione è stata realizzata ponendo una porzione della foglia, equivalente a  $2,5 \text{ cm}^2$ , all'interno della camera di assimilazione con la pagina superiore esposta alla luce. All'interno della cuvette sono stati mantenuti a livelli costanti il flusso fotonico fotosinteticamente attivo (PPFD) a  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , l'umidità relativa all'80% e la temperatura della foglia a  $28^\circ\text{C}$ , infine il flusso di aria all'interno del sistema è stato fissato a una portata di  $200 \text{ ml}$  al minuto. La concentrazione di  $\text{CO}_2$  è stata fornita a partire da  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e diminuita, a intervalli di tempo definito, di  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  per volta. I valori di assimilazione per ogni livello di  $\text{CO}_2$  sono stati registrati solo dopo che, nell'intervallo di tempo, si erano stabilizzati.

Le curve di risposta della fotosintesi alla  $\text{CO}_2$  sono state analizzate per misurare la quota massima di carbossilazione ( $V_{\text{max}}$ ) e il tasso massimo di trasporto degli elettroni ( $J_{\text{max}}$ ).

Secondo il modello presentato da Farquhar, von Caemmerer e Berry (1980) l'attività fotosintetica è limitata da due processi biochimici: la carbossilazione della Rubisco (Rubisco-limited) e la rigenerazione del RuBP controllata dal tasso di trasporto degli elettroni (RuBP-regeneration-limited). Da diversi lavori (Ethier *et al.* 2006, Evans. 1986) è emerso che per valori di  $C_i$  (concentrazione di  $\text{CO}_2$  nelle camere sottostomatiche) inferiori a  $450 \text{ ppm}$  l'assimilazione della  $\text{CO}_2$  ( $A_n$ ) è limitata dall'attività della Rubisco ( $V_{\text{max}}$ ), mentre al di sopra di questo valore  $A_n$  è limitata dalla rigenerazione del RuBP ( $J_{\text{max}}$ ). I dati ottenuti dalle curve  $A/C_i$  sono stati quindi interpolati con due equazioni differenti proposte da Farquhar (1980) in modo da poter misurare  $V_{\text{max}}$  e  $J_{\text{max}}$ .

$V_{\max}$  è stato calcolato adattando l'equ. 5 (Farquhar *et al.*, 1980) alla pendenza iniziale della curva  $A/C_i$  ( $C_i < 450$  ppm) tramite il software TableCurve 2D:

$$A_c = \frac{V_{\max}(C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} - R_d \quad (5)$$

dove:

$A_c$  è la quota di fotosintesi limitata dalla Rubisco;

$C_i$  è la concentrazione di  $CO_2$  negli spazi intercellulari;

$\Gamma^*$  è il punto di compensazione in assenza della respirazione ( $R_d$ );

$O$  è la concentrazione di ossigeno;

$K_c$  è la costante di Michaelis-Menten dell'attività della Rubisco per la  $CO_2$ ;

$K_o$  è la costante di Michaelis-Menten dell'attività del Rubisco per l' $O_2$ .

$K_c$  e  $K_o$  sono assunti costanti a qualunque temperatura (Bernacchi *et al.*, 2001):

$$K_c = \exp^{(38.05-79.43/(R(T_1+273.15)))} \quad (6)$$

$$K_o = \exp^{(20.30-36.38/(R(T_1+273.15)))} \quad (7)$$

dove  $T_1$  è la temperatura della foglia ( $^{\circ}C$ ).

A  $28^{\circ}C$  i valori ottenuti sono stati:

$K_c = 559,85$ ;

$K_o = 320,7785$ ;

$\Gamma^* = 49,9817$ .

$J_{\max}$  è stato stimato dall'equ. 8 (Farquhar *et al.*, 1980) utilizzando per l'interpolazione tutti i valori vicino al plateau della curva  $A/C_i$  ( $C_i > 450$  ppm). Per la ricerca della migliore stima dei parametri, secondo il metodo dei minimi quadrati, è stato utilizzando il software TableCurve 2D:

$$A_j = \frac{J_{\max}(C_i - \Gamma^*)}{4C_i + 8\Gamma^*} - R_d \quad (8)$$

dove:

$A_j$  è il tasso di fotosintesi limitato dalla rigenerazione della RuBP;

$C_i$  è la concentrazione di  $\text{CO}_2$  alla quale la fotosintesi viene co-limitata dalla carbossilazione e dalla rigenerazione della RuBP.

## 5.5 Dati produttivi

Alla raccolta, avvenuta il 3/9/2013, è stata pesata la produzione per pianta (kg); il dato è stato messo in relazione con l'area della sezione del tronco misurata a 10 cm dal punto d'innesto (AST,  $\text{cm}^2$ ) per ottenere una misura dell'efficienza produttiva (EP,  $\text{kg}/\text{cm}^2$ ).

## 5.6 Analisi statistica dei dati

Tutti i dati raccolti sono stati analizzati secondo il modello statistico di analisi della varianza (ANOVA) e le medie sono state confrontate utilizzando il test di Tukey (valore della significatività  $P \leq 0.05$ ) con il software Systat 12.0 (Systat Software, Inc. 225 W Washington St., Suite 425 - Chicago, IL 60606).

## Cap.6 - Risultati e discussioni

In figura 6.1 è mostrato l'andamento giornaliero dei parametri climatici registrati nel corso della stagione vegeto-produttiva.

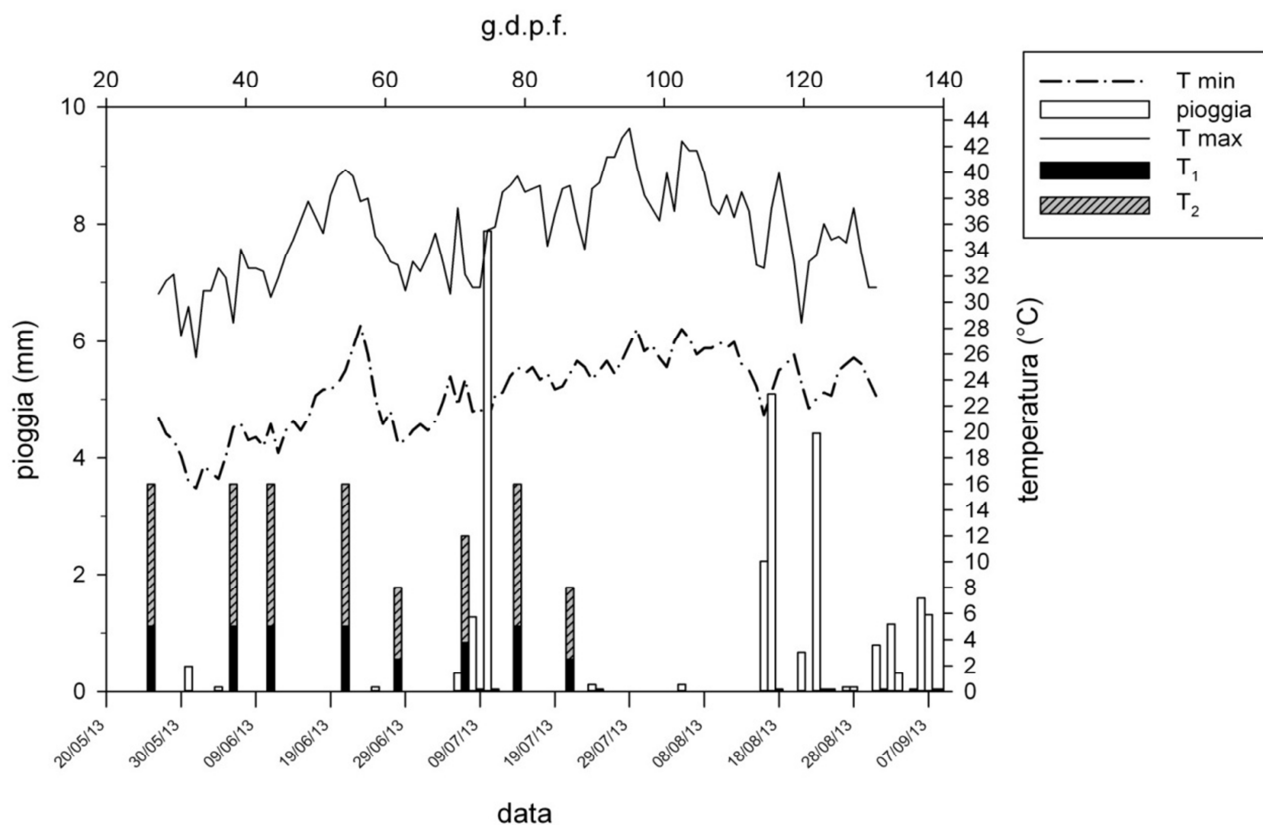


Fig. 6.1 - Andamento giornaliero stagionale (maggio-settembre 2013) dei parametri climatici (precipitazioni totali, temperature minime e massime) della zona sperimentale e i quantitativi di acqua somministrati con l'irrigazione.

I valori di temperatura hanno messo in evidenza una forte escursione termica giornaliera (12°C) con valori massimi di circa 42°C tra luglio e agosto; mediamente sono state registrate temperature massime di 35,5 °C e minime di 22,9 °C.

La precoce interruzione degli interventi irrigui, avvenuta per problemi tecnici, a partire da fine luglio, ha determinato un periodo di 24 giorni durante il quale le piante non hanno ricevuto alcun apporto idrico. Nel complesso la stagione estiva è stata caratterizzata da un decorso pluviometrico più umido rispetto all'andamento medio stagionale dell'area in studio. Le prime piogge autunnali, caratteristiche del clima mediterraneo, si sono verificate in anticipo rispetto al trend tipico, infatti, da metà agosto sono stati registrati diversi eventi piovosi che hanno apportato 12,49 mm di pioggia prima dell'ultimo rilievo di fine agosto.

## 6.1 Stato idrico delle piante

La figura 6.1.1 mostra l'andamento stagionale del potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ ), misurato nelle ore centrali del giorno (*midday*), per le diverse tesi irrigue.

Come mostrato dall'analisi della varianza (tab. 6.1.1) gli effetti principali, trattamento irriguo e data di rilievo, sono risultati statisticamente significativi. In particolare, mediamente la tesi T<sub>100</sub> ha fatto registrare valori di potenziale significativamente meno negativi (-1,5 MPa) rispetto alla T<sub>0</sub> (-1,7 MPa); l'interazione, tesi irrigua x data di rilievo, non è risultata significativa.

	SWP					RWC				
	Somma dei quadrati	G.d.l	Media dei quadrati	F	P	Somma dei quadrati	G.d.l	Media dei quadrati	F	P
<b>Tesi</b>	0,532	2	0,266	3,601	0,031	26,346	2	13,173	0,526	0,593
<b>Data</b>	17,885	5	3,577	48,382	0,000	671,002	5	134,2	5,36	0,000
<b>Tesi*Data</b>	0,362	10	0,036	0,489	0,893	252,238	10	25,224	1,008	0,443
<b>Errore</b>	6,432	87	0,074			2.253,17	90	22,035		

Tab. 6.1.1 - Analisi della varianza del potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ ) e del contenuto idrico relativo (RWC).

Come atteso, i valori di  $\Psi_{SWP}$  hanno seguito un trend decrescente con il progredire della stagione secca (fig. 6.1.1); lo stress, infatti, è aumentato nel corso del periodo come conseguenza del forte richiamo evapo-traspirativo dell'ambiente. In particolare, i valori di  $\Psi_{SWP}$  registrati tra i 33 e i 76 giorni dopo la piena fioritura (g.d.p.f), sono risultati tutti compresi tra -1,00 e -1,50 MPa, evidenziando l'assenza di stress idrico in tutte piante per il periodo compreso tra giugno e la prima decade di luglio (Gijon *et al.*, 2011).

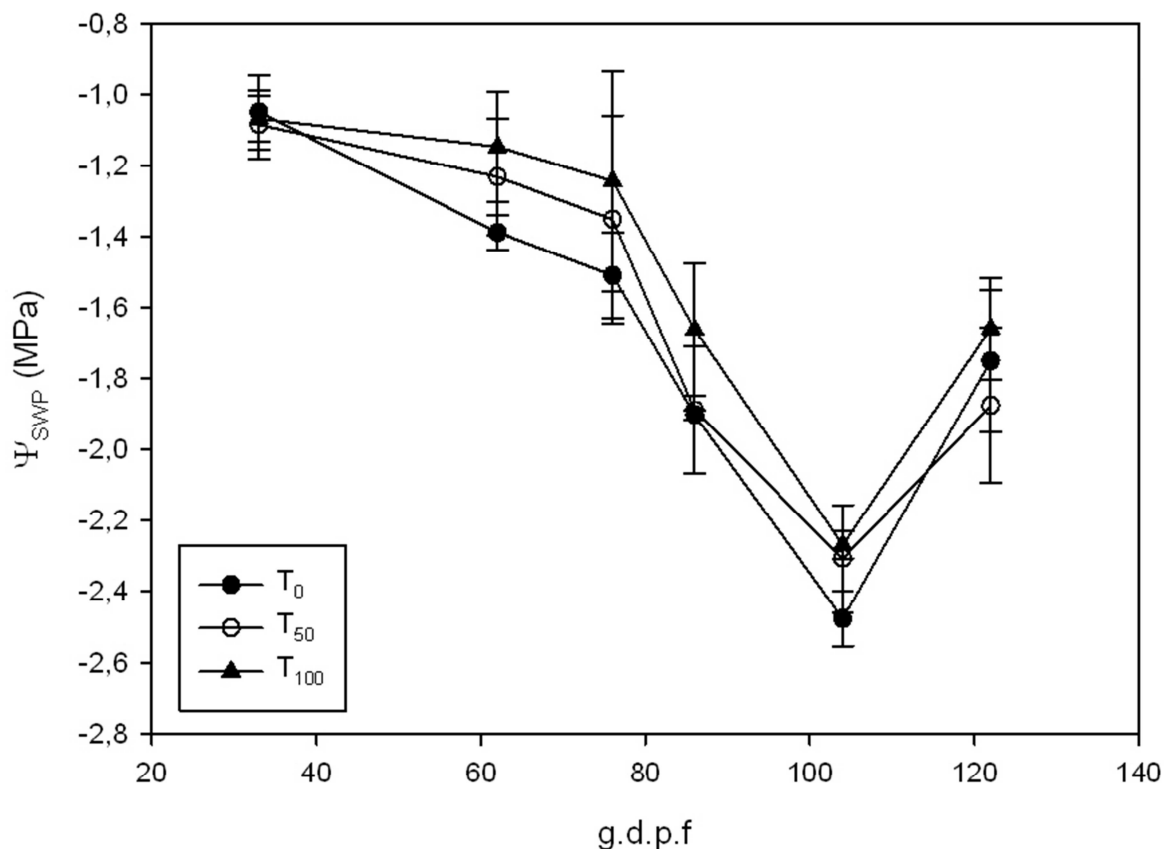


Fig. 6.1.1 - Andamento stagionale del potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ , MPa) rilevati nelle ore centrali del giorno (*midday*) in funzione dei trattamenti irrigui.

Da 86 g.d.p.f, nonostante le piogge registratesi nei giorni precedenti (fig. 6.1), i livelli di stress sono aumentati progressivamente in tutte le tesi irrigue fino ai valori minimi, variabili da -2,00 a -2,60 MPa rilevati a 104 g.d.p.f. (prima decade di agosto). L'aumento dello stress, che è stato osservato in quest'ultimo rilievo, è stato sicuramente influenzato sia dall'elevata richiesta evapotraspirativa dell'ambiente che dall'assenza di interventi irrigui (fig.6.1). Infine, a 122 g.d.p.f, i valori di  $\Psi_{SWP}$  hanno fatto registrare una risalita in seguito alle piogge che si sono verificate da metà agosto. La reidratazione, tuttavia, è stata incompleta, infatti, il  $\Psi_{SWP}$  non ha raggiunto i valori registrati a inizio stagione.

Dall'analisi dell'andamento stagionale del  $\Psi_{SWP}$  cumulato, è evidente il progressivo aumento di stress durante la stagione vegetativa, che raggiunge valori di -133 MPa nelle piante della tesi T<sub>100</sub> e valori -150 MPa nella T<sub>0</sub>, evidenziando una influenza positiva dei trattamenti irrigui sullo stato idrico delle diverse piante in tesi (fig. 6.1.2).

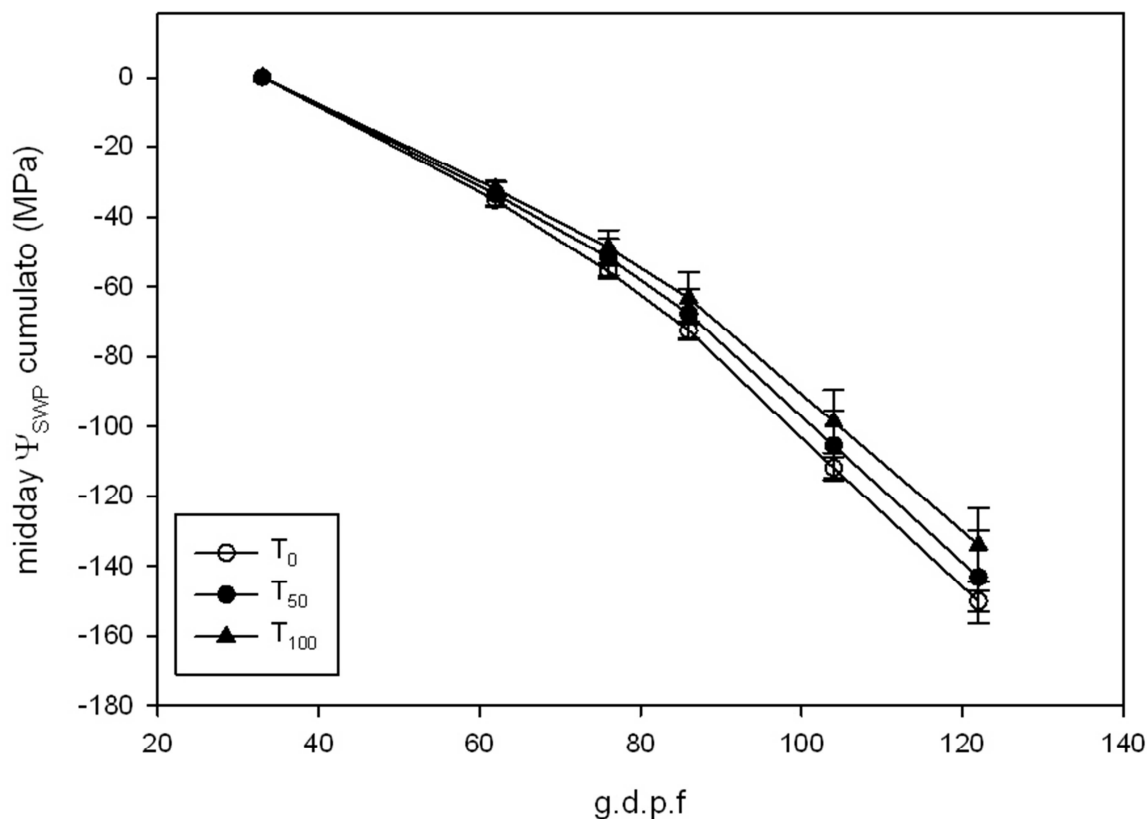


Fig. 6.1.2 - Andamento stagionale della cumulata potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ , MPa) rilevati nelle ore centrali del giorno (*midday*) in funzione dei trattamenti irrigui.

L'andamento stagionale del contenuto idrico relativo delle foglie (RWC) per i differenti trattamenti irrigui è riportato in figura 6.1.3.

Dall'analisi statistica dei dati è emerso che i volumi di acqua somministrati non hanno influenzato significativamente i valori di RWC che, di conseguenza, è risultato un parametro poco adatto a rappresentare lo stato idrico delle piante di pistacchio. L'epoca in cui sono stati eseguiti i rilievi, tuttavia, ha significativamente modificato i valori di RWC delle foglie ( $P < 0,005$ ) che hanno mostrato, in maniera simile anche se molto meno chiara del  $\Psi_{SWP}$ , un andamento mediamente decrescente e variabile nel corso della stagione vegeto-produttiva. Nonostante la positiva e significativa relazione riscontrata tra RWC ed  $\Psi_{SWP}$  (Fig. 6.1.4), l'elevata variabilità di RWC, ha causato una dispersione dei dati attorno alla retta di regressione con la conseguente riduzione del coefficiente di determinazione ( $r^2$ ) che si è attestato attorno a valori di 0,70.



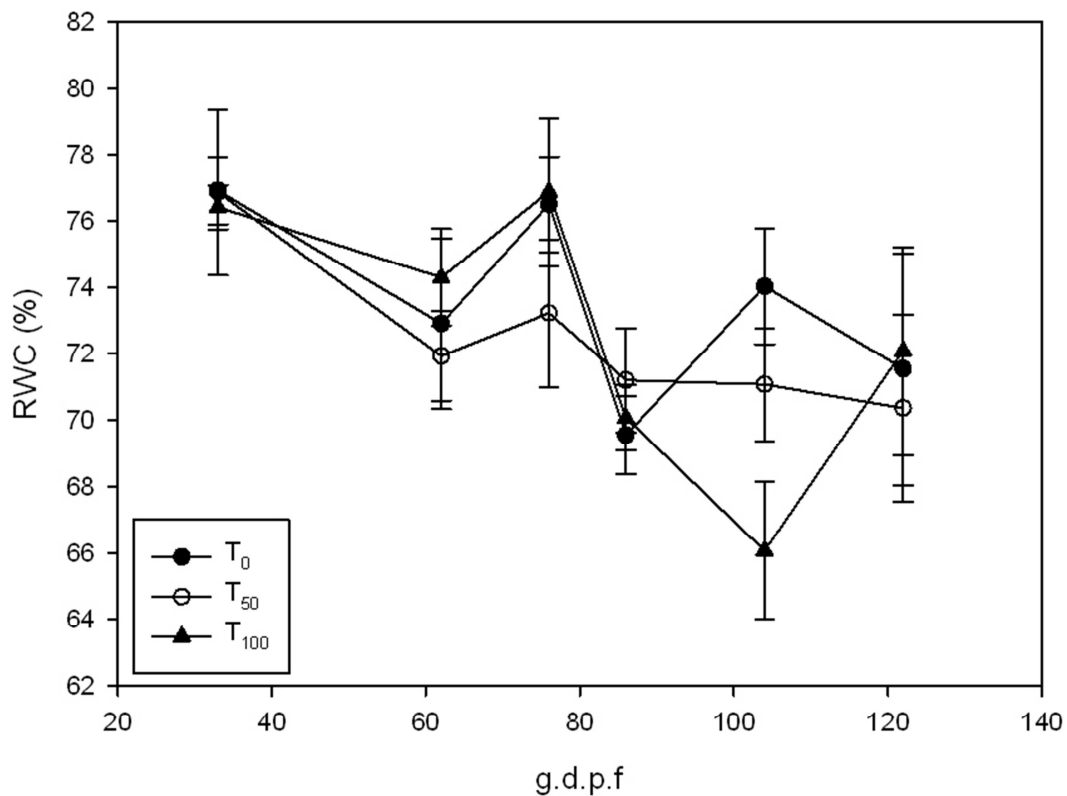


Fig. 6.1.3 - Andamento stagionale del contenuto idrico relativo (RWC, %) rilevato nelle ore centrali del giorno (*midday*) in funzione dei trattamenti irrigui.

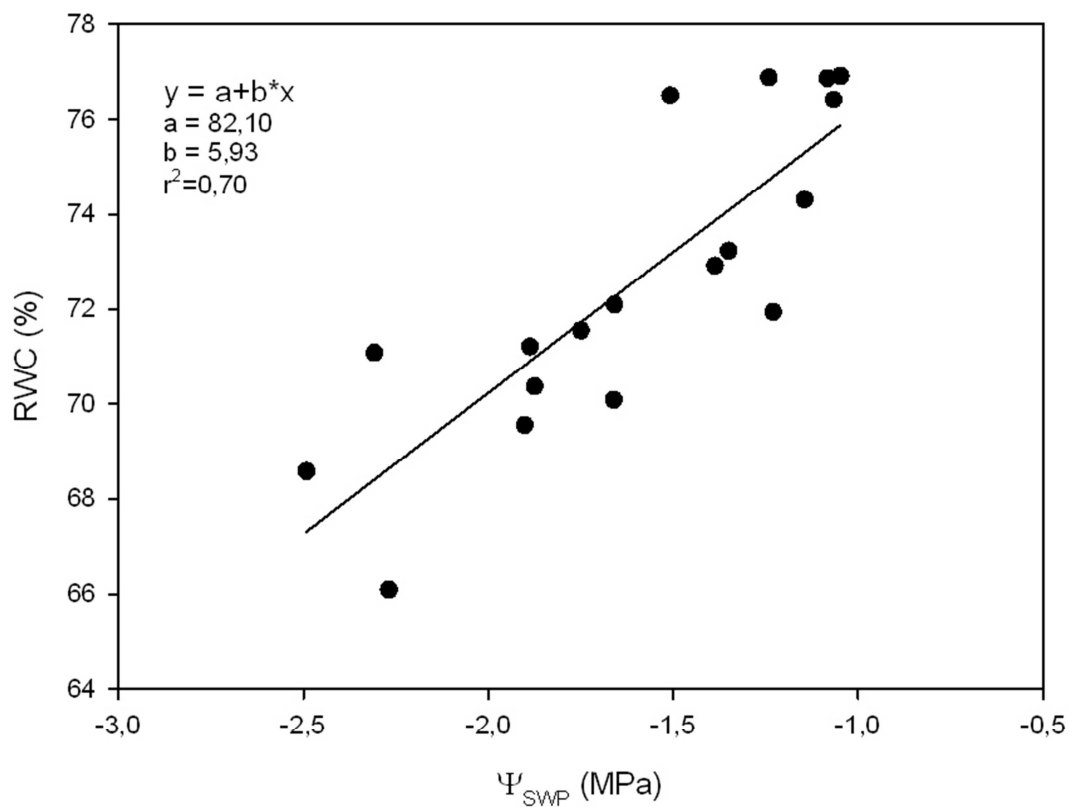


Fig. 6.1.4 - Relazione tra il contenuto idrico relativo (RWC, %) ed il potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ , MPa) rilevati nelle ore centrali del giorno (*midday*).

## 6.2 Relazione tra attività fotosintetica e potenziale idrico xilematico

Visti i risultati sin qui esposti, il  $\Psi_{SWP}$  è risultato un indicatore più affidabile rispetto al RWC, che sebbene correlato al potenziale ha mostrato minore precisione nella determinazione dello stato idrico delle piante, così come osservato anche in altre specie (Shackel *et al.*, 1997). In tal senso, per consentire una migliore valutazione dello stato idrico della pianta e della sua influenza sui parametri eco-fisiologici sono stati ridefiniti diversi livelli di stress sulla base dei valori di potenziale registrati durante la stagione vegetativa (tab. 6.2.1).

livello	stress	valori di $\Psi_{SWP}$
1	assente	$> -1,5$ MPa
2	leggero	$-1,5 \geq \Psi_{SWP} \geq -2$
3	elevato	$< -2$ MPa

Tab. 6.2.1 - Livelli di stress delle piante e corrispettivi valori del potenziale idrico xilematico.

I livelli di stress, quindi, sono stati messi in relazione con l'assimilazione massima ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) delle piante nel corso della stagione (Fig. 6.2.1).

Nella prima parte del ciclo vegeto-produttivo, fino a 86 g.d.p.f., si è osservato un andamento crescente di  $A_n$  nonostante la progressiva riduzione dei valori di  $\Psi_{SWP}$ ; in particolare tra i 33 e i 62 g.d.p.f., le piante non risultano soggette ad alcuno stress idrico ( $\Psi_{SWP} > -1,5$  MPa) e i valori di  $A_n$  aumentano da 10 a 14  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Il più basso livello di fotosintesi registrato a 33 g.d.p.f è attribuibile allo stadio di sviluppo della foglia di pistacchio che probabilmente in questa data non ha ancora raggiunto la piena efficienza fotosintetica. Altri autori hanno trovato differenze simili nei livelli fotosintetici delle foglie di pistacchio e li hanno correlati all'età della foglia e allo stadio di sviluppo (Lin *et al.*, 1984; Novello, 1998; Vemmos, 1994).

Tra i 76 e 86 g.d.p.f, sebbene i valori di  $\Psi_{SWP}$  siano diminuiti in tutte le piante in osservazione (da -1,5 a -2 MPa), lo stress idrico non ha influenzato i tassi fotosintetici che sono aumentati leggermente rispetto alla data precedente (16  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Tale comportamento è attribuibile allo stadio fenologico in cui si trovavano le piante al momento delle misure; tra giugno e luglio, infatti, inizia la seconda fase fenologica del pistacchio, nella quale avviene l'indurimento dell'endocarpo; in tale periodo la pianta risulta meno sensibile allo stress idrico. I risultati del presente lavoro confermano quanto osservato precedentemente da Gijon *et al.* (2010) che riportano più alti tassi di fotosintesi

associati a bassi valori di potenziale nella fase 2; anche Sajjadinia *et al.* (2010) hanno descritto un aumento della traspirazione durante la fase dell'indurimento dell'endocarpo.

A 104 g.d.p.f. quando i livelli di stress hanno raggiunto  $\Psi_{SWP} < -2$  MPa in tutte le piante in tesi, si osserva una riduzione dell'attività fotosintetica delle foglie di circa il 50% rispetto a quella fatta registrare tra 76 e 86 g.d.p.f. ( $8,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). In questa fase fenologica, quindi, in cui avviene il rapido accrescimento dell'embrione, le piante rispondono in maniera direttamente proporzionale allo stress idrico (Goldhammer *et al.*, 2005). Infine, a 122 g.d.p.f. in seguito agli eventi piovosi avvenuti a metà agosto (fig. 6.1) si osserva un aumento dei potenziali con un conseguente incremento dell'attività fotosintetica.

Appare utile evidenziare, infine, la diversa risposta delle piante all'effetto della reidratazione; quelle che sono riuscite a reidratare i tessuti fino a valori di  $\Psi_{SWP} > -1,5$  MPa (assenza di stress) hanno mostrato tassi fotosintetici in linea con i valori massimi stagionali ( $16-18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Al contrario, nelle piante con un livello di stress moderato ( $-1,5 > \Psi_{SWP} > -2$ ), An non ha raggiunto i valori di assimilazione osservati durante la fase 2, caratterizzata dagli stessi livelli di potenziale, confermando la maggiore suscettibilità del pistacchio agli stress idrici nella fase di rapido accrescimento dell'embrione (Goldhamer *et al.* 1995, Goldhamer 2005).

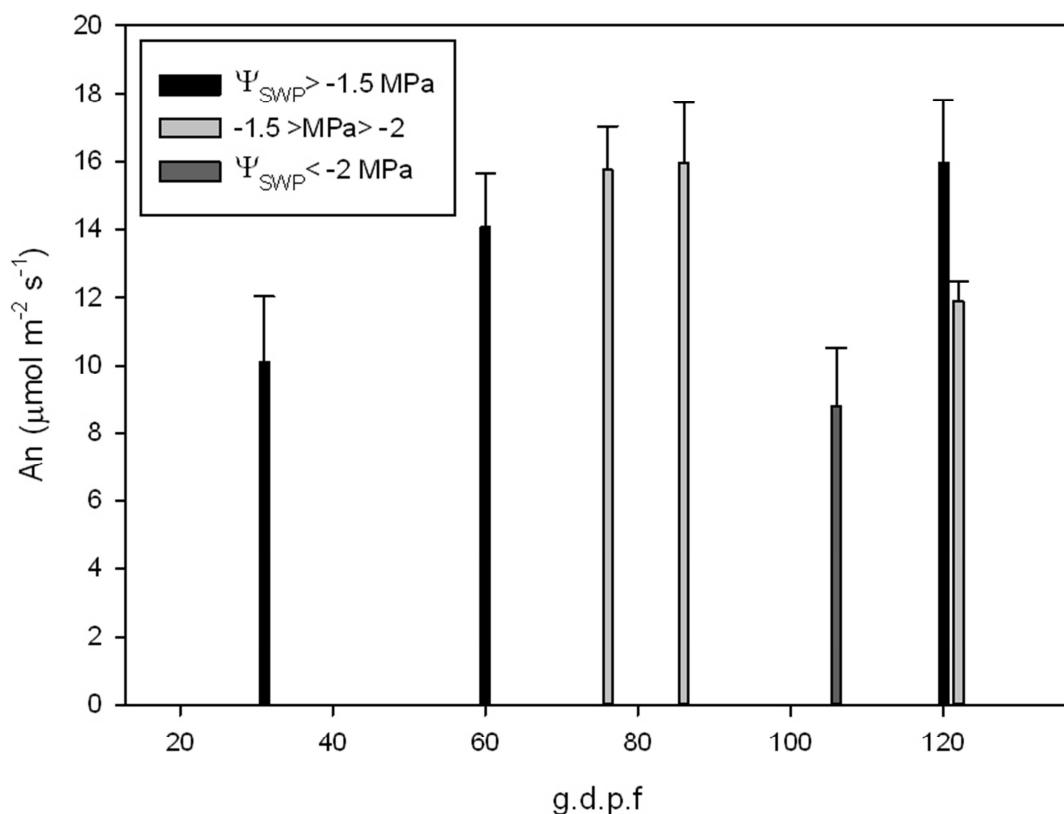


Fig. 6.2.1 - Andamento stagionale della fotosintesi netta ( $An$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in relazione al potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ , MPa).

La conduttanza stomatica ( $g_s$ ) ha mostrato un andamento stagionale simile a quello registrato per l'attività fotosintetica (fig. 6.2.2). Tra i 33 e i 76 g.d.p.f si sono registrati valori di  $g_s$  tra i 192 e i 320  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , che sono poi aumentati, indipendentemente dallo stress idrico, con il progredire della stagione fino a valori di 500  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  osservati a 86 g.d.p.f. L'influenza del livello di stress idrico sulla conduttanza si osserva a partire dai 104 g.d.p.f. quando si registra la diminuzione della conduttanza stomatica (197  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) associata a valori di potenziale xilematico alti ( $\Psi_{\text{SWP}} < -2 \text{ MPa}$ ); anche in questo caso, così come riportato per la fotosintesi, tale diminuzione è associata allo stadio 3 di rapido accrescimento dell'embrione. Tali diminuzioni dei valori di  $g_s$  sono ampiamente riportate in letteratura (De Palma e Novello, 1998; Goldhamer *et al.* 1984; Guerrero *et al.*, 2006; Gijon *et al.*, 2009).

Similmente a quanto avvenuto per la fotosintesi, anche la conduttanza stomatica è aumentata sensibilmente a 122 g.d.p.f come conseguenza delle piogge avvenute da metà agosto. Le piante però, anche in questo caso, non si sono comportate tutte allo stesso modo, infatti, l'incremento della conduttanza è stato quasi assente per le piante che presentavano valori di potenziale compresi tra -1,5 e -2 MPa mentre nelle piante che avevano recuperato completamente il loro stato di idratazione ( $\Psi_{\text{SWP}} > -1,5 \text{ MPa}$ ) la conduttanza è arrivata a valori prossimi a 700  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Anche se usualmente i valori di  $g_s$  riportati in letteratura risultano più bassi di quelli presentati in questo lavoro, alcuni autori hanno riscontrato tassi di  $g_s$  paragonabili a quelli ottenuti nel corso di questo esperimento (Gijon *et al.*, 2011; Goldhamer *et al.*, 1985; Vemmos *et al.*, 1994). Nel loro lavoro Gijon *et al.*, (2010) attribuiscono tali differenze all'utilizzo di un analizzatore a raggi infrarossi che misura la conduttanza sia della pagina superiore che inferiore, proprio come è stato fatto in questo caso. Gli stessi autori, infatti, in un lavoro effettuato sulle stesse piante, avevano registrato, tramite l'utilizzo di un porometro, che misura soltanto gli scambi gassosi della pagina inferiore, valori di  $g_s$  di 500  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Gijon *et al.*, 2008).

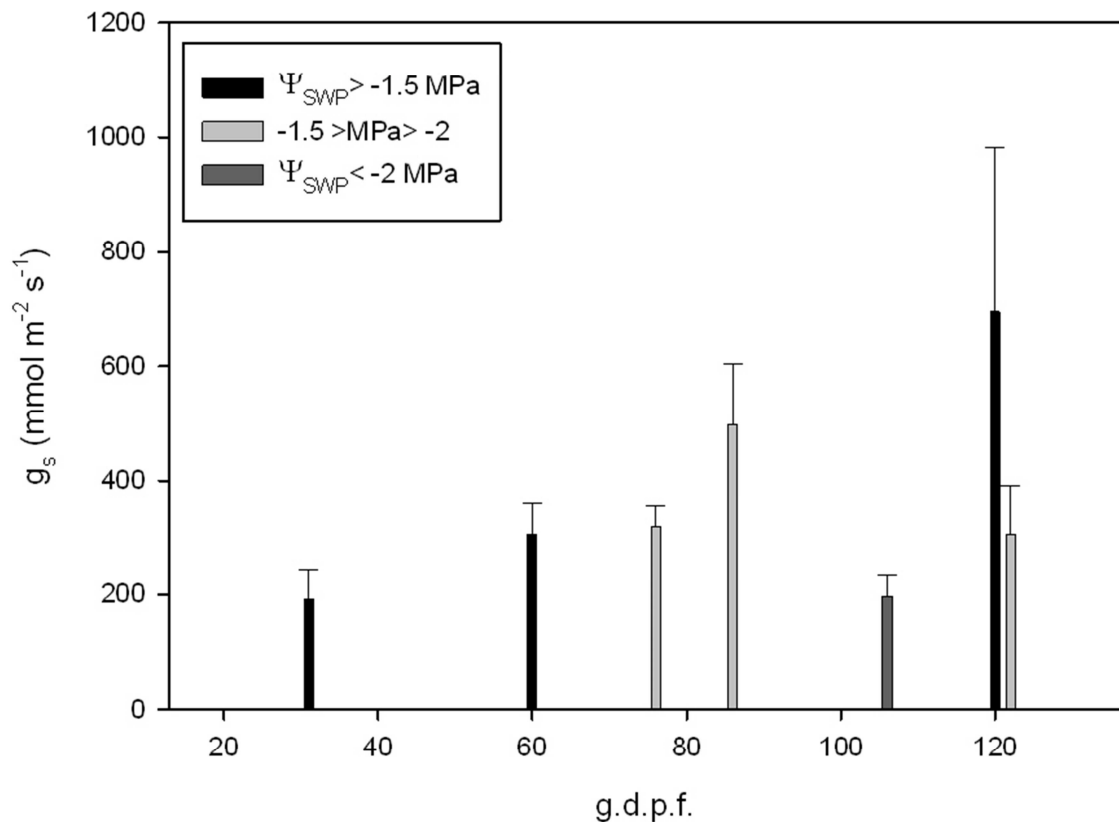


Fig. 6.2.2 - Andamento della conduttanza stomatica ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) nel corso del ciclo vegeto-produttivo in relazione al potenziale idrico xilematico ( $\Psi_{SWP}$ , MPa).

Considerata la forte influenza che ha avuto la fase fenologica sugli scambi gassosi delle piante, la stagione vegeto-produttiva è stata suddivisa in tre fasi sulla base dello stadio di sviluppo del frutto (Goldhamer *et al.*, 1995):

- **Fase 1:** che va dall'inizio dello sviluppo del frutto, subito dopo l'allegagione, fino al raggiungimento delle dimensioni finali (fine maggio);
- **Fase 2:** durante la quale il frutto, che ha raggiunto le dimensioni massime, inizia la lignificazione dell'endocarpo che si protrae fino a circa metà luglio;
- **Fase 3:** inizia con il rapido sviluppo dell'embrione, che porta all'aumento del peso del frutto, e termina con la raccolta.

Al fine di meglio comprendere l'interazione tra lo stato idrico e gli scambi gassosi delle piante si è dunque analizzata l'influenza del potenziale xilematico sui tassi di attività fotosintetica e di conduttanza stomatica al variare dello stadio fenologico di sviluppo del frutto (figg. 6.2.3 e 6.2.4).

Dall'analisi dei grafici si può evincere che nelle fasi 1 e 2 non vi è stata alcuna influenza dello stato idrico sugli scambi gassosi delle piante che, invece, sembrano più legati alla fase fenologica.

Nella fase 3, al contrario, il  $\Psi_{SWP}$  inizia a esercitare la sua influenza sugli scambi gassosi; infatti all'aumentare dello stress le piante rispondono con la chiusura degli stomi e di conseguenza con la diminuzione dell'attività fotosintetica.

Confrontando le diverse fasi fenologiche è risultato che i valori più bassi di  $A_n$  ( $< 8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e di  $g_s$  ( $< 200 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sono stati registrati nella fase 1 e nella fase 3; in particolare, nella prima fase si ipotizza che il limite sia principalmente di origine biochimica, ovvero intrinseco allo stadio di sviluppo della foglia, mentre nella terza fase lo stress idrico, determinato da valori di  $\Psi_{SWP} < -2\text{MPa}$ , sembra sia la principale limitazione degli scambi gassosi delle piante.

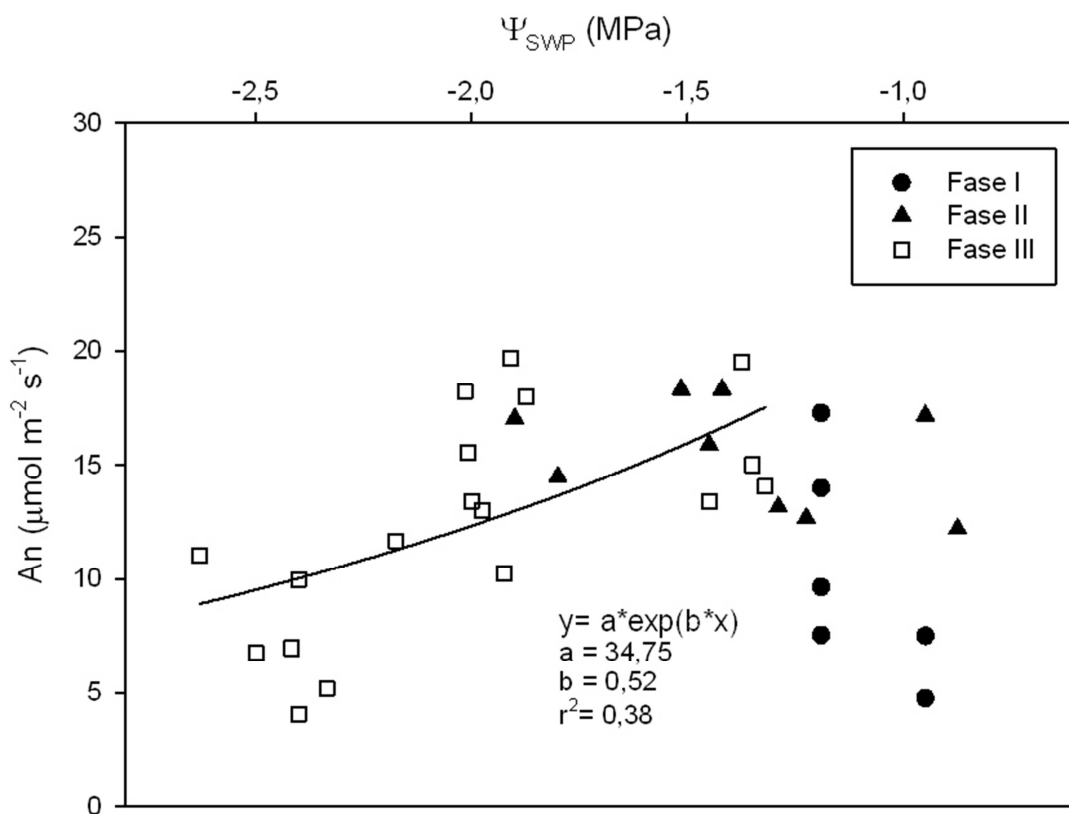


Fig. 6.2.3 - Influenza dello stato idrico delle piante ( $\Psi_{SWP}$ , MPa) sull'attività fotosintetica  $A_n$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in relazione alle fasi fenologiche. Fase 1 (maggio), fase 2 (giugno-inizio-luglio), fase 3 (fine luglio-agosto). (Goldhamer *et al.*, 1995).

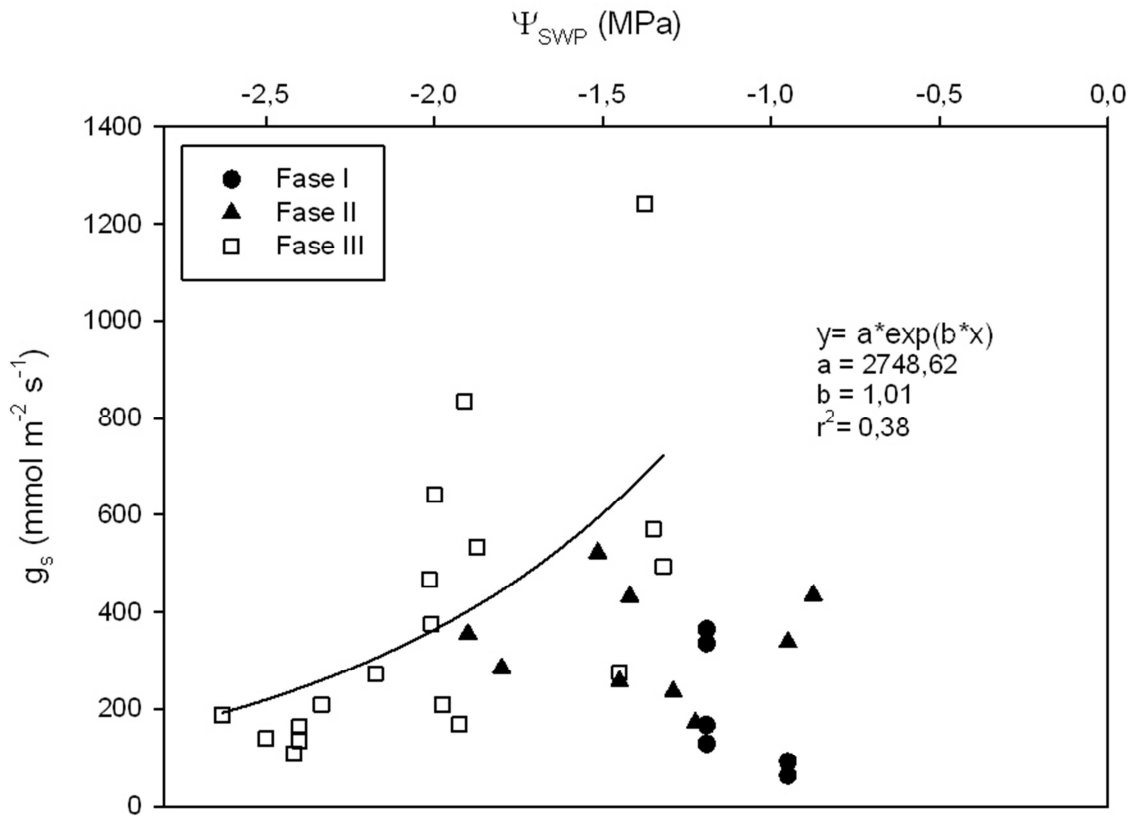


Fig. 6.2.4 - Influenza dello stato idrico delle piante ( $\Psi_{SWP}$ , MPa) sulla conduttanza stomatica ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in relazione alle fasi fenologiche. Fase 1 (maggio), fase 2 (giugno-inizio-luglio), fase 3 (fine luglio-agosto) (Goldhamer *et al.*, 1995).

### 6.3 Curva di risposta della fotosintesi alla luce

I dati di risposta della fotosintesi al variare della luce (PPFD,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), misurati nelle diverse date di rilievo, sono stati raggruppati per fase fenologica in modo tale da caratterizzare la risposta fotosintetica delle piante per ciascun periodo.

In figura 6.3.1 sono riportate le curve rappresentative delle fasi 1 e 2, ottenute interpolando i valori medi di  $A_n$  tramite l'equazione 4.

I parametri ottenuti per le due differenti fasi sono :

fase 1:

a: -3,28; b: 11,09; c: 0,00255;  $r^2$ : 0,98.

fase 2:

a: -2,25; b: 17,50; c: 0,00221;  $r^2$ : 0,99.

Dal confronto delle curve ottenute per le due fasi si osserva una minore capacità di assimilazione della CO<sub>2</sub> delle piante nella fase 1 (assimilazione massima = 11 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) rispetto alla fase 2 (17 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) con tutta probabilità legata al maggiore sviluppo delle foglie, evidenziato già in precedenza (par. 6.2).

In effetti, analizzando i valori dell'intercetta della funzione con l'asse delle y (parametro a dell'equazione 9, che rappresenta da un punto di vista fisiologico il tasso di respirazione al buio della foglia, si osserva un valore più alto nella prima fase (-3.3 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) rispetto alla seconda (-2,2 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Dal lavoro effettuato da Marra *et al.* (2009), sulla respirazione di foglie e infruttescenze di pistacchio sulla base del loro stadio di sviluppo, è risultato che la foglia mostra, nelle prime fasi di sviluppo, tassi più alti di respirazione che sono legati all'intensità di crescita dell'organo stesso. Da questa analisi si ottiene, dunque, una conferma dello sviluppo incompleto della foglia durante la fase 1 e testimonia lo stretto legame che vi è tra la capacità fotosintetica della foglia e il suo stadio di sviluppo.

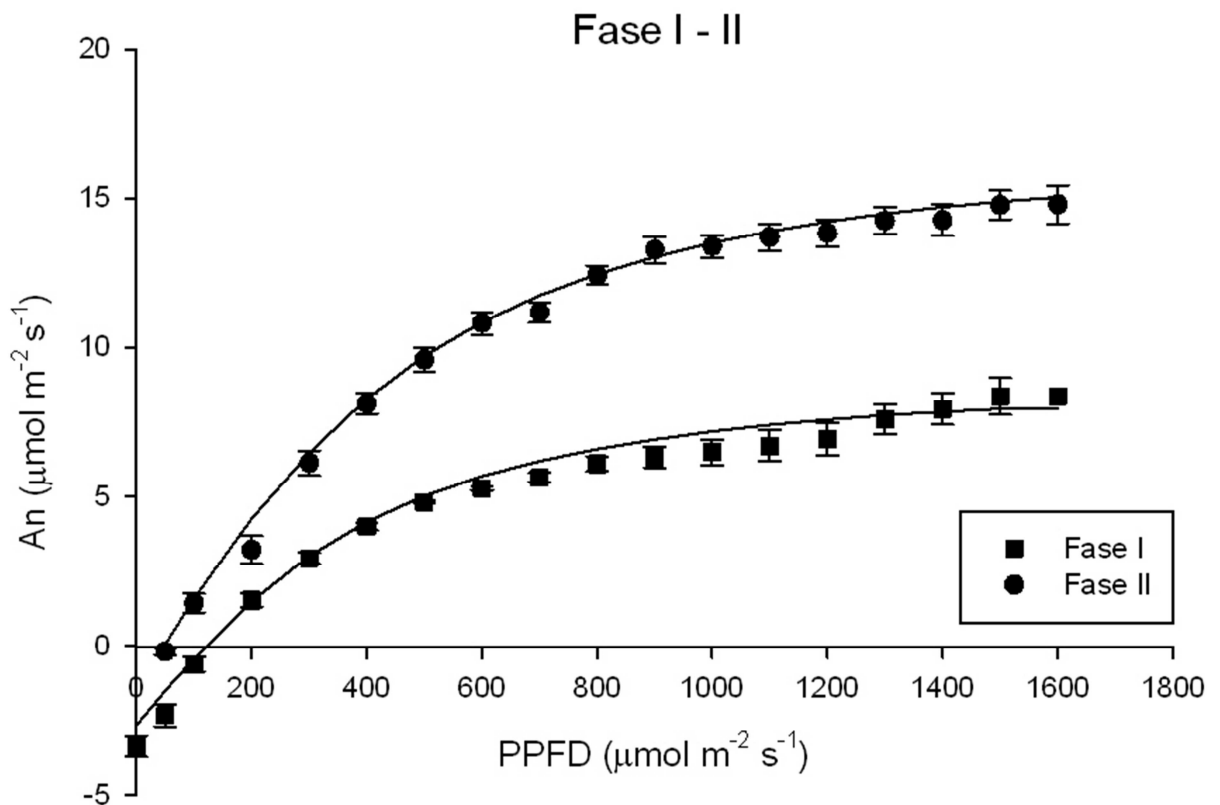


Fig. 6.3.1 - Curve di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) al variare della luce (PPFD,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) per la fase 1 (maggio) e la fase 2 (giugno-inizio luglio). Le curve sono state ottenute interpolando i valori medi di  $A_n$  tramite la funzione  $y=a+b*(1-e^{-cx})$ . ( $P^* < 0.0001$ ;  $P^{**} < 0.0001$ ).



Le curve di risposta della fotosintesi alla luce nella fase 3 sono state raggruppate sulla base del livello di stress idrico della pianta al momento della misura (fig. 6.3.2). Per ciascun livello di stress (tab. 6.2.1) sono state calcolate le medie dei valori di  $A_n$  al variare del PPFD e i dati ottenuti sono stati interpolati secondo la funzione (9) i parametri ottenuti per i diversi livelli di stress sono:

$$\Psi_{SWP} > -1.5 \text{ MPa: } a = -3,15; b = 21,14; c = 0,0021; r^2 = 0,99;$$

$$\Psi_{SWP} -1,5 \geq \Psi_{SWP} > -2: a = -1,28; b = 15,18; c = 0,0020; r^2 = 0,99;$$

$$\Psi_{SWP} < -2 \text{ MPa: } a = -0,54; b = 10,70; c = 0,0026; r^2 = 0,99.$$

Lo stress idrico ha ridotto la massima capacità fotosintetica ( $A_{max}$ , parametro  $b$  della curva) delle piante, da valori di  $21 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , registrati nelle piante con  $\Psi_{SWP} > -1,5$  MPa, si è passati a  $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  per le piante con  $-1,5 > \Psi_{SWP} > -2$ , fino a valori minimi di  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nelle piante caratterizzate da  $\Psi_{SWP} < -2$  MPa.

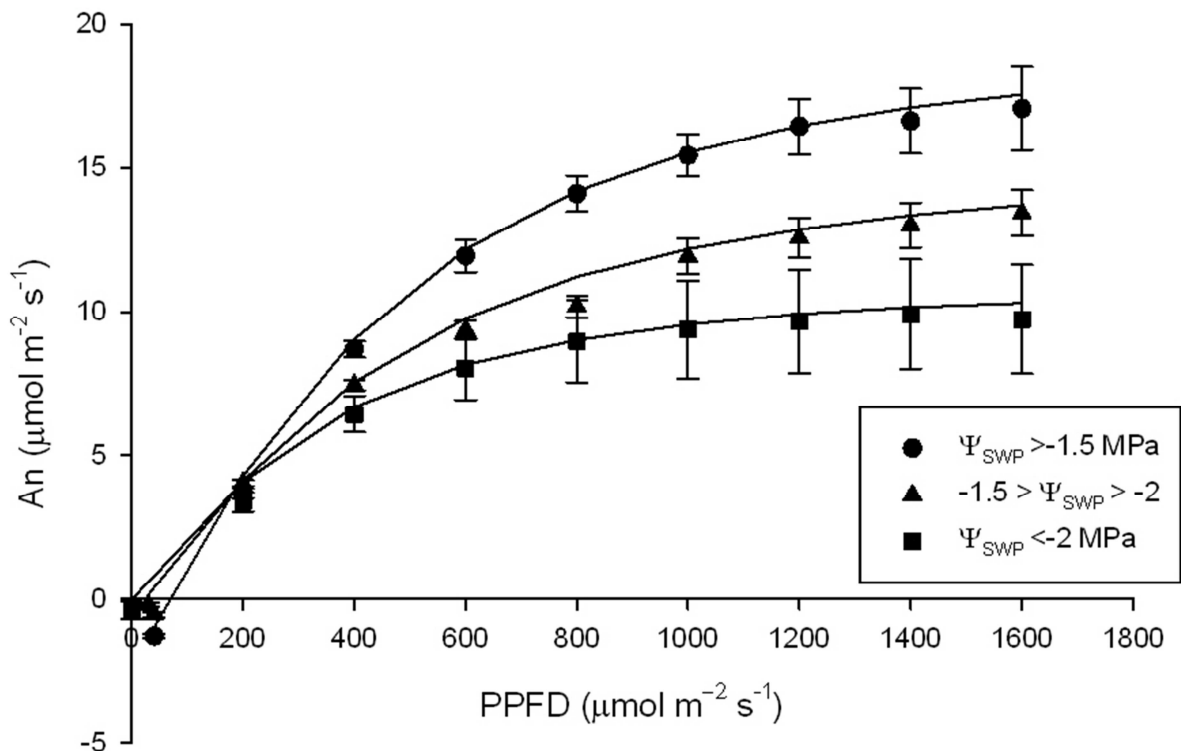


Fig. 6.3.2 - Curve di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) al variare della luce (PPFD,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) per la fase 3 (fine luglio-agosto). Le curve sono state ottenute interpolando i valori medi di  $A_n$  tramite la funzione  $y = a + b \cdot (1 - e^{-cx})$ . ( $P^* < 0.0001$ ;  $P^{**} < 0.0001$ ;  $P^{***} < 0.0001$ ).

## 6.4 Relazione tra la conduttanza stomatica e l'attività fotosintetica

La relazione tra  $g_s$  e  $A_n$  è risultata positiva e altamente significativa ( $r^2=0,75$ ) (fig 6.4.1). L'andamento esponenziale della curva indica che l'attività fotosintetica cresce in maniera lineare, costante e più che proporzionale, in relazione all'aumento della conduttanza stomatica, fino a valori di  $g_s$  di circa  $400 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , suggerendo, in questa fase, una predominanza di limitazioni di tipo stomatico alla fotosintesi. Al di sopra di tale limite l'incremento relativo di  $A_n$ , al variare di  $g_s$ , comincia a diminuire progressivamente e la curva diventa asintotica assestandosi su valori massimali di  $A_n$  di  $18 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Tali limiti corrispondono perfettamente con quanto riscontrato nel 2011 da Gijon *et al.* (2011) in un pistacchieto di 11 anni, cv Kerman innestata su terebinto, sottoposto a differenti trattamenti irrigui. E' probabile dunque che, nelle condizioni sperimentali del presente lavoro,  $18\text{-}20 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  rappresenti il valore massimo di assimilazione raggiungibile da una pianta di pistacchio, infatti, anche se la conduttanza è aumentata, raggiungendo valori prossimi a  $1200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  quando le condizioni fenologiche, climatiche e fisiologiche lo hanno consentito, la fotosintesi è rimasta costante e questo fa ipotizzare la presenza di un limite fisiologico (es. tasso di carbossilazione massimo ( $V_{max}$ ); tasso massimo di trasporto degli elettroni ( $J_{max}$ ) che impedisce l'ottenimento di tassi di fotosintesi superiori a tale valore.

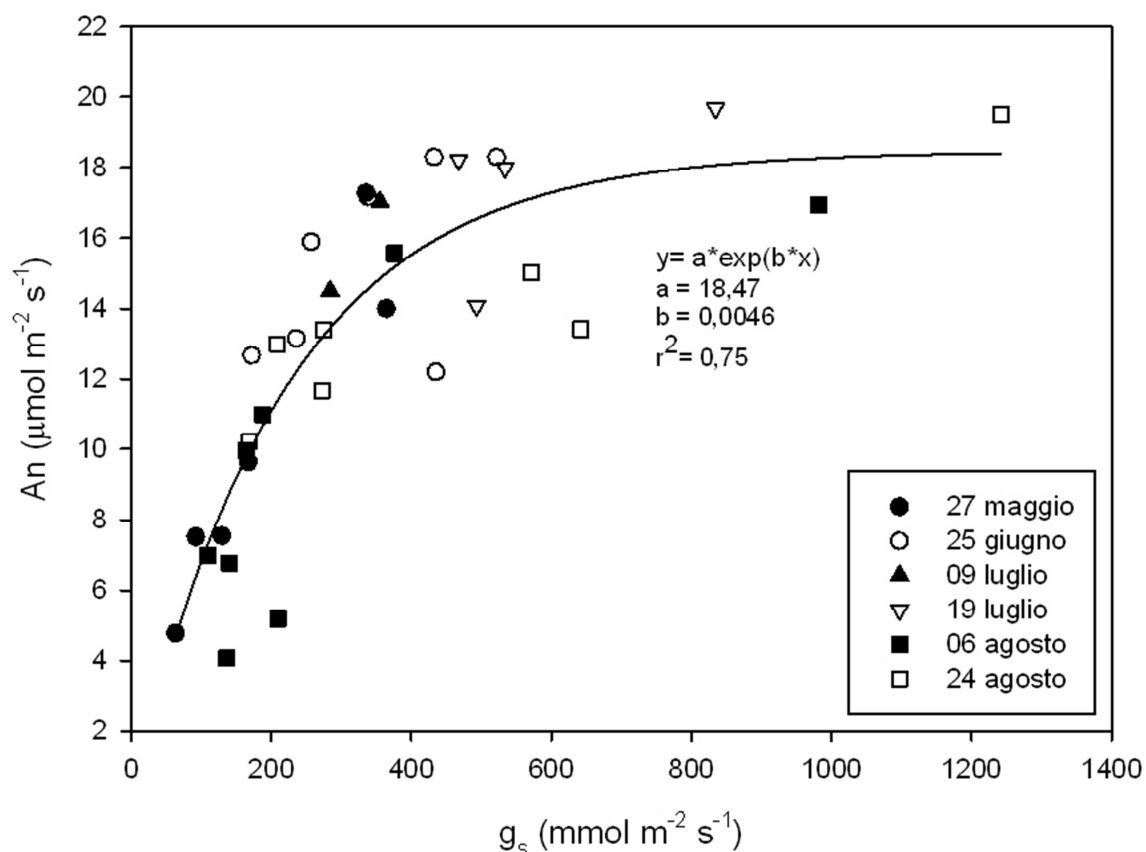


Fig. 6.4.1 - Relazione tra la conduttanza stomatica ( $g_s$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e l'attività fotosintetica ( $A_n$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) nel corso della stagione vegeto-produttiva.

L'efficienza intrinseca dell'uso dell'acqua (iWUE) è diminuita esponenzialmente all'aumentare della conduttanza stomatica (fig. 6.4.2); i valori più alti di iWUE (0,9 μmol CO<sub>2</sub>/mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) sono stati registrati quando la conduttanza era inferiore a 100 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; per  $g_s$  superiore a 1000 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, invece, la iWUE ha raggiunto il valore minimo (0,02 μmol CO<sub>2</sub>/mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Un incremento dell'efficienza dell'uso dell'acqua a bassi livelli di stress idrico è in accordo con quanto osservato su altre specie (Chartzoulakis *et al.*, 1992; Tognetti *et al.*, 2006).

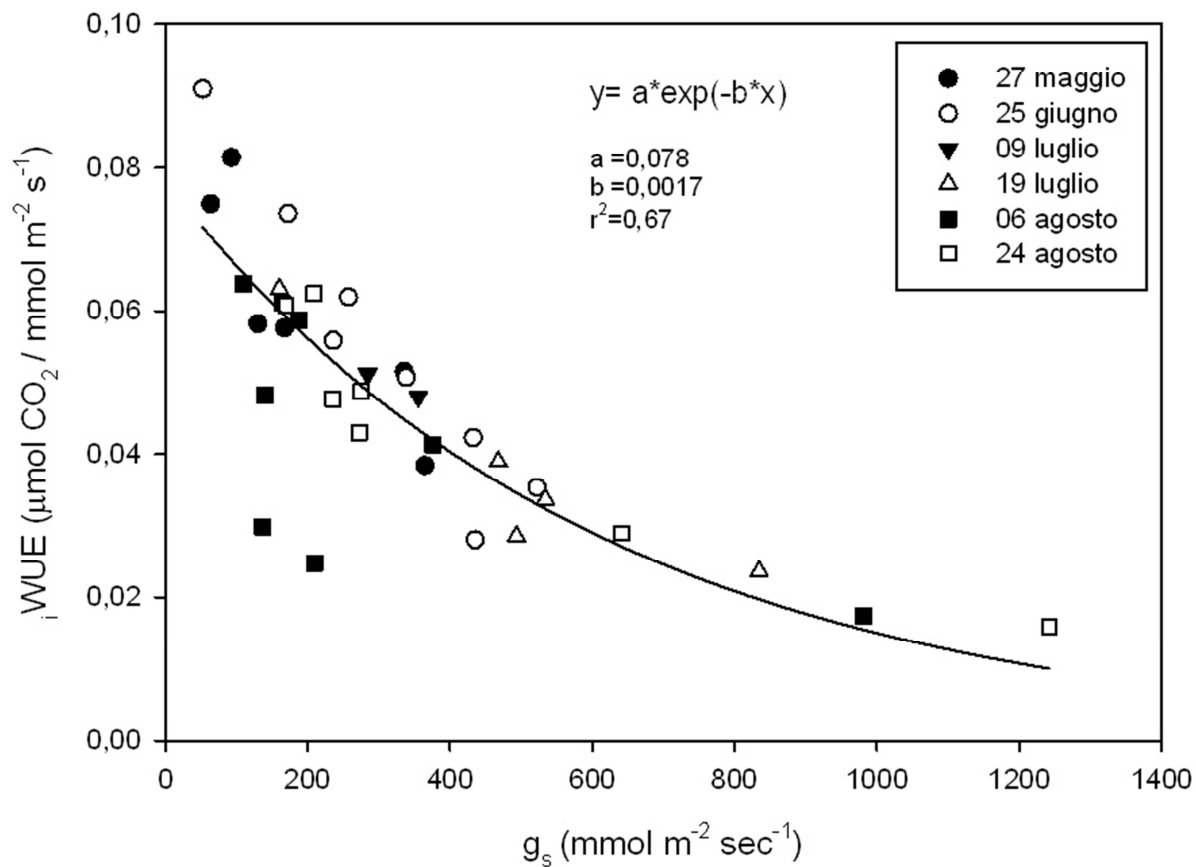


Fig 6.4.2 - Relazione tra l'efficienza dell'uso dell'acqua ( $iWUE$ ,  $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e la conduttanza stomatica ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

## 6.5 Curva di risposta della fotosintesi alla CO<sub>2</sub> (A/C<sub>i</sub>)

Seguendo la metodologia proposta da Farquhar (1980) i valori di  $V_{\max}$ ,  $J_{\max}$  ed  $R_d$  sono stati calcolati a partire dalle curve A/C<sub>i</sub> misurate per ciascuna data di rilievo. La procedura di interpolazione non-lineare ha consentito di ottenere la migliore stima dei parametri  $V_{\max}$ ,  $J_{\max}$  ed  $R_d$  dalle equazioni 5 e 8 (tab. 6.5.1).

Nessuna differenza tra i vari trattamenti irrigui è stata osservata nei valori di  $V_{\max}$  e  $J_{\max}$  fino al 6 agosto e per tale motivo i dati sono stati interpolati con una sola curva per data di rilievo non tenendo in considerazione le tesi irrigue (fig. 6.5.3, 6.5.4 e 6.5.5).

<b>g.d.p.f.</b>	<b>Data</b>	<b><math>V_{\max}</math></b> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	<b><math>R_d</math></b> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	<b><math>J_{\max}</math></b> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
62	25-giu	144	4,52	-
73	09-lug	142	6,13	241
	19-lug	121	5,39	227
	06-ago	123	5,337	199
	24-ago	108	5,73	197

Tab.6.5.1 - Valori medi di  $V_{\max}$ ,  $R_d$  e  $J_{\max}$  ottenuti dall'interpolazione delle curve di risposta della fotosintesi alla CO<sub>2</sub> misurate nelle date 25 giugno, 09 luglio, 19 luglio, 6 agosto e 24 agosto.

L'andamento stagionale dei parametri fotosintetici, indipendentemente dal trattamento irriguo, è riportato in fig. 6.5.1. Il valore medio di  $V_{\max}$  si è ridotto da un massimo di  $144 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , rilevato il 25 giugno, ad un minimo di  $108 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  registrato il 24 agosto; allo stesso modo, i valori di  $J_{\max}$  si sono ridotti da  $241 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (9 luglio) a  $197 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (24 agosto). I valori di respirazione al buio  $R_d$ , invece, sono rimasti invariati nel corso della stagione (circa  $5,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (tab. 6.5.2).

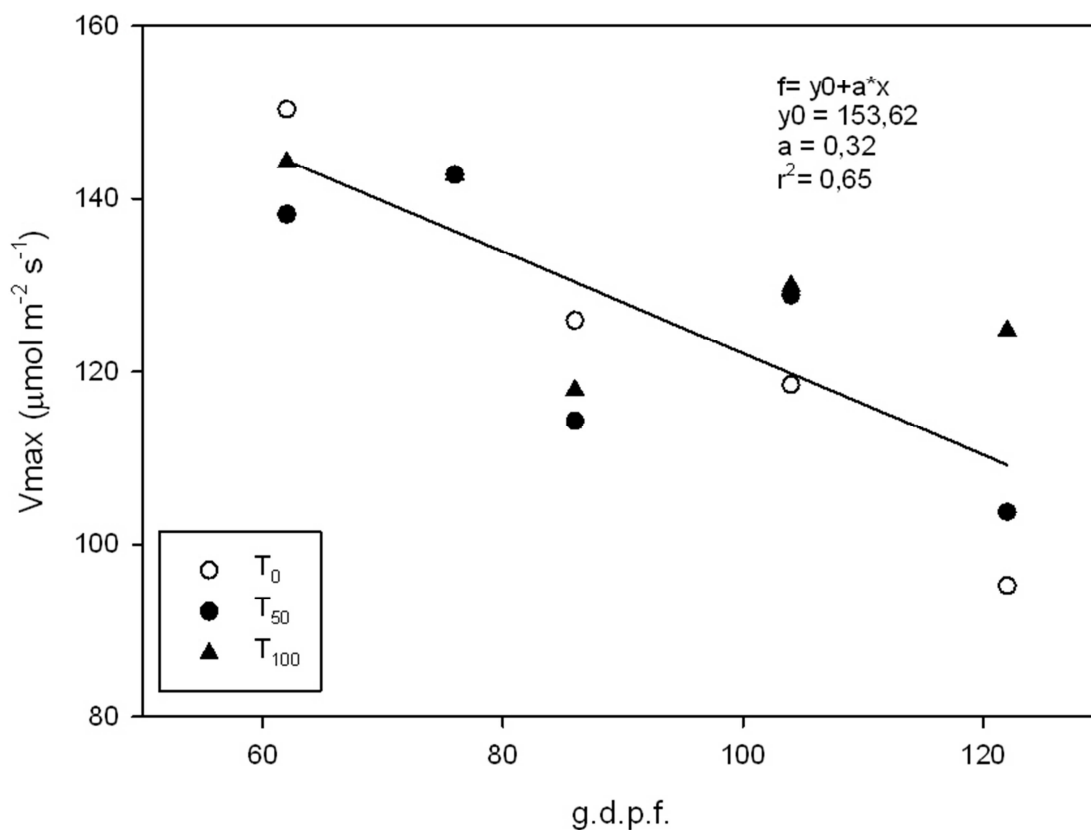


Fig. 6.5.1 – Valori di  $V_{max}$  ottenuti per le diverse tesi irrigue nel corso della stagione vegeto-produttiva.

La relazione positiva osservata tra i valori di  $V_{max}$  e il potenziale xilematico cumulato, suggerisce un effetto dello stress idrico sulla funzionalità fotosintetica delle foglie (Fig. 6.5.2). Tuttavia nel presente studio non è possibile discriminare del tutto l'influenza che i suddetti fattori hanno avuto nel determinare il declino di  $A_{max}$  e  $J_{max}$  osservato nel corso della stagione. Infatti, in aggiunta allo stress idrico, il decremento stagionale del quantitativo di azoto osservato nel pistacchio da diversi autori (Weinbaun e Muroka, 1986; Picchioni *et al.*, 1997) ed associato alla senescenza delle foglie ed alla fase di riempimento del frutto, potrebbe aver contribuito ad abbassare i valori dei parametri fotosintetici. Un forte decremento stagionale di  $V_{max}$  e  $J_{max}$  è stato osservato anche su altre specie (*Quercus douglasia*, *Quercus prinus* L., *Q. alba* L., *Acer rubrum* L., *A. saccharum* Marsh, *Nyssa sylvatica* Marsh) ed è stato attribuito a diversi fattori, tra i quali l'età della foglia, lo stress idrico, ed il quantitativo di azoto fogliare (Wilson *et al.*, 2000; Xu *et al.*, 2003).

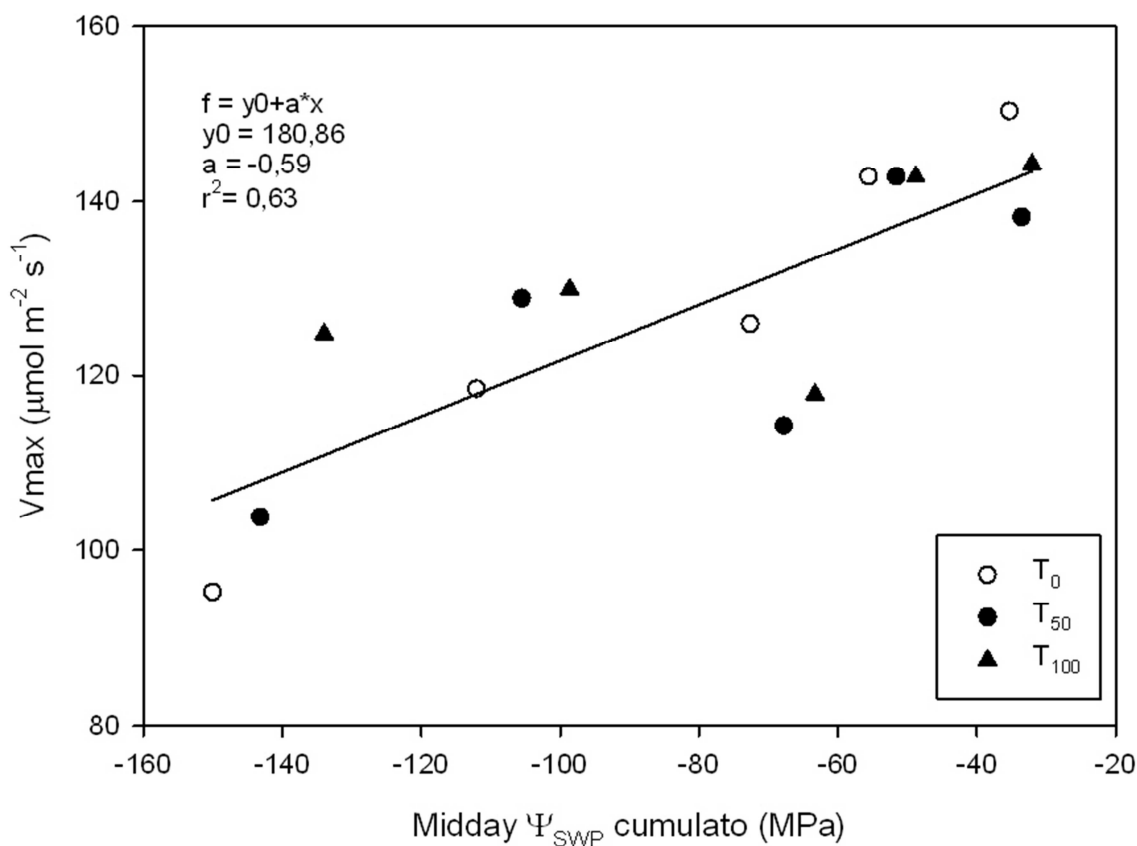


Fig. 6.5.2 - Relazione tra i valori di  $V_{max}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ed il valore del potenziale idrico xilematico cumulado (MPa) ottenuti per le diverse tesi irrigue nel corso della stagione vegeto-produttiva.

Sebbene i risultati degli effetti dello stress idrico sulla componente non stomatica ( $V_{max}$  e  $J_{max}$ ) non siano sempre chiari, durante ultima data di rilievo (24 agosto), è stato osservato una relazione negativa tra lo stato idrico delle piante ( $\Psi_{SWP}$ ) e l'andamento delle curve  $A/C_i$  (Fig. 6.5.8).  $V_{max}$  è risultato, infatti, strettamente correlato alla tesi irrigua (tab. 6.5.3), con valori significativamente più elevati nella  $T_{100}$  rispetto alle  $T_0$ .

Tesi	$V_{max}$	Rd	$J_{max}$
$T_0$	93	5,86	177
$T_{50}$	110	5,68	225
$T_{100}$	121,78	5,65	190

Tab.6.5.3 - Valori di  $V_{max}$ , Rd e  $J_{max}$  ottenuti dall'interpolazione delle curve di risposta della fotosintesi alla  $\text{CO}_2$  misurate il 24 agosto in funzione del trattamento irriguo.

In questa fase quindi, la causa della ridotta assimilazione delle piante sembra essere dovuta ad una complessa interazioni tra limitazioni stomatiche e non stomatiche, come evidenziato dalla riduzione della velocità di carbossilazione della rubisco e della ridotta capacità nel trasporto degli elettroni ( $J_{max}$ ) e contestualmente alla riduzione di  $g_s$  al diminuire del  $\Psi_{SWP}$ , così come osservato anche in altre specie (Xu e Baldocchi, 2003).

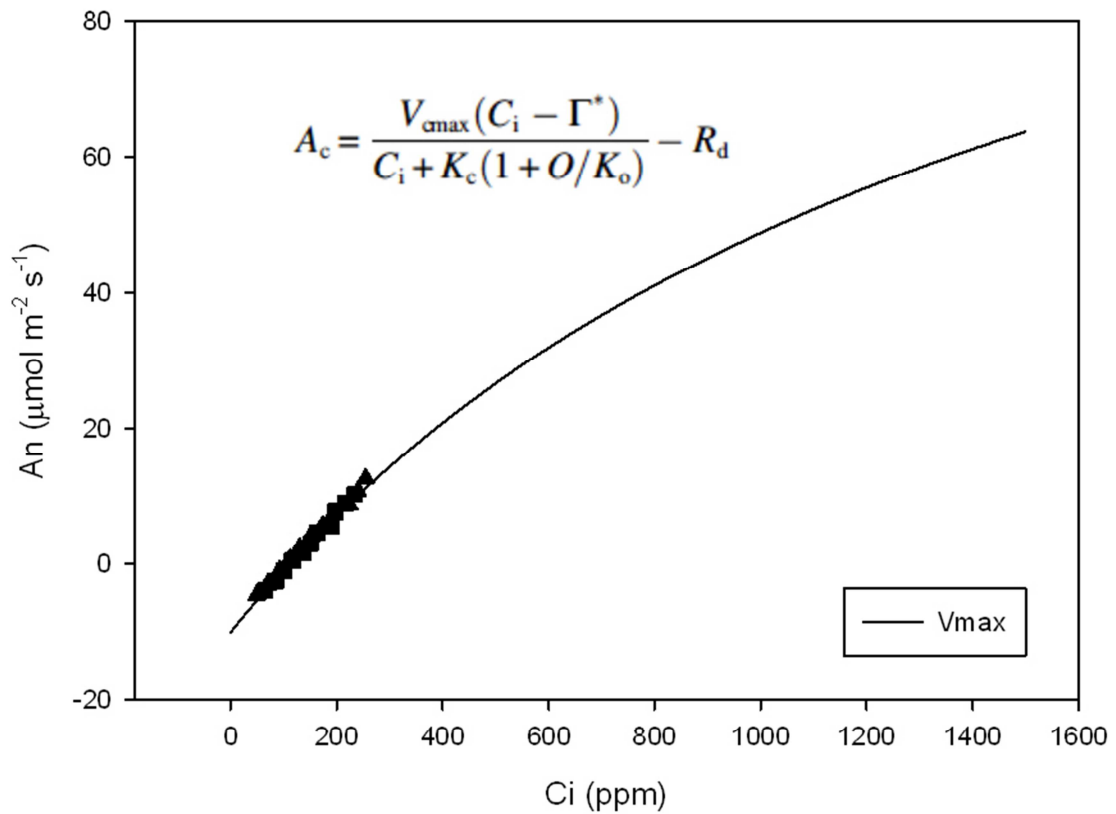


Fig.6.5.3 - Curva di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) alla  $\text{CO}_2$  della camera sottostomatica ( $C_i$ , ppm) misurata nel giorno 15 giugno per tutte le tesi irrigue.



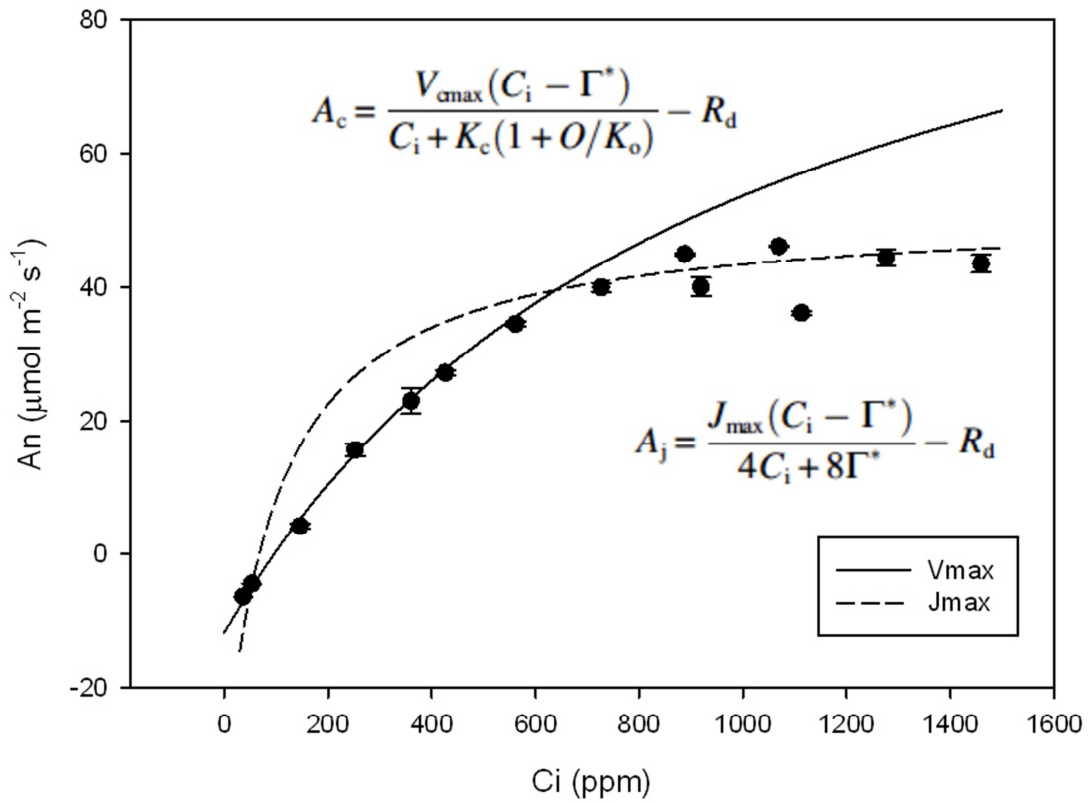


Fig.6.5.4 - Curva di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) alla  $\text{CO}_2$  della camera sottostomatica ( $C_i$ , ppm) misurata nel giorno 19 luglio per tutte le tesi irrigue.

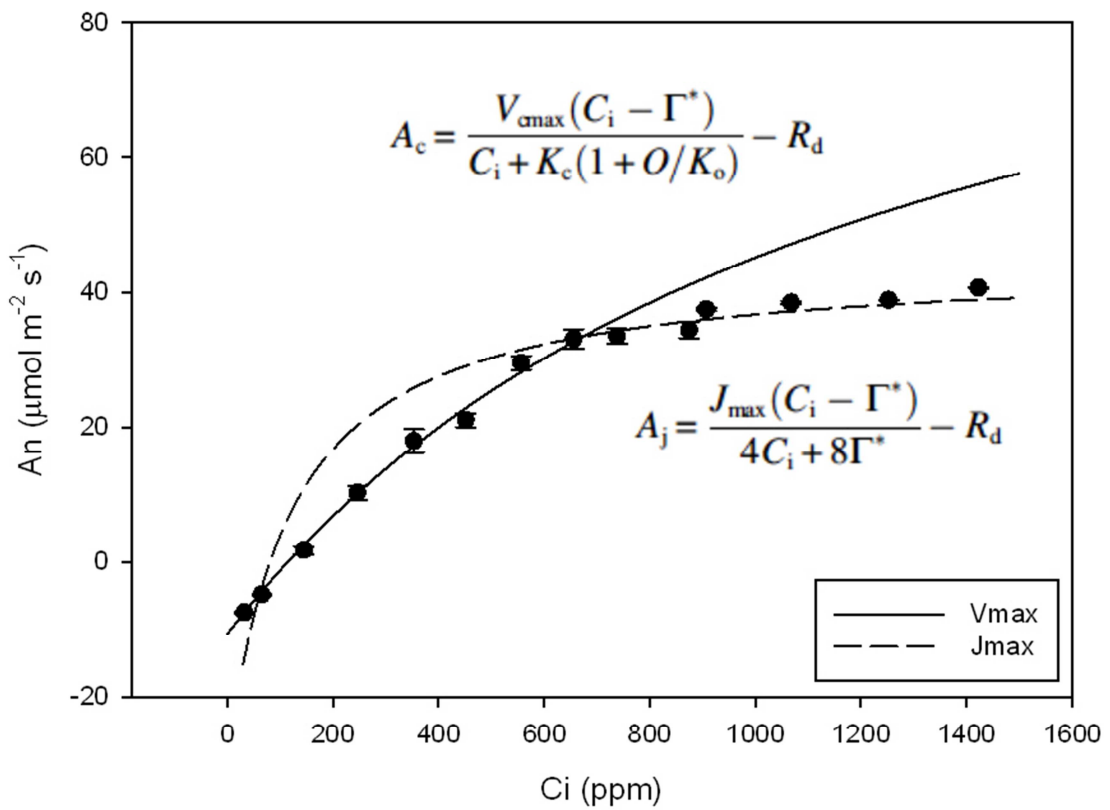


Fig.6.5.5 - Curva di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) alla  $\text{CO}_2$  della camera sottostomatica ( $C_i$ , ppm) misurata nel giorno 6 agosto per tutte le tesi irrigue.

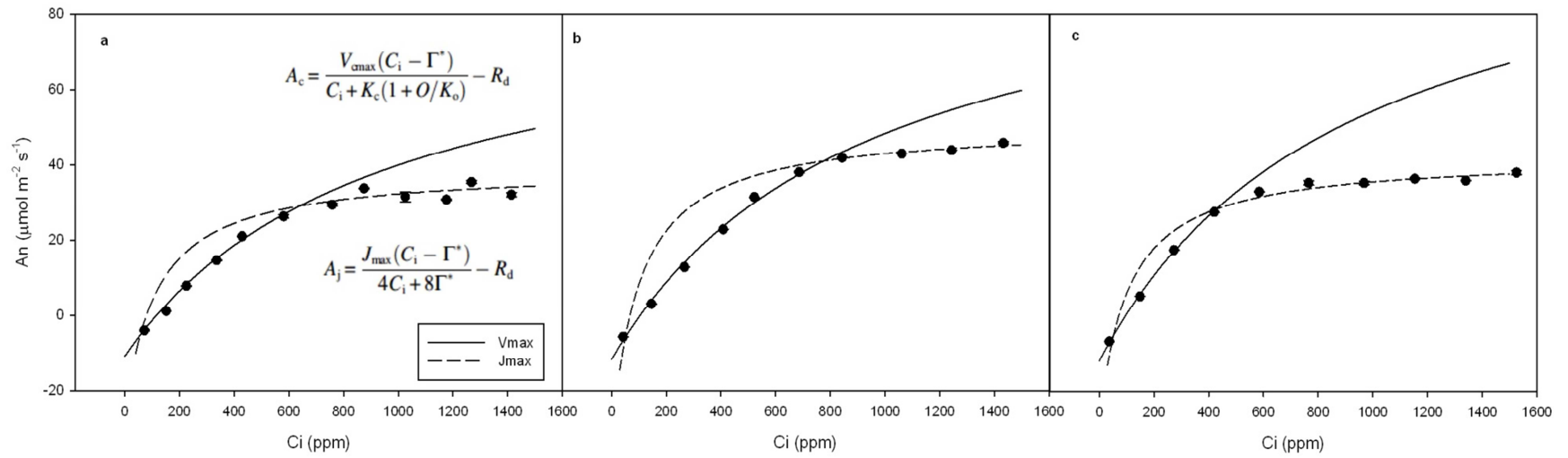


Fig. 6.5.7- Curva di risposta della fotosintesi ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) alla  $\text{CO}_2$  della camera sottostomatica ( $C_i$ , ppm) misurata nel giorno 24 agosto per la  $T_0$  (a),  $T_{50}$  (b) e  $T_{100}$  (c).

Ciascuna specie è caratterizzata da un determinato potenziale di assimilazione della CO<sub>2</sub> atmosferica che dipende dai processi biochimici che stanno alla base degli scambi gassosi; di conseguenza i principali parametri fotosintetici, ovvero il tasso di carbossilazione massimo ( $V_{\max}$ ) ed il tasso massimo di trasporto degli elettroni ( $J_{\max}$ ), sono specie-specifici e risultano determinanti per la caratterizzazione della potenzialità fotosintetica di ciascuna specie.

Non essendo stati riscontrati in letteratura dei valori di riferimento per tali parametri su specie appartenenti al genere pistacia si è fatto riferimento al lavoro effettuato da Wullschleger S.D. nel 1993 dove viene riportata un'analisi retrospettiva delle curve A/Ci di 109 specie di piante C3 ed i relativi valori di  $A_{\max}$  e  $J_{\max}$ .

Sulla base di tale analisi,  $V_{\max}$  variava da 6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  per la specie conifera *Picea abies* fino ad un massimo di 194  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  per la specie orticola *Beta vulgaris* mentre  $J_{\max}$  variava da 17  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , sempre in *Picea abies*, a 372  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  per la specie annuale desertica *Mahastrum rotundifolium*.

Nel presente lavoro, dall'interpolazione delle curve di risposta della fotosintesi alla CO<sub>2</sub>, per il pistacchio il valore medio di  $A_{\max}$  ottenuto indipendentemente dalla fase fenologica e dalle tesi irrigue, è risultato di 122  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , con valore minimo di 95  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e massimo di 150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; i valori di  $J_{\max}$  invece variavano da 177  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 227  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con una media di 209  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (tab 6.5.1).

Tali valori risultano superiori rispetto ai range di variazione riportati da Wullschleger (1993) sia per le specie arboree decidue latifoglie ( $V_{\max}$  medio di 47  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $J_{\max}$  medio di 104  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) che per una specie (*Anacardium occidentale*) appartenente alla stessa famiglia del pistacchio ( $V_{\max}$  medio di 69  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $J_{\max}$  medio di 103  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). È interessante sottolineare invece come tra le 109 specie analizzate da Wullschleger i valori più alti dei parametri fotosintetici sono stati osservati per le piante originarie delle zone desertiche ( $V_{\max}$  medio di 156  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $J_{\max}$  medio di 306  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La vicinanza di questi valori con quelli ottenuti nel presente lavoro per il pistacchio conferma la spiccata arido resistenza caratteristica di questa specie.

Specie	$V_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )		$J_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
	media	range	media	range
<i>Pistacia vera</i>	122	95-150	209	177-227
arboree decidue latifoglie	47	11-119	104	29-237
<i>Anacardium occidentale</i>	69	-	103	-
originarie delle zone desertiche	156	91-186	306	264-372

Tab.6.5.2 - Confronto tra valori di  $V_{\max}$  e  $J_{\max}$  ottenuti per il pistacchio indipendentemente dall'epoca di rilievo e del trattamento irriguo con i valori riscontrati in letteratura per diverse specie (Wullschleger, 1993)

## 6.6 Leaf patch clamp pressure (ZIM probe)

Nelle figure 6.6.1, 6.6.4, 6.6.7 e 6.6.8 è mostrato l'andamento stagionale dei valori di Pp misurati nelle diverse tesi in riferimento ai diversi livelli di stress idrico descritti in dettaglio da Ehrenberger *et al.* (2001). In particolare, quando le piante si trovano nello stadio I, contrassegnato nei grafici dal colore verde, il turgore delle foglie è massimo ( $P_c > 50$  kPa) e si ha una reciproca dipendenza di Pp da P<sub>c</sub>, in particolare  $P_p = f(1/P_c)$ ; in questa fase i valori massimi di Pp avvengono a mezzogiorno, come conseguenza della traspirazione fogliare mentre i valori minimi vengono raggiunti a mezzanotte in seguito alla chiusura stomatica.

Lo stadio III, contrassegnato nei grafici da una striscia di colore rosso, si osserva quando la foglia si trova in un livello di disidratazione avanzato ( $P_c < 50$  kPa) e si ha un accumulo di aria nei tessuti fogliari che controbilancia la pressione esercitata dai magneti determinando un'inversione giornaliera dell'andamento dei valori di Pp, che assumono valori minimi nelle ore diurne e valori massimi durante il giorno. Lo stadio II (striscia gialla nei grafici) rappresenta un livello intermedio di stress ed è caratterizzato dalla semi-inversione delle curve giornaliere di Pp.

L'analisi dell'andamento dei valori di Pp durante la seconda metà del mese di giugno (fig. 6.6.1) dimostra che le piante in osservazione si trovavano in uno stadio di pieno turgore cellulare (stadio I); in questa fase i valori di Pp sono risultati fortemente influenzati dall'andamento dei parametri climatici osservati nell'area in esame. In particolare, sia i valori massimi diurni che i valori minimi notturni di Pp hanno fatto registrare un andamento costante seguito da una leggera riduzione a fine mese (freccia rossa in fig. 6.6.1) correlata alla forte riduzione delle temperature medie che si sono abbassate di circa 10°C accompagnata da un significativo incremento dell'umidità relativa dell'atmosfera. Dall'analisi dell'andamento diurno dei valori registrati dai sensori durante il 24, 25 e 26 giugno (fig. 6.6.2) appare evidente la mancanza di differenze tra le diverse piante in tesi che hanno mostrato delle variazioni omogenee della pressione di turgore determinate dall'andamento termo-igrometrico. In particolare si osserva un incremento dei valori di Pp nel corso della mattina, fino al raggiungimento dei valori massimi intorno alle 10:00; nelle ore centrali del giorno si osserva un plateau caratterizzato da forti oscillazioni dei valori di Pp seguito da una diminuzione pomeridiana fino al raggiungimento dei valori minimi intorno alle 00:00.

Le forti oscillazioni dei valori di Pp rilevate tra le 10:00 le 15:00 su tutte le piante in tesi (fig. 6.6.3), osservate precedentemente in altre specie come olivo, vite e banano (Fernandez *et al.*, 2011; Westhoff *et al.*, 2009; Zimmermann *et al.*, 2010) sono state attribuite a delle continue variazioni dell'apertura stomatica che la pianta effettua come strategia di resistenza alla siccità per limitare la perdita di acqua per traspirazione. Zimmermann *et al.* (2010) hanno dimostrato che tali oscillazioni appaiono maggiori nelle piante ben idratate e sono correlate positivamente con la velocità del vento.

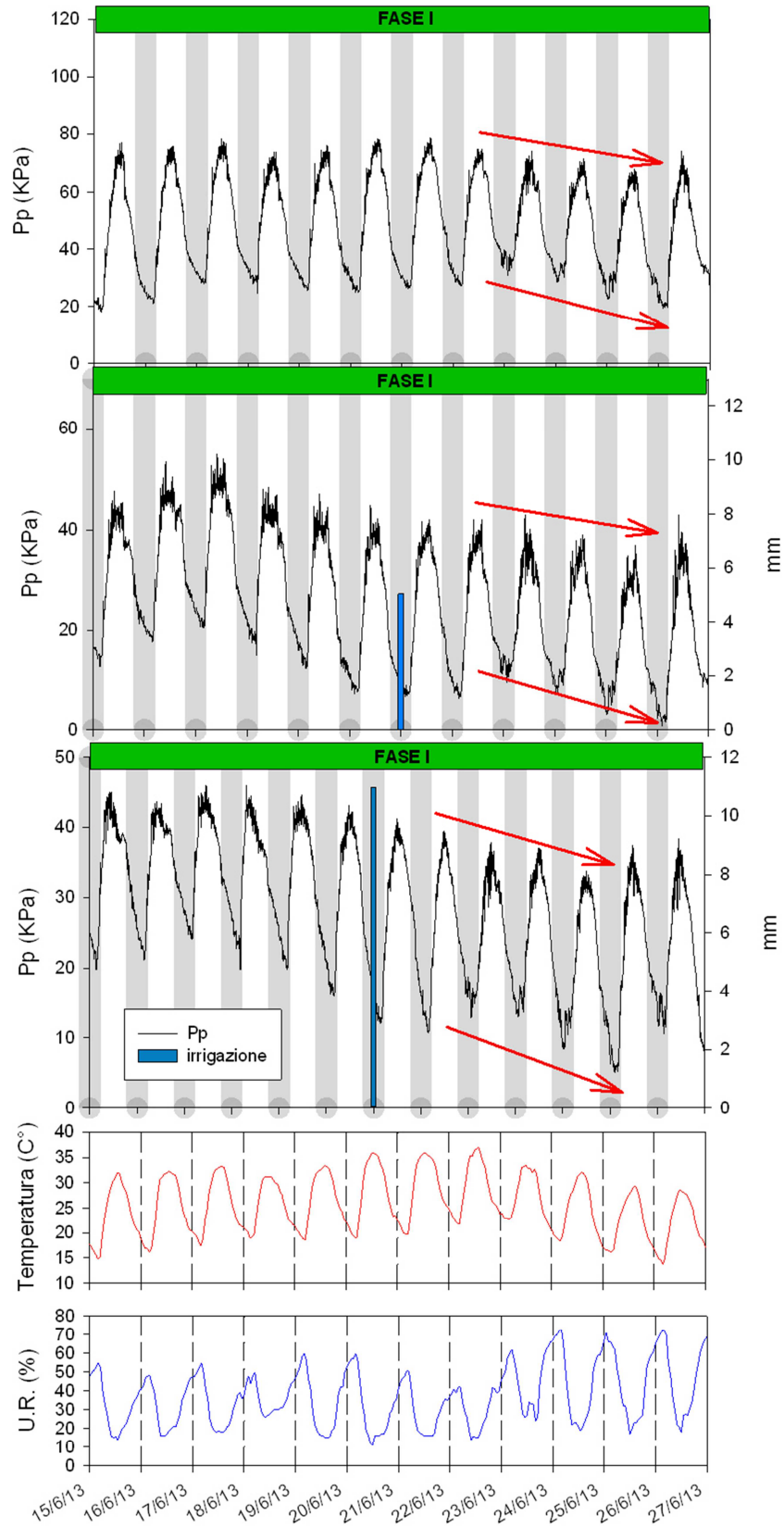


Fig. 6.1.1- Andamento dal 15 al 27 giugno dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni tre minuti, su tre piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione metereologica sita in agro di Caltanissetta.

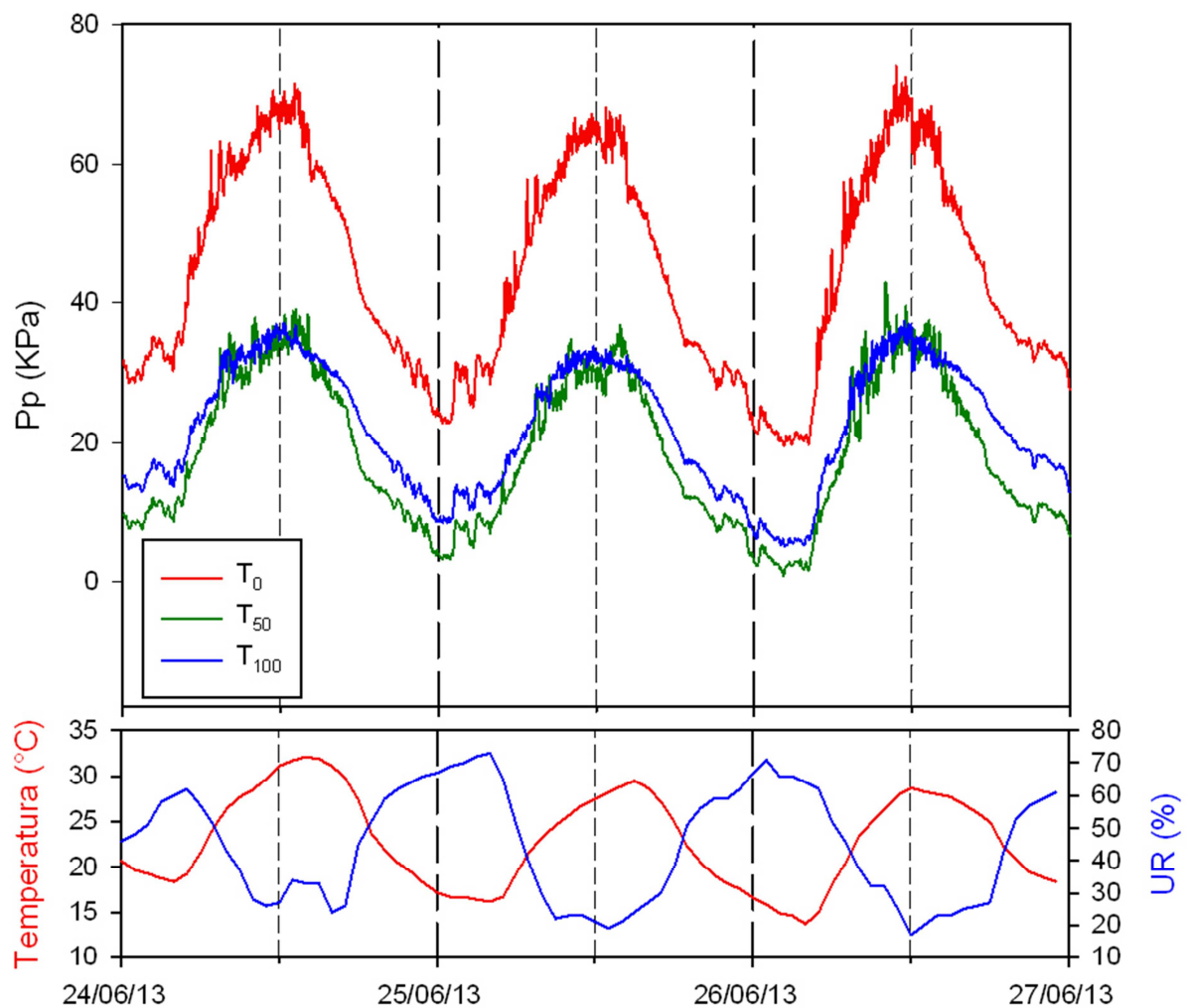


Fig. 6.1.2 - Andamento giornaliero dal 24 al 26 giugno dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni tre minuti, su tre piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione metereologica sita in agro di Caltanissetta.

A partire dai primi di luglio si osserva un incremento dello stress idrico in tutte le piante in tesi, rappresentato graficamente dal progressivo incremento dei valori massimi diurni che aumentano del 42, 100 e 74% rispetto al valore di partenza nelle tesi  $t_0$ ,  $t_{50}$  e  $t_{100}$ , rispettivamente; contemporaneamente anche i valori minimi raggiunti nelle ore notturne aumentano progressivamente del 33, 100 e 40% nel corso dei 15 giorni esaminati in fig. 6.6.4. Tali risultati suggeriscono un incremento della perdita di turgore giornaliera durante i mesi estivi, accompagnata da un insufficiente recupero dello stato di turgore durante la notte. In questa fase si osserva il progressivo decremento dei valori di potenziale xilematico che però si mantengono sempre al di sopra di  $-1,5$  MPa (fig. 6.1.1).



Intorno alla metà di luglio, quasi in contemporanea nelle piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue (freccia blu in fig. 6.6.4), si osserva un cambiamento dell'andamento giornaliero delle curve di Pp. Come evidenziato dalle curve dei giorni 14, 15 e 16 luglio riportate in fig. 6.6.5, con il sorgere del sole i valori di Pp aumentano rapidamente raggiungendo il picco massimo nelle prime ore della mattina, per poi ridiscendere continuamente, senza mostrare il plateau di valori osservato nelle ore centrali del giorno nei rilevamenti effettuati a giugno. In questa fase, sebbene ancora non si sia passati allo stadio II descritto da Ehrenberger *et al.* (2001), ci si trova in uno stadio appena precedente alla semi-inversione che indica un forte incremento dei livelli di stress idrico.

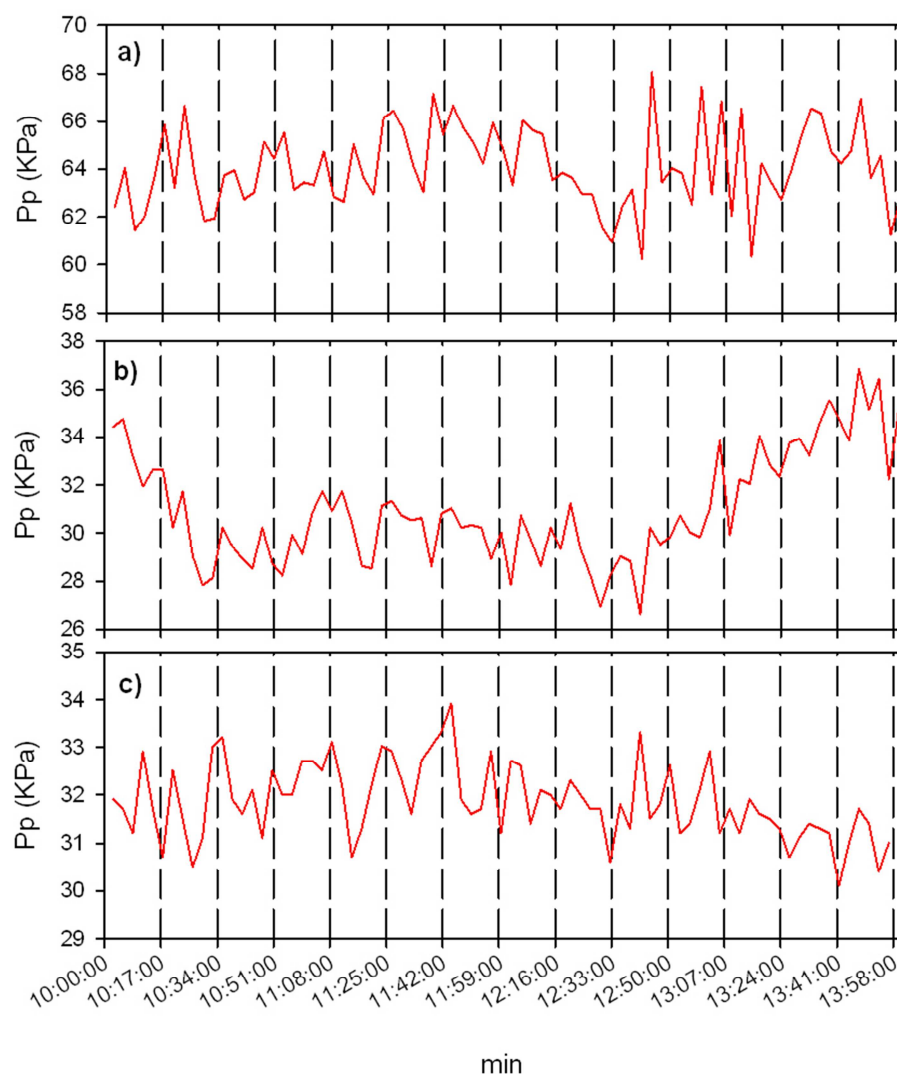


Fig.6.1.3 – Oscillazioni dei valori di Pp osservate tra le 10:00 e le 14:00 del 25 agosto 2013 nella tesi T<sub>0</sub> (fig. a), T<sub>50</sub> (fig. b) e T<sub>100</sub> (fig. c).

A conferma di tali supposizioni si è proceduto ad interpolare i valori di  $P_p$  misurati tra le 17:00 e le 4:00 dei giorni 24 giugno e 15 luglio, tramite una funzione esponenziale del tipo:

$$y = a + b \times e^{\left(\frac{-x}{c}\right)} \quad (9)$$

Dove il parametro  $c$  rappresenta il “relaxation time ( $\tau$ , min), ovvero il tempo necessario per raggiungere il 66% dei valori minimi notturni di  $P_p$  ed il suo valore è direttamente proporzionale all'intensità dello stress idrico ( Zimmermann *et al.*2009). Come si può osservare dalle fig. 6.6.6, a giugno i valori di  $\tau$  (da 130 a 155 min) sono risultati significativamente minori rispetto a quelli osservati a metà luglio (da 300 fino a 999 min) confermando il maggior livello di stress idrico raggiunto dalle piante.

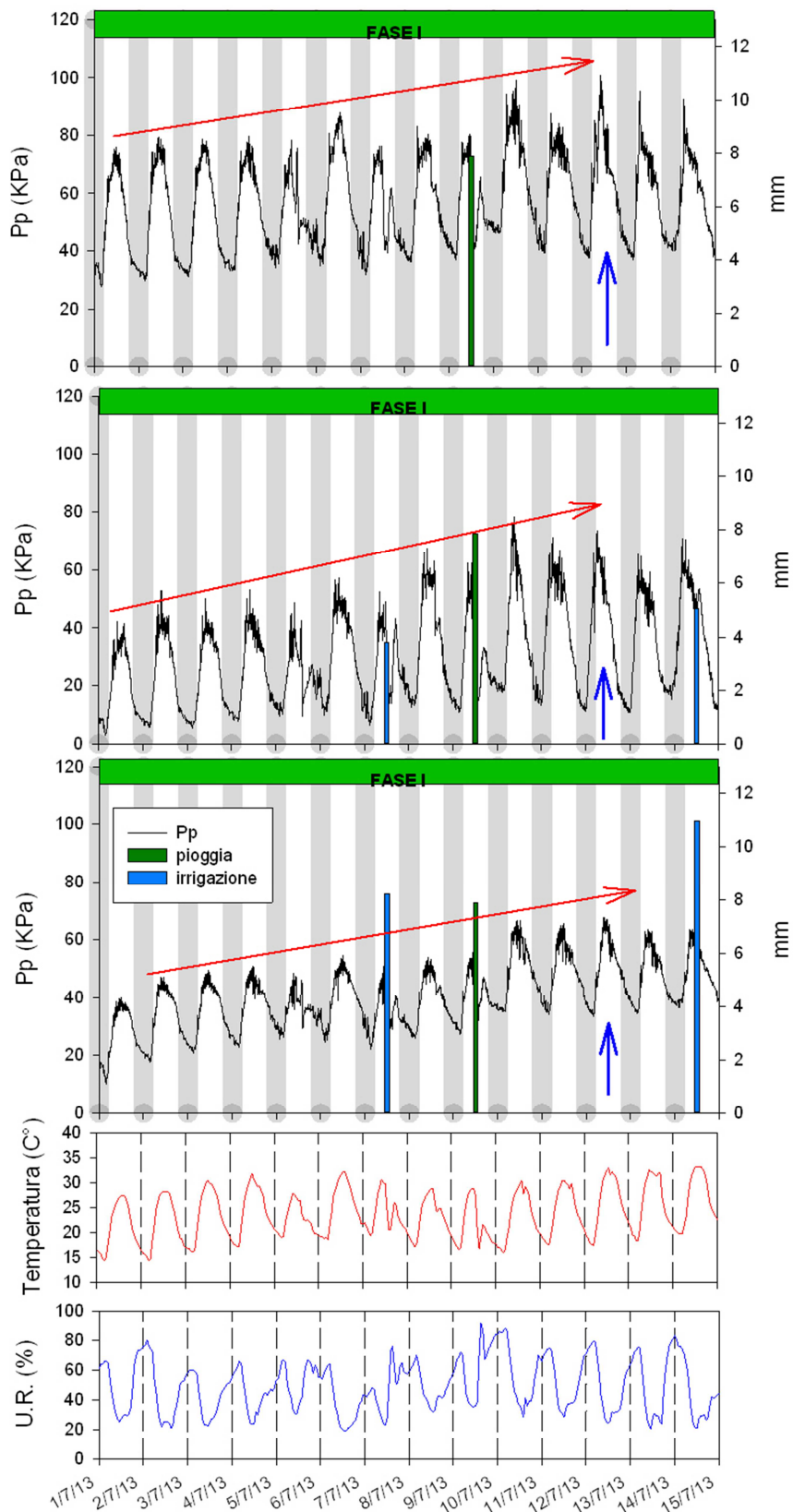


Fig. 6.6.4 - Andamento dall'1 al 15 luglio dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni tre minuti, su tre piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione meteorologica sita in agro di Caltanissetta.

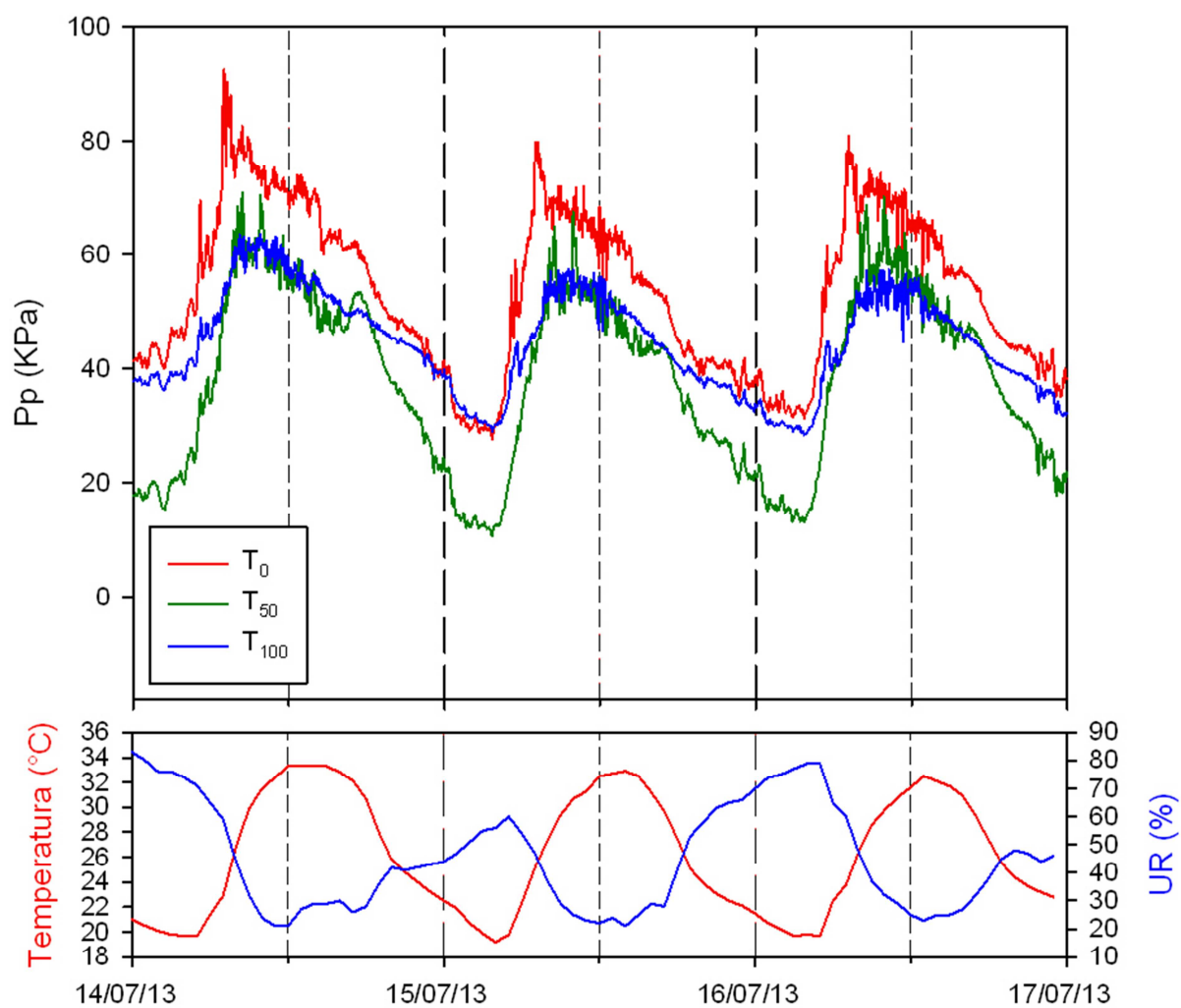


Fig. 6.6.5- Andamento giornaliero dal 14 al 16 giugno dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni tre minuti, su tre piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione metereologica sita in agro di Caltanissetta.

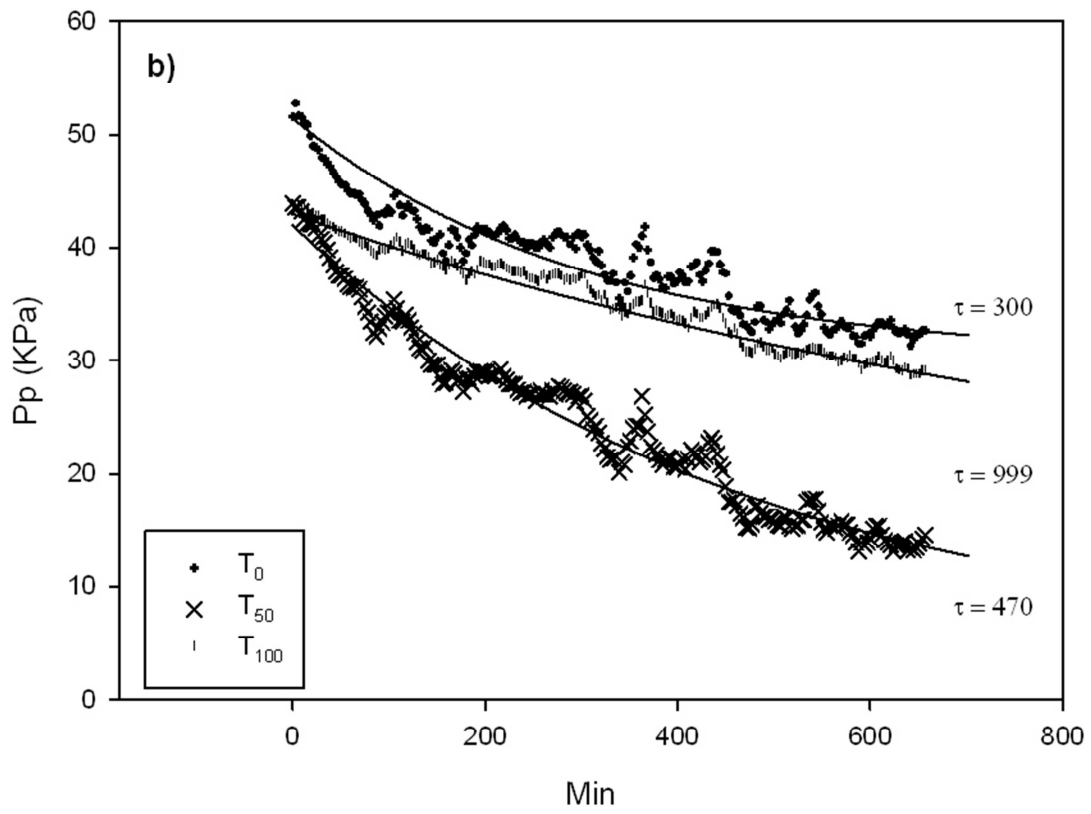
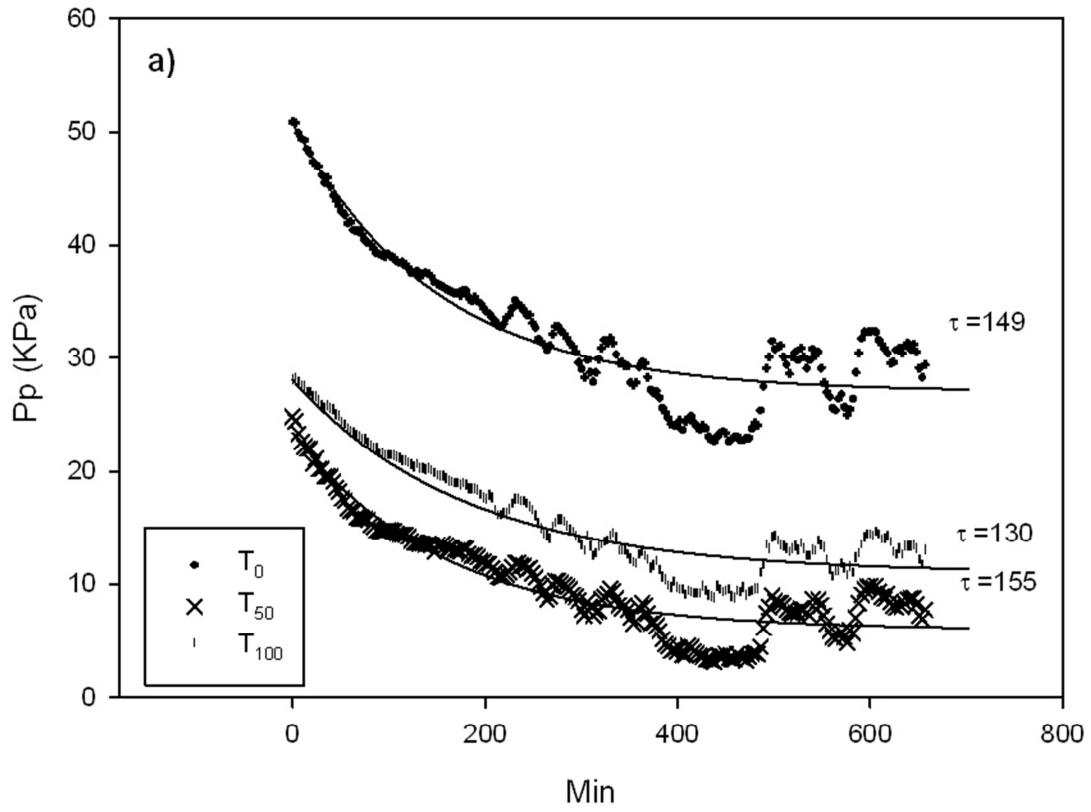


Fig. 6.6.6 - Interpolazione dei valori di Pp misurati il 24 giugno (a) ed il 15 luglio (b) dalle 17:00 alle 4:00 tramite la funzione  $y = a + b * e^{(-x/c)}$  e corrispondente valore del relaxation time ( $\square\square\square\text{min}\square\square$ ) per le diverse piante in tesi.

Il livello di turgore definito da Ehrenberger *et al.* (2001) come fase II e marcato nei grafici della fig. 6.6.7 con la striscia gialla inizia tra il 20 ed il 21 luglio in tutte le piante in tesi, ed è rappresentato graficamente da un picco mattutino dei valori di Pp, una abbassamento più o meno accentuato nelle ore più calde del giorno seguito da un secondo picco pomeridiano, intorno alle 18:00. Il forte incremento di stress rilevato dai sensori ZIM è confermato dalle misure di potenziale xilematico che nello stesso periodo scendevano al di sotto di  $-1,5$  MPa in tutte le piante in osservazione.

L'inversione dell'andamento diurno delle curve di Pp che caratterizza lo stadio III di stress idrico descritto da Ehrenberger *et al.* (2001) è iniziata tra il 2 ed il 5 agosto (fig. 6.6.8) periodo durante il quale le piante avevano fatto registrare un abbassamento del potenziale al di sotto di  $-2$  MPa (fig. 6.1.1) con forti ripercussioni anche su gli scambi gassosi delle foglie (par. 6.2).

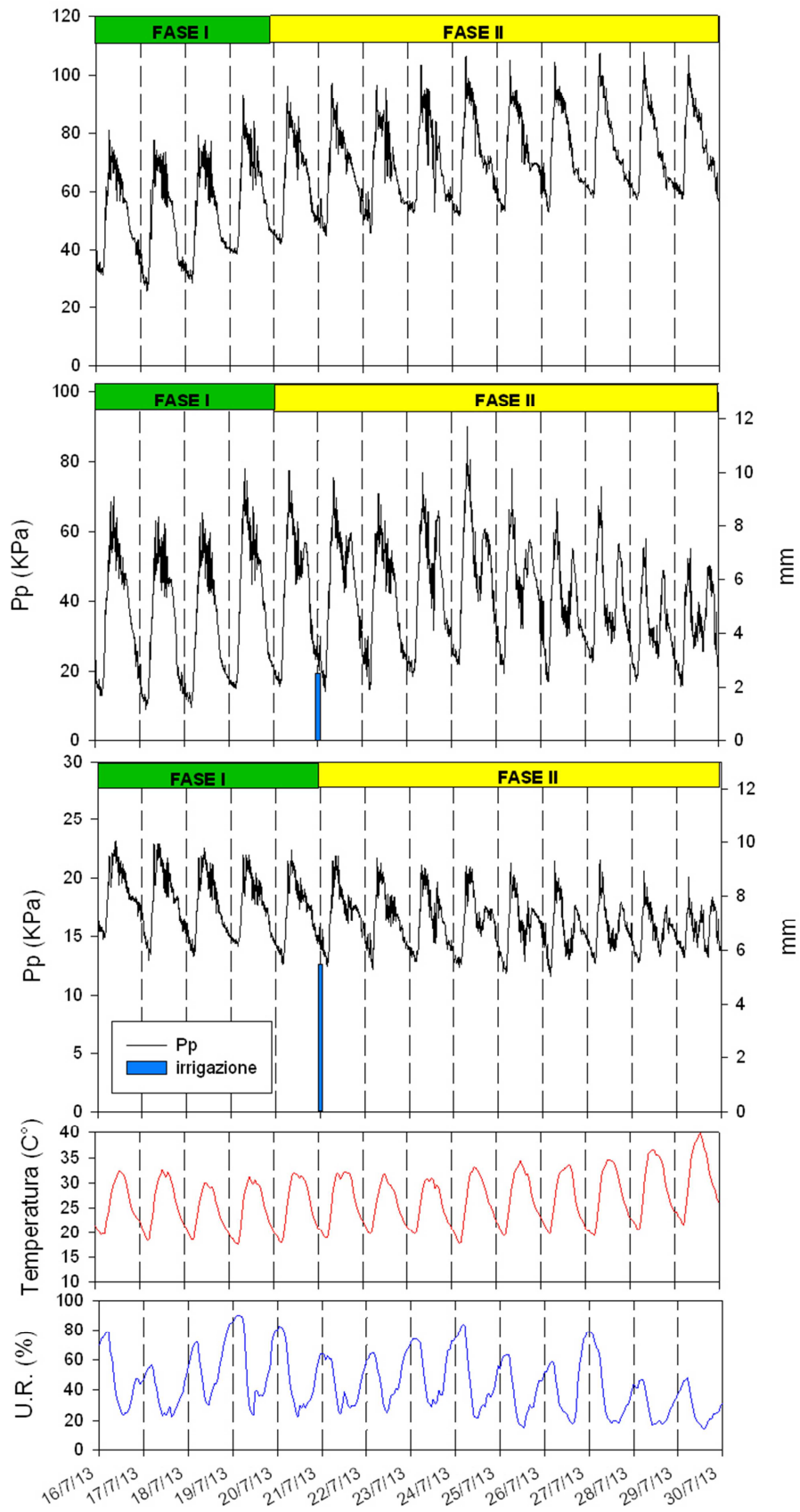


Fig. 6.6.7 - Andamento dall'1 al 15 luglio dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni tre minuti, su tre piante appartenenti alle tre differenti tesi irrigue e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione metereologica sita in agro di Caltanissetta.

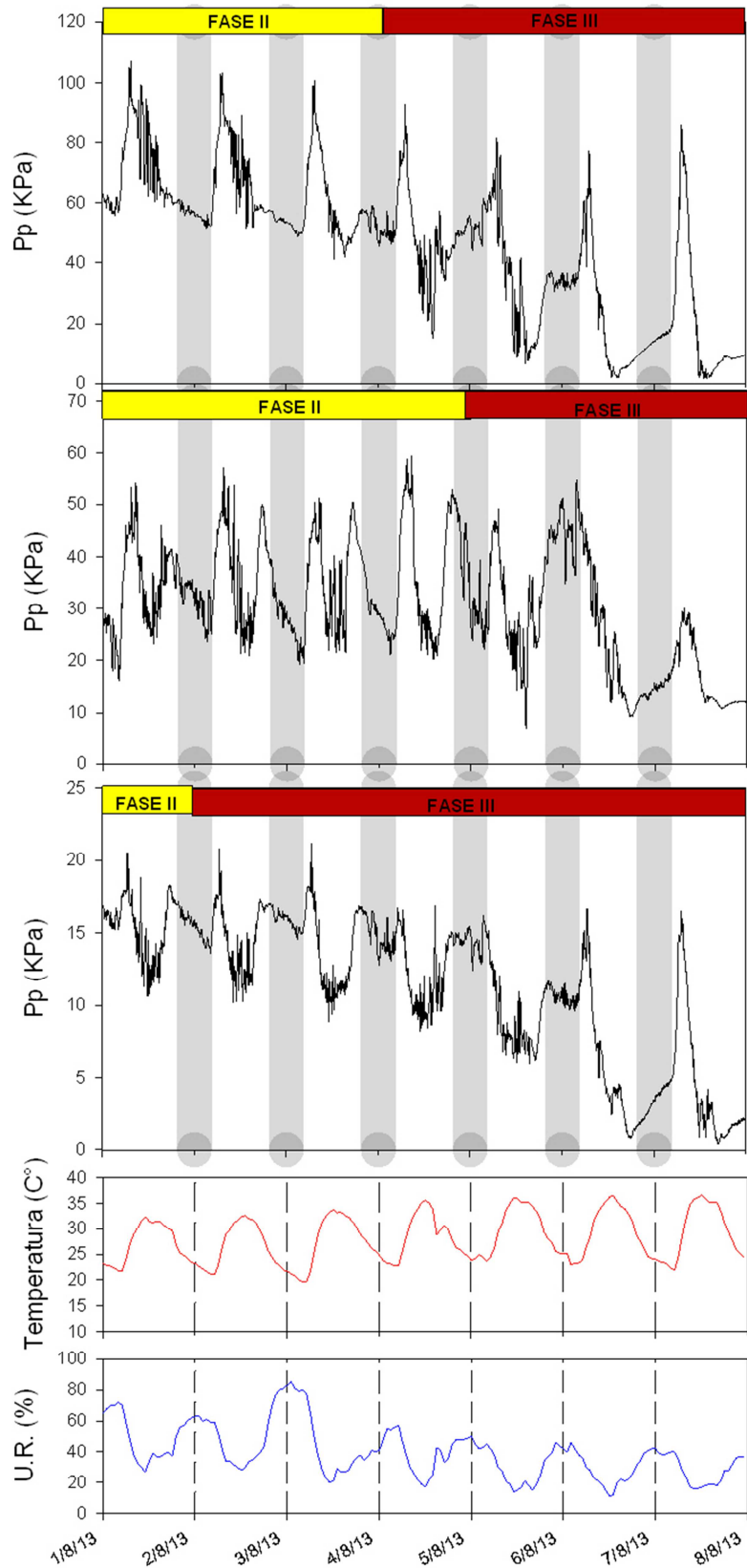


Fig. 6.6.8 - Andamento dall'1 all'8 agosto dei valori di Pp (KPa) misurati, ogni cinque minuti, su due piante appartenenti alle tesi 0 e 50 e dei valori medi orari di temperatura ed umidità relativa rilevati dalla stazione metereologica sita in agro di Caltanissetta.



Dopo la prima settimana di agosto, è stato necessario modificare il posizionamento dei diversi sensori che avevano causato un significativo deterioramento della struttura del mesofillo nell'area sottostante alla sonda dove era evidente uno stato di necrosi avanzata (fig. 6.6.9). Tale risultato è in contrasto con quanto riscontrato da Zimmermann *et al.* (2009), che lavorando su piante di banana a Zemach (Israele), alla rimozione delle sonde dopo 2-3 mesi avevano riscontrato fenomeni di decolorazione dei tessuti sottostanti ai sensori dovuti ad diminuzione della concentrazione di clorofilla ma nessun segnale di necrosi o lesioni (fig 6.6.10). Stessi risultati sono stati ottenuti da Fernandez *et al.* (2011) su foglie di olivo a Siviglia (Spagna) dopo 5 mesi dall'applicazione dei sensori e da Westhoff *et al.* (2009) su foglie di vite a Gedera, (Israele) dopo tre mesi di misurazioni continue (fig. 6.6.9).



Fig. 6.6.9 - Particolare delle lesioni causate dai sensori su foglie di pistacchio dopo 70 giorni dal loro posizionamento.

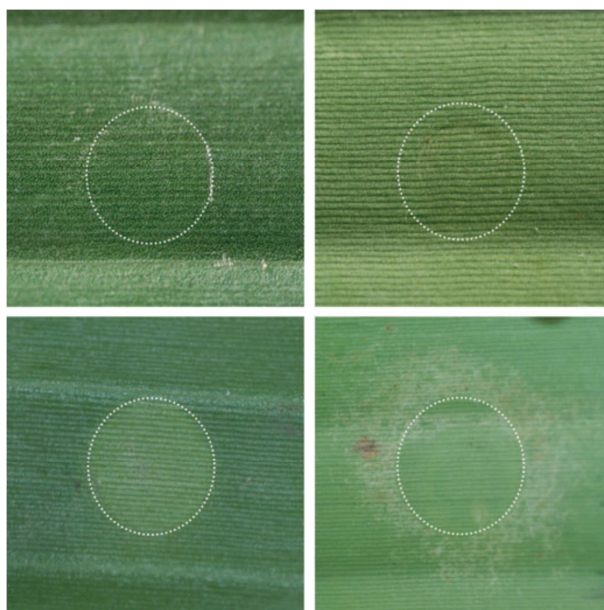


Fig. 6.6.10 - Particolare delle lesioni causate dai sensori su foglie di banana a Gedera, (Israele) dopo 3 mesi dal loro posizionamento (Zimmermann *et al.*, 2009).

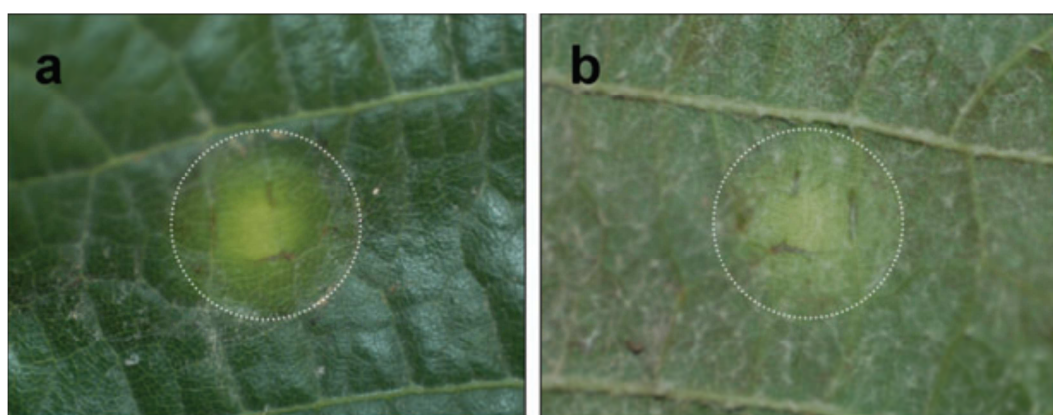


Fig. 6.6.11- Particolare delle lesioni causate dai sensori su foglie di vite a Zemach (Israele), dopo 2-3 mesi dal loro posizionamento (Westhoff *et al.*, 2009).

## 6.7 Risultati produttivi

Nella tabella 6.7.1 sono riportate le medie dei parametri produttivi registrati nell'anno di osservazione in relazione alle diverse tesi irrigue.

Le piante della  $T_0$  hanno fatto registrare una produzione media di 6 kg, quelle della  $T_{50}$  di 5 kg, mentre le piante della  $T_{100}$  di 7,3 kg; i risultati non hanno evidenziato differenze significative tra le tesi ( $P>0,05$ ), anche se si può osservare una produzione leggermente più alta nelle piante della  $T_{100}$ .

Per valutare i risultati produttivi delle piante in relazione alle loro dimensioni è stata calcolata l'efficienza produttiva (EP) espressa come rapporto tra la produzione media per pianta e l'area della sezione del tronco (AST – Area della Sezione del Tronco). I valori ottenuti, per i tre diversi trattamenti, variano da 0,020 a 0,022 Kg/cm<sup>2</sup>, indicando così che il regime irriguo non ha avuto alcuna influenza su questo parametro ( $P>0,05$ ).

	Produzione (kg)		EP (kg/cm <sup>2</sup> )		AST (cm <sup>2</sup> )	
	media	E.S.	media	E.S.	media	E.S.
<b>T<sub>0</sub></b>	6,04	± 1,59	0,020	± 0,0039	292,3	± 46,46
<b>T<sub>50</sub></b>	4,98	± 1,80	0,022	± 0,0059	208,9	± 27,79
<b>T<sub>100</sub></b>	7,37	± 1,94	0,022	± 0,0054	335,1	± 60,70

Tab. 6.7.1 - Produzione per pianta (kg), efficienza produttiva (EP, kg/cm<sup>2</sup>), area della sezione del tronco (AST, cm<sup>2</sup>) per le diverse tesi irrigue nell'anno di rilievo.

## Cap.7 - Conclusioni

Nel complesso, il monitoraggio dello stato idrico del pistacchio ha permesso di mettere in evidenza il comportamento fisiologico di questa specie in risposta alla carenza di acqua, ed ha consentito di verificare il ruolo svolto dai fattori ambientali ed endogeni nell'insorgenza dello squilibrio idrico. Le prove hanno permesso, inoltre, di valutare meglio la risposta del pistacchio e la sua capacità di adattamento a condizioni di stress idrico e di verificare la prontezza e l'affidabilità dei diversi indicatori fisiologici ai fini della corretta gestione irrigua di questa specie.

I diversi indicatori di stress sono risultati armonicamente correlati tra loro sebbene siano stati più efficienti nel mettere in luce l'andamento stagionale dello stress idrico e non differenze tra i diversi trattamenti irrigui. Il pistacchio è, infatti, in grado di mettere in atto, durante la fase di indurimento dell'endocarpo, meccanismi di arido-resistenza che gli permettono di mantenere un elevato turgore cellulare anche in condizioni di forte carenza idrica. Evidenze sperimentali hanno messo in luce il ruolo dell'aggiustamento osmotico nella regolazione del potenziale idrico del pistacchio, mostrando come la specie in condizioni di stress idrico riesca a mantenere valori di potenziale comparabili a quelli rilevati su piante ben irrigate (Pour *et al.*, 2005). Ancora, Gijon *et al.* (2011), riportano un incremento significativo dei valori del modulo di elasticità della parete cellulare durante la fase di indurimento dell'endocarpo, che ha permesso alle piante mantenere una elevata concentrazione osmotica e dunque un'elevata pressione di turgore in condizioni di stress idrico.

Considerando il  $\Psi_{SWP}$  nel complesso della stagione vegeto produttiva, invece, i suoi valori sono stati significativamente influenzati dalla tesi irrigua, confermando così come osservato anche in altre specie (Shackel *et al.*, 1997) l'importanza di tale parametro nella gestione irrigua degli impianti arborei.

I diversi livelli di stress definiti nel presente lavoro sulla base dei valori di  $\Psi_{SWP}$ , sono in accordo con la variazione di turgore cellulare registrata con i sensori Zim, e più precisamente con le diverse fasi descritte da Ehrenberger *et al.* (2001). Le misure di turgore sono risultate dunque attendibili, oltre che utili per la stima diretta dello stato idrico delle piante. Tuttavia, l'alto costo della strumentazione e la complessità di interpretazione dei dati, rendono questa tecnica difficilmente utilizzabile per fini pratici.

Al contrario, i valori di RWC, sebbene siano risultati correlati con quelli di  $\Psi_{SWP}$ , hanno mostrato un alto livello di dispersione, suggerendo la minore efficienza di tale parametro nel definire con precisione lo stato idrico delle piante di pistacchio.

Oltre alle relazioni idriche anche la loro influenza sugli scambi gassosi è apparsa dinamica nel corso della stagione e strettamente correlate con la fase fenologica (Goldhamer *et al.*, 2004, 2005, 2006; Gijon *et al.*, 2011).

Nella fase iniziale di rapido sviluppo del frutto non si sono verificate condizioni di stress idrico, i valori di potenziale sono sempre stati al di sopra di -1,5 MPa e la fotosintesi netta e la conduttanza stomatica sono aumentate progressivamente nel corso della stagione come conseguenza dello sviluppo della foglia. In accordo con altri autori, la fase di lignificazione dell'endocarpo è risultata la meno sensibile allo stress idrico (Goldhammer *et al.*, 2005), nonostante il progressivo abbassamento dei potenziali xilematici al di sotto di -1,5 MPa la pianta ha mantenuto gli stomi aperti e soddisfacenti livelli di assimilazione netta. Bisogna sottolineare però che, nonostante i livelli massimi di conduttanza stomatica ed assimilazione netta registrati in corrispondenza della parte finale di tale fase, la minore efficienza dell'uso dell'acqua registrata nello stesso periodo suggerisce un abbassamento dell'efficienza fotosintetica delle piante. La riduzione osservata nel tasso di carbossilazione massimo ( $V_{max}$ ) e nel tasso massimo di trasporto degli elettroni ( $J_{max}$ ) supporta tale ipotesi.

Le piante dunque, in questa fase di particolare sforzo energetico, mantengono l'idratazione dei tessuti e alti livelli di assimilazione netta, nonostante il forte stress cui sono sottoposte, con l'obiettivo primario di portare a termine il ciclo riproduttivo, fondamentale per la sopravvivenza della specie.

Questo comportamento suggerisce l'ipotesi sostenuta anche da Kanber *et al.* (1993) che tutti questi meccanismi, legati all'alternanza di produzione, siano parzialmente controllati geneticamente. La similitudine dei parametri fotosintetici ottenuti nel presente lavoro e quelli descritti da Wullschleger nel 1993 per specie desertiche, confermano e supportano tale ipotesi.

Al contrario nel corso della fase III, di rapido sviluppo dell'embrione, lo stress idrico ha determinato una riduzione degli scambi gassosi delle foglie che si sono ridotti del 50% per valori di  $\Psi_{SWP}$  inferiore ai -2 MPa, accompagnati da un'ulteriore riduzione dell'efficienza fotosintetica delle foglie.

Tali risultati, supportano l'efficacia, comprovata da diversi studi, dell'utilizzo delle tecniche di deficit idrico controllato nel pistacchio (Goldhamer *et al.*, 2005; Guerrero *et al.*, 2006). La riduzione degli apporti irrigui nella fase di indurimento dell'endocarpo, infatti, non

ha avuto ripercussioni sulla produttività delle piante. Questa tecnica colturale, ampiamente utilizzata in diverse specie (Moriani *et al.*, 2003), risulta di particolare importanza nel caso del pistacchio che, sebbene ritenuto arido resistente, è in grado, se irrigato, di traspirare quantitativi d'acqua sensibilmente superiori rispetto ad altri alberi da frutto (Goldammer *et al.*, 1985). Gli elevatissimi tassi di conduttanza stomatica (fino a  $1200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), registrati nel presente lavoro, confermano questo comportamento mentre la riduzione netta della iWUE, per valori di  $g_s$  superiori a  $400 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , suggerisce che l'acqua data in eccesso viene traspirata senza incrementare la produttività della pianta. Da un'analisi complessiva dei risultati ottenuti si deduce che la quantità d'acqua somministrata nel presente lavoro è risultata, in alcuni momenti del ciclo di sviluppo, in eccesso rispetto ai reali fabbisogni produttivi delle piante. La distribuzione dei trattamenti irrigui, in relazione alle fasi fenologiche, appare dunque, fondamentale per una irrigazione efficiente del pistacchio che permetta di razionalizzare l'uso dell'acqua, risorsa che nei tipici ambienti di coltivazione di questa specie risulta spesso limitata e costosa.

Dall'altra parte, però, si ritiene importante sottolineare che le conseguenze di una irrigazione in deficit nel pistacchio potrebbero essere state sottostimate fino ad ora basandosi su parametri non in grado di evidenziare il reale stress delle piante.

Il presente studio ha fornito delle indicazioni utili su un possibile approccio biochimico allo studio ed al monitoraggio dello stress idrico nel pistacchio, caratterizzandone per la prima volta, l'efficienza fotosintetica.

Purtroppo però, non è possibile discriminare con certezza tra l'effetto dello stress idrico e quello di altri fattori sul decremento stagionale dell'efficienza fotosintetica delle foglie.

Oltre allo stress, infatti, diversi fattori potrebbero aver contribuito nel ridurre l'efficienza fotosintetica delle foglie tra cui le alte temperature, le variazioni di VPD e la riduzione del contenuto di azoto delle foglie (Björkman e Powles 1984; Weiss e Berry 1988; Epron e Dreyer 1992; Xu *et al.*, 2003).

Da tali risultati emerge comunque l'importanza di approfondire tali tematiche, integrando i risultati del presente lavoro con degli studi sulla fluorescenza dei fotosistemi, per differenziare in misura più precisa gli effetti delle limitazioni di tipo stomatico con quelle di tipo biochimico (Valentini *et al.*, 1995).

Il presupposto fondamentale rimane quello di definire, con sempre maggiore accuratezza e precisione, quali siano i meccanismi fisiologici che stanno alla base delle

risposte alla carenza idrica e quali siano gli effetti sulla produttività della coltura considerando, quale principale obiettivo, l'ottenimento di produzioni di qualità.

## Bibliografia

- Abd-El-Rahman A.A., El-Sharkawi H. M. (1974). Response of olive and almond orchards to partial irrigation under dry-farming practices in semi-arid regions. II. Plant-soil water relations in olive during the growing season. *Plant Soil* 41: 13–31.
- Acevedo E., Hsiao T.C., Henderson D. W. (1971). Immediate and Subsequent Growth Responses of Maize Leaves to Changes in Water Status. *Plant Physiology* 48 (5): 631-636
- Ak B.E., Agackesen N. (2006). Some pomological fruit traits and yield of *Pistacia vera* grown under irrigated and unirrigated conditions. *Acta Horticulturae*. 726: 165-168.
- Allard G., Nelson C.J., Pallardy S.G. (1991). Shade effects on growth of tall fescue: I. Leaf anatomy and dry matter partitioning. *Crop Sci.* 31: 163-167.
- Allen R.G., Jensen M.E., Wright J.L., Burman R.D., (1998). Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements – FAO Irrigation and drainage paper 56, FAO, Rome.
- Ameglio T., Archer P., Cohen M., Valacogne C., Daudet F., Dayau S., Cruizat P. (1999). Significance and limits in the use of predawn leaf water potential for tree irrigation. *Plant Soil* 207:155-167
- Arena C., D'Ambrosio N., Virzo De Santo A. (2003). Effetti dell'elevata concentrazione di CO<sub>2</sub> sull'efficienza fotosintetica di *Beta vulgaris* L.. Dipartimento di Biologia Vegetale, Università di Napoli Federico II.
- Baninasab B., Rahemi M., Kholdebarin B. (2007). Seasonal Variations in Photosynthetic Activities of Pistachio Trees: A Comparison Between Fruiting (ON) and Non-Fruiting (OFF) Trees. *International Journal of Agricultural Research* 2 (1): 43-52, 2007
- Baninasab B., Rahemi M., Shariatmadari H. (2007). Seasonal changes in mineral content of different organs in the alternate bearing of pistachio trees. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 38:241-258.
- Barone E., Caruso T., Di Marco L. (1985). Il pistacchio in Sicilia: superfici coltivate ed aspetti agronomici. *L'Informatore Agrario* 40: 35-42.



- Barone E., Caruso T., Marra F.P., Motisi A. (1994). Vegetative growth and inflorescence bud abscission in bearing and non-bearing pistachio trees. *Acta Horticulturae* 419: 29-35.
- Barone E., Caruso T., Padulosi S. (1996). Le risorse genetiche del genere *Pistacia* nei paesi del mediterraneo. *Rivista di Frutticoltura* 2: 23-29.
- Barone E., Marra F.P. (2004). The Pistachio industry in Italy: current situation and prospects. *Nucis*, 12: 16-19.
- Barr H.D., Weatherley P.E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15:413-428.
- Beadle C.L., Turner N.C., Jarvis P.G. (1978). Critical Water Potential for Stomatal Closure in Sitka Spruce. *Physiologia Plantarum* 43 (2): 160–165,
- Beede R.H., Goldhamer D.A. (2005). Olive irrigation management. *Olive Production Manual, Second Edition*, Sibbett G.S., Ferguson L., eds. University of California Publication 3353: 61-69.
- Begg J.E., Turner N.C. (1970). Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiology* 46: 343–346.
- Begg J.E., Turner N.C., (1976) . Crop water deficits. *Adv. Agron.*, 28:161-217.
- Behboudian M.H., Walker R.R., Torokfalvy E. (1986). Effects of water stress and salinity on photosynthesis of pistachio. *Scientia Horticulturae*. 29: 251-261.
- Ben-Ahmed C., Ben Rouina B., Boukhris M. (2007). Effects of water deficit on olive trees cv. Chemlali under field conditions in arid regions in Tunisia. *Science Horticulturae* 113: 267-277.
- Ben-Gal A., Agam N., Alchanatis V., Cohen Y., Yermiyahu U., Zipori I., Presnov E., Sprintsin M., Dag A. (2009). Evaluating water stress in irrigated olives: correlation of soil water status, tree water status, and thermal imagery. *Irrigation Science* 27 (5): 367-376.
- Ben-Gal A., Koo D. I., Agam N., Van Halsema G.E., Yermiyahu U., Yafe A.I., Presnov E., Erel R., Majdop A., Zipori I., Segal E., Rüger S., Zimmermann U., Cohe Y. N., Alchanatis V., Dag A. (2010). Whole-tree water balance and indicators for short-term drought stress in non-bearing 'Barnea' olives. *Agricultural Water Management* 98(1): 124–133
- Bernacchi C. J., Rosenthal D. M., Pimentel C., Long S. P., Farquhar G. D. (2009). Modeling the Temperature Dependence of C3 Photosynthesis.

- Photosynthesis in silico. *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Chapter 10: 231-246
- Björkman O., Powles S.B. (1984). Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161 (6): 490-504
- Boardman, N.K. (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 355-377.
- Bogeat-Triboulot M.B., Martina R., Chateleta D., Cochard H. (2002). Hydraulic conductance of root and shoot measured with the transient and dynamic modes of the high-pressure flowmeter. *Annals of Forest Science* 59: 389–396.
- Bordeau P.F., Schopmeyer C.S. (1958). Oleoresin exudation pressure in slash pine: its measurement, heritability, and relation to oleoresin yield. In: *The physiology of forest trees*. K. V. Thimann (ed.), pp. 313-9. Reinhold Press, New York.
- Boyer J. S. (1970). Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiology*. 46 (2): 233-235
- Boyer, J.S. (1985). Water Transport. *Ann. Rev. of Plant Phys.* 36: 473-516
- Bramley H., Ehrenberger W., Zimmermann U., Palta J.A., Ruger S., Siddique K.H.M. (2012). Non invasive pressure probes magnetically clamped to leaf to monitor the water status of wheat. *Plant and Soil* 369 (1-2): 257-268.
- Braun P., Schmid J. (1999). Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.) 1. Stem morphology and use of the heat balance method. *Plant and Soil* 215 (1): 39-45
- Bravdo B., Naor A. (1998). Effect of Fall Irrigation Level in 'Mauritius' and 'Floridian' Lychee on Soil and Plant Water Status, Flowering Intensity, and Yield. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 123 (1): 150-155.
- Bray E.A. (1993). Molecular Responses to Water Deficit. *Plant Physiol.*; 103(4): 1035–1040.
- Brown K.W., Jordan W.R., Thomas J.C., 1976. Water stress induced alterations of stomatal response to decreases in leaf water potential. *Physiology Plant.*, 37:1-5.

- 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.
- Cartabellotta D., Drago A., Lo Bianco B., Lombardo M. (1998). Climatologia della Sicilia. Assessorato Agricoltura e Foreste – Gruppo IV Servizi allo Sviluppo Unità di Agrometeorologia.
- Caruso T., Barone E., Marra F.P. (2008). Il pistacchio in Italia: interventi agronomici e tecnici per il miglioramento della coltura. *Italus Hortus* 15 (3): 23-31.
- Caruso T., Di Marco L., Marra F.P., Motisi A. (1993). Effects of crop load and adjustment time on alternate bearing of pistachio (*Pistacia vera* L.) cv. "Bianca". Proceedings IX GREMPA Meeting Pistachio, Bronte (CT)
- Caruso T., Di Marco L., Raimondo A. (1992). Effects of debudding and defruiting on alternate bearing in pistachio (*Pistacia vera* L.). *Fruit Varieties Journal*. 46: 170-174.
- Caruso T., Fabbri A., Giovannini D. (1995). Inflorescence Bud Growth, Development and Abscission in Shoots of Bearing and Disbudded Bianca pistachio Trees. *Journal of Horticultural Science*. 70(6): 857-866.
- Caruso T., Motisi A., Barone E. (1990). Comportamento in vivaio di portinnesti di pistacchio propagati per via vegetativa. *L'informatore Agrario* 41: 57-60.
- Caruso T., Motisi A., Raimondo A. (1987). Osservazioni preliminari sul ciclo biologico annuale del pistacchio. *Rivista di Frutticoltura*. 12: 67-71.
- Caruso T., Sottile F. (1999). Il pistacchio. *Pistacia vera* L.: diffusione e interesse economico della coltura, tecnica colturale, cultivar e portainnesti. *L'Informatore Agrario* 48: 59-65.
- Castel J.R., Fereres E. (1982). Responses of Young Almond Trees to Two Drought Periods in the Field. *Journal of Horticultural Science* 57:175-187.
- Chalmes T. C., Smith H., Blackburn B., Silverman B., Schroeder B., Reitman D., Ambroz A. (1981) method for assessing the quality of a randomized control trial. *Controlled Clinical Trials Volume 2* (1): 31–49A
- Charlesworth P. (2005). Soil water monitoring. *Irrigation Insights*, irrigation efficiency.co.nz
- Chartzoulakis K., Patakis A. e Bosabalidis A.M. (1999). Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environ. Exp. Bot.* 42:113-120.

- Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. (2003) . Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239 – 264.
- Chaves M.M., Pereira J.S., Maroco J., Rodrigues M.L., Ricardo C. P. P., Osório M.L., Carvalho I., Faria T., Pinheiro C. (2002). How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany* 89 (7): 907-916.
- Chonè X., Van Leeuwen C., Dubourdieu D., Gaudilleres J.P. (2001). Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany Company* 87: 477-483
- Cochard H., Martin R., Gross P. (2000). Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. *Journal of Experimental Botany*. Vol. 51 348:1255-1259.
- Corlett J.E., Jones H.G., Massacci A., Masojidek J. (1994). Water deficit, leaf rolling and susceptibility to photoinhibition in field grown sorghum. *Physiologia Plantarum* 92 (3): 423–430,
- Crane J.C. (1984). Pistachio production problems. *Fruit Varieties Journal* 38 (3): 74-85.
- Crane J.C., Al-Shalan I.M., Carlson R.M. (1973). Abscission of pistachio inflorescence buds as affected by leaf area and number of nuts. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 98 (6): 591-592.
- Crane J.C., Iwakiri B.T. (1981). Morphology and reproduction of pistachio cultivars, California. *Horticultural Reviews* 3: 376-393.
- Crane J.C., Iwakiri B.T. (1987). Reconsideration of the cause of inflorescence bud abscission in pistachio. *Hort Science* 25 (6): 1315-1316.
- Crane J.C., Nelson M. M. (1971). The unusual mechanism of alternate bearing in pistachio. *Hort Science*. 6: 489-490.
- Crane J.C., Nelson M.M. (1972). Effect of crop load, girdling and auxin application on alternate bearing of the pistachio. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97(3): 337-339. Photosynthetic performance and water relations of four *Vigna* genotypes. *Photosynthetica*. 36: 79-87.
- Crescimanno F.G., Di Marco L., Caruso T., Bazan E., Palazzolo E. (1987). Ricerche sulla nutrizione minerale del pistacchio: variazione stagionale del contenuto

in azoto, fosforo, potassio, calcio, magnesio e sodio infoglie e frutti.  
Agricoltura Ricerca - ISMEA Roma.

- Dastorani M.T., Heshmati M., Sadeghzadeh M.A. (2010). Evolution of the efficiency of surface and subsurface irrigation in dryland environments. *Irrigation and Drainage* 59: 129–137.
- Davies W. J., Tardieu F., and Trejo C. (1994). How Do Chemical Signals Work in Plants that Grow in Drying Soil. *Plant Physiology* 104: 309-314
- Davies W.J., Zhang J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology* 42: 55–76
- De Palma L., Novello V. (1998). Effect of drip irrigation on leaf gas exchanges and stem water potential in pistachio cv. Larnaka. *Acta Horticulturae* 470: 317-323.
- Dichio B, Xiloyannis C, Angelopoulos K, Nuzzo V, Bufo SA, Celano G. (2003). Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea Europaea*. *Plant and Soil* 257: 381–389.
- Dichio B., Xiloyannis C., Sofo A., Montanaro G. (2006) Osmotic adjustment in leaves and roots olive tree (*Olea europea* L.) during drought stress and rewatering. *Tree Physiology* 26: 179-18
- Doorenbos J., Pruitt W.O. (1977). Crop water requirements. FAO irrigation and Drainage Paper no. 24, Rome, Italy.
- Drake, B.G., González-Meler, M.A. & Long, S.P. (1997). More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48:609-639.
- Duan W, Fan PG, Wang LJ, Li WD, Yan ST e Li SH. (2008). Photosynthetic response to low sink demand after fruit removal in relation to photoinhibition and photoprotection in peach trees. *Tree Physiology* 28: 123–132
- Dubetz S. (1969). An unusual photonastism induced by drought in *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 47(10): 1640-1641, 10.1139/b69-238
- Ebel R.C., Proebsting E.L., Evans R.G.,(1995). Deficit irrigation to control vegetative growth in apple and monitoring fruit growth to schedule irrigation. *Hort Science*.30 (6):1229-1232.
- Ehrenberger W., Rüger S.,Rodríguez-Domínguez C.M., Díaz-Espejo A., Fernández J.E., Moreno J., Zimmermann D., Sukhorukov V.L., Zimmermann U. (2012).

- Leaf patch clamp pressure probe measurements on olive leaves in a nearly turgorless state. *Plant Biology* 14, 666-674.
- English M., Raja S.N. (1996). Perspectives on deficit irrigation. *Agricultural Water Management* 32:1-14.
- Epron D., Dreyer E., Breda N. (1992). Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) during drought stress under field conditions; diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell Environ* 15: 809-820.
- Esparza G., DeJong T.M., Weinbaum S.A. (2001). Effects of irrigation deprivation during the harvest period on yield determinants in mature almond trees. *Tree Physiology* 21:1073-1079.
- Ethier G. J., Livingston N. J. (2004). On the need to incorporate sensitivity to CO<sub>2</sub> transfer conductance into the Farquhar–von Caemmerer–Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* 27: 137–153
- Ethier G.J., Livingston N.J., Harrison D.L. (2006). Low stomatal and internal conductance to CO<sub>2</sub> versus Rubisco deactivation as determinants of the photosynthetic decline of ageing evergreen leaves. *Plant, Cell & Environment* 29: 2168-2184.
- Evans J.R. (1986). The relationship between CO<sub>2</sub> limited photosynthetic rate and RuBP carboxylase content in two nuclear cytoplasm substitution lines of wheat and the coordinatio of RuBP carboxylation and electron trasport capacities. *Planta* 167: 351-358
- Evans J.R., Austin R.B. (1986). Ribulose 1.5-biphosphate carboxylase specific activity in relation to wheat genotype. *Planta* 167: 344-350.
- Evet S.R., Ruthardt B.B., Kottkamp S.T., Howell T.A., Schneider A.D., Tolk J.A. (2002). Accuracy and precision of soil water measurements by neutron, capacitance, and TDR Methods. In: Proceedings of 17th World Congress of Soil Science, 14-21st August. Bangkok. Thailand.
- Falk S. (1958). On the Relation between Turgor Pressure and Tissue Rigidity. I. Experiments on Resonance Frequency and Tissue Rigidity. *Physiologia Plantarum* 11 (4):802–817.
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organization - Website.

- Farquhar G.D., Van Caemmerer S., Berry J.A. (1980). A Biochemical Model of Photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation in Leaves of C-3 Species. *Planta* 149: 78-90.
- Farquhar, G.D e von Caemmerer, S. (1982). Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, 12: 550-587 . Springer-Verlag, Heidelberg.
- Farquhar, G.D. (1988). Models relating subcellular effects of temperature to whole plant responses. In: Long, S.P. & Woodward, F.I. (eds). *Plants and Temperature. Symposia of The Society for experimental Botany, Number 42*, Company of Biologists Ltd, Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge. p. 395-409.
- Faust M. (1989). *Physiology of temperate zone fruit trees*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Fernández J.E., Díaz-Espejo A., Infante J.M., Durán P., Palomo M.J., Chamorro V., Girón I.F., Villagarcía L. (2006). Water relations and gas exchange in olive trees under regulated deficit irrigation and partial rootzone drying. *Plant and Soil* 284: 273–291.
- Fernández J.E., Moreno F. (1999). Water use by the olive tree. *Journal of Crop Production* 2: 101-162.
- Fernandez J.E., Rodriguez-Dominguez C.M., Perez-Martin A., Zimmermann U., Ruger S., Martin-Palomo M.J., Torres-Ruiz J.M., Cuevasa M.V., Sann C., Ehrenberger W., Diaz-Espejo A. (2011) Online-monitoring of tree water stress in a hedgerow olive orchard using the leaf patch clamp pressure probe. *Agricultural Water Management* 100: 25– 35.
- Ferreres E., Goldhammer D.A. (1990) Deciduous fruit and nut trees. In B.A Stewart and D.R. Nielsen (eds). *Irrigation of agricultural crops. Agron. Ser. 30* Madison, Wis.
- Fierotti G. (1988). *Carta dei suoli della Sicilia*. Ed. Regione Sicilia – Ass. Agricoltura e Foreste.
- Fischer R.A., Turner N.C. (1978). Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 29:277-317.

- Flexas J., Escalona J.M., Medrano H. (1998). Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal Plant Physiology* 25:893–900
- Flexas J., Medrano H. (2002). Drought-inhibition of Photosynthesis in C3 Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. *Annals of Botany* 89: 183-189.
- Foyer, C.H. (1988). Feedback inhibition of photosynthesis through source–sink regulation in leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 483–492.
- 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. *American Society of Agronomy* . 65 (5): 777-780.
- Garcia-Luis A., Fornes F., Sanz A., Guardiola J.T. (1988). The regulation of flowering and fruit set in citrus: relationship with carbohydrate levels. *Israel Journal of Botany.* 37: 329-345.
- Gary W. Knox. (2005) Drought Tolerant Plants for North and Central Florida. University of Florida Cooperative Extension Service
- Gijon M.C., Gimenez C., Perez-Lopez D., Guerrero, J., Couceiro J. F., Moriana A. (2010). Rootstock influences the response of pistachio (*Pistacia vera* L. cv. Kerman) to water stress and rehydration. *Scientia Horticulturae.* 125: 666-671.
- Gijon, M.C., Gimenez, C., Perez-Lopez, D., Guerrero, J. (2011). Water relations of pistachio (*Pistacia vera* L.) as affected by phenological stages and water regimes. *Scientia Horticulturae* 128: 415-422.
- Gijon, M.C., Guerrero, J., Couceiro, J. F., Moriana, A. (2009). Deficit irrigation without reducing yield or nut splitting in pistachio (*Pistacia vera* cv. Kerman on *Pistacia terebinthus* L.). *Agricultural Water Management* 96: 12-22.
- Giorio P., Sorrentino P., D'Andria R. (1999). Stomatal behavior, leaf water status, and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environmental and Experimental Botany* 42: 95-104.
- Girona J., Marsal J., Mata M., Arbonés A., Miravete C. (1997). Evaluation of almond (*Prunus amygdalus* L.) seasonal sensitivity to water stress. *Acta Horticulturae*, 449: 489–496.
- Girona J., Mata M., Goldhamer D.A., Johnson R.S., DeJong T.M. (1993). Patterns of soil and tree water status and leaf functioning during regulated deficit



- irrigation scheduling in peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 118: 580–586.
- Goldhamer D. A., Smith T. E. (1995). Single-season drought irrigation strategies influence almond production *California Agriculture* 49(1):19-22.
- Goldhamer D.A. (1995). Irrigation management. In: *Pistachio Production*. Ed.L.Ferguson, Center for fruit and nut research and information, Davis,CA, pp 71–81. pp 71–81.
- Goldhamer D.A. (1999). Regulated deficit irrigation for California Canning Olives. *Acta Horticulturae*, 474: 369-372
- Goldhamer D.A., Beede R.H. (2004). Regulated deficit irrigation effects on yield, nut quality and water use efficiency of mature pistachio trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 79: 538-545.
- Goldhamer D.A., Beede R.H., Michailides T.J., Salinas M., Doster M.A. (2006). Effects of regulated deficit irrigation on shell splitting and nut quality at harvest (third year report). Annual report. Crop year 2005-2006. *California Pistachio Industry*. pp 104-105.
- Goldhamer D.A., Phene B.C., Beede R., Sherlin L., Mahan S., Rose D. (1987). Effects of sustained deficit irrigation on pistachio tree performance. In *Annual Report, Crop Year 1986–1987*. California Pistachio Industry, Fresno, CA, pp 61–66
- Goldhamer D.A., Viveros M.(2000). Effects of preharvest irrigation cutoff durations and postharvest water deprivation on almond tree performance.- *Irrigation Science* 19 (3): 125-131.
- Goldhamer, D.A. (2005). Tree water requirements and regulated deficit irrigation. In: Ferguson L. (Ed.), *Pistachio Production Manual*. Fourth Edition. pp.103–116.
- Goldhamer, D.A., Beede, R.H., Moore, J.M., Weinberger, G., Menezes, J. (1984). Water use requirements and physiological response to water stress in pistachio. In *Annual Report*. California Pistachio Industry, Fresno, CA, pp 85-92.
- Goldhamer, D.A., Kjelgren, R., Beede, R., Williams, L., Moore, M.J., Lane, J., Weinberger, G. and J. Menezes, (1985). Water use requirements of pistachio trees and response to water stress. Annual report of the California Pistachio Commission, Crop, pgs.85-92.

- Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R., Bréda N. (1994). Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiology* 14 (12): 1383-1396.
- Green P.B. (1968). Growth Physics in Nitella: a Method for Continuous in Vivo Analysis of Extensibility Based on a Micro-manometer Technique for Turgor Pressure. *Plant Physiology* 43 (8-1): 169-1184.
- Green R.E., Topp G.C. (1992). Survey of use of field methods for measuring soil hydraulic properties,. In: G.C. Topp et al. (eds.). *Advances in measurement of soil physical properties: Bringing theory into practice*. Soil Sci. Soc. Amer., Madison, Wis., pec. Publ. 30: 281–288
- Gucci R., (2003). *Ecofisiologia* . Edizioni Edagricole, Olea, pp. 77-89.
- Gucci, R., L.C. Grappadelli, S. Tustin e G. Ravaglia. (1995). The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of “Golden Delicious” apple. *Tree Physiol.* 15: 35–40.
- Guerrero, Moriana A., Pérez-López D., Couceiro J. F., Olmedilla N. Gijón M. C. (2006). Regulated deficit irrigation and the recovery of water relations in pistachio trees. *Tree Physiology* 26 (1): 87–92.
- Hahn, B.D. (1987). A mathematical model of photorespiration and photosynthesis. *Annals of Botany* 60: 157-169.
- Hammel H.T. (1968). Measurement of Turgor Pressure and Its Gradient in the Phloem of Oak. *Plant Physiology* 43 (7): 1042-1048
- Harley P.C., Sharkey T.D. (1991). An improved model of C<sub>3</sub> photosynthesis at high CO<sub>2</sub>: reversed O<sub>2</sub> sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. - *Photosynthesis Research* 27(3): 169-178
- Harley, P.C. e Baldocchi, D.D. (1995). Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrization. *Plant, Cell and Environment* 18: 1146-1156.
- Heathcote D.G., Etherington J.R., Woodward F.I. (1979). An Instrument for Non-Destructive Measurement of the Pressure Potential (Turgor) of Leaf Cells. *Journal of Experimental. Botany* 30 (4): 811-816.
- Hemming I.V. (1955). A New Method for the Determination of the Turgor of Plant Tissues. *Physiologia Plantarum* 8 (4): 954–962.
- Hendricks, L., Ferguson, L. (1995). The pistachio tree. In: *Pistachio production*. University of California at Davis, USA. pp.7-10

- Herold, A. (1980). Regulation of photosynthesis by sink activity—the missing link. *New Phytol.* 86:131–144.
- Hiisken D., Steudle E., Zimmermann U. (1978). Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants. *Plant Physiol.* 61: 158-63.
- Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., Van Der Linden P.J., Xiaosu D. (eds.). (2001). *Climate Change 2001. The Scientific Basis. Contribution of Working group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge University Press, Cambridge. 944 p.
- Hsiao T.C., Acevedo E., Henderson D.W. (1970). Maize leaf elongation: continuous measurement and close dependence on plant water status. *Science* 168: 590-591.
- Hsiao, T.C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 519–570.
- Hsiao, T.C., (1990). Measurements of plant water status. In: Stewart, B.A., Nielsen, D.R. (Eds.), *Irrigation of Agricultural Crops*, Vol. 30. American Society of Agronomy, Madison, WI, USA, pp. 243–279.
- Hu X., Zhang A., Zhang J., Jiang M. (2006). Abscisic acid is a key inducer of hydrogen peroxide production in leaves of maize plants exposed to water stress. *Plant and Cell Physiology* (11): 1484-1495.
- Huang, B. and J.D. Fry (1998). Root anatomical, morphological, and physiological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Sci.* 38:1017–1022.
- Huguet, J.-G. (1985). Appreciation de l'état hydrique d'un épland à partir des variations micro métriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *Agronomie*, 5 (7): 33-41.
- Hutmacher R.B., Nightingale H.I., Rolston D.E., Biggar J.W. (1994). Growth and yield responses of almond (*Prunus amygdalus*) to trickle irrigation. *Irrigation Science* 14:117-126.
- Iacono F., Buccella A., Peterlunger E. (1998). Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines<sup>1</sup>. *Scientia Horticulturae* 75: 27-39.
- Idso S. B. (1982). Non-water-stressed baselines: A key to measuring and interpreting plant water stress. *Agricultural Meteorology* 27 (1–2): 59–70.

- Idso S.B., Jackson R.D., Pinter P.J.Jr, Reginato R.J., Hatfield J.L. (1981). Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. *Agricultural Meteorology* 24: 45–55
- Iglesias, D.J., I. Lliso, F.R. Tadeo e M. Talon. (2002). Regulation of photosynthesis through source–sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiol. Plant* 116: 563–572.
- Ingram J., Bartels D. (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu.Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47:377–403
- Iniesta F., Testi L., Goldhamer D.A., Fereres E. (2008). Quantifying reductions in consumptive water use under regulated deficit irrigation in pistachio (*Pistacia vera* L.) *Agricultural Water Management* 95: 877-886.
- Iniesta F., Testi L., Orgaz F., Villalobos F.J. (2009). The effects of regulated and continuous deficit irrigation on the water use, growth and yield of olive trees. *European Journal of Agronomy* 30: 258-265.
- Istat. Istituto nazionale di statistica – Website.
- Jackson R.D. (1982). Canopy temperature and crop water stress. *Advances in Irrigation Research* 1: 43–85.
- Jackson R.D., Idso S.B., Reginato R.J., Pinter .P.J. Jr. (1981). Canopy temperature as a drought stress indicator. *Water Resources Research* 17:1133–1138.
- Jackson R.D., Kustas W.P., Choudhury B.J. (1988). A reexamination of the crop water stress index. *Irrigation Science* 9 (4): 309-317.
- Jones H.G. (1990). Physiological aspects of the control of water. status in horticultural crops. *HortScience* 25: 19–26.
- Jones H.G. (1999). Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance in irrigation scheduling. *Agricultural and Forest Meteorology* 95:135–149.
- Jones H.G. (2004). Application of thermal imaging and infrared sensing in plant physiology and ecophysiology. Advances in Botanical Research.*
- Jones H.G. (2004). Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. *Journal of Experimental Botany* 55 (407): 2427-2436.
- Jones H.G., Stoll M., Santos T., De Sousa C., Chaves M.M., Grant O.M. (2002). Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the field: application to grapevine. *Journal of Experimental Botany* 53:2249–2260.

- Jones M.M., Osmond C.B., Turner N.C. (1980). Accumulation of Solutes in Leaves of Sorghum and Sunflower in Response to Water Deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7(2): 193 - 205.
- Jordan W.R., Ritchie J.T. (1971). Influence of Soil Water Stress on Evaporation, Root Absorption, and Internal Water Status of Cotton. *Plant Physiology* 48 (6): 783-788.
- Kaitala, V., Hari, P., Vapaavuori, E. & Salminen, R. (1982). A dynamic model for photosynthesis. *Annals of Botany* 50: 385-396.
- Kanber R., Yazar A., Önder S., Köksal H. (1993). Irrigation response of pistachio (*Pistacia vera* L.). *Irrigation Science* 14 (1): 7-14.
- Karimi H.R., Ebadi A., Zamani Z., Fatahi R. (2011). Effects of water salinity on growth indices and physiological parameters in some pistachio rootstocks. *Journal of Plant Nutrition* 34: 935-944.
- Khalife T. (1959). Recherches sur la culture du pistachier en Syrie. Institut Agronomique de l'Etat de Gembloux. 522.
- Kramer P.J. (1969). Plant and soil water relationships : a modern synthesis. New York, McGraw-Hill Book Company.
- Kull O. e Jarvis P.G. (1995). The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant Cell Environ.* 18:1174--1182
- La Russa E., Finoli C., Barone E., Caruso T., Marra F.P., Mineo V. (2007) Frutti di pistacchio a confronto in fase di conservazione. *Supplemento a L'Informatore Agrario* 27/2007.
- Laisk, A. & Eichelmann, H. (1989). Towards understanding oscillations: a mathematical model of the biochemistry of photosynthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 323: 369-384.
- Lambers H., Chapin F.S. III, Pons T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology* . New York: Springer-Verlag.
- Larcher, W. (1975) . *Physiological plant ecology*. *Physiological plant ecology*. Springer Verlag.
- Lawlor, D.W. (1995). Photosynthesis, productivity and environment. *J. Expt. Bot.* 46: 1449-1461.
- Lenz, F. e A. N. Lakso (1986). *The Regulation of photosynthesis in fruit trees*. Geneva, NY, New York State Agricultural Experiment Station, Cornell University.

- Li W.D., Duan P.G., Fan S.T. Yan E., Li S.H. (2007). Photosynthesis in response to sink–source activity in relation to the end products and metabolic enzymes in peach trees. *Tree Physiol.* 27:1307–1318.
- Li W.D., Li S.H. Yang J.M. Yang X.B. Zheng, X.D. Yao H.M. (2005). Photosynthesis in response to sink–source manipulation during different phenological stages of fruit development in peach trees: regulation by stomatal aperture and leaf temperature. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 80: 481–487.
- Lin T.S., Crane J.C., Ryugo K. (1984a). Effect of gibberellic acid on vegetative and inflorescence buds of pistachio. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 109 (1): 39-42.
- Lizana C., Wentworth M., Martinez J.P., Villegas D.I, Meneses R., Murchie E.H., Pastenes C., Lercari B., Vernieri P., Horton P.R, Pinto M. (2006). Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress. I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany.* 57 (3): 685-697.
- Lloyd J., Syvertsen J.P., Kriedemann P.E. e Farquhar G.D. (1992). Low conductances for CO<sub>2</sub> diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant, Cell and Environment* 15: 873-899.
- Lloyd J., Wong S.C., Styles J.M., Batten D., Priddle R., Turnbull C., McConchie, C.A. (1995). Measuring and modelling whole-tree gas exchange. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 987-1000.
- Lombard P.B., Callan N.W., Dennis F.G., Looney N.E., Martin G.C., Renquist A.R., Mielke E.A. (1988). Towards a standardized nomenclature, procedures, values, and units in determining fruit and nut tree yield performance. *Hort Science* 23 (5): 813-817.
- Long S. P., Bernacchi C. J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*,. 54 (392): 2393-2401
- Lovisol C., Schubert A.. (2000). Downward shoot positioning affects water transport in field-grown grapevines. *Vitis* 39 (2): 49-53
- Luo Y., Sims D.A., Griffin K.L. (1998). Nonlinearity of photosynthetic responses to growth in rising atmospheric CO<sub>2</sub>: an experimental and modelling study. *Global Change Biology* 4: 173-183.

- Maggs D.H., (1973). Genetic sources in Pistachio. *Plant Genetic Resources Newsletter* 29:7-15.
- Maggs, D.H. (1982). An introduction to pistachio growing in Australia. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization Australia.
- Manter D. K., Kerrigan J. (2004). A/Ci curve analysis across a range of woody plantspecies: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *Journal of Experimental Botany* 55 (408): 2581–2588
- Marcelis L.F.M. (1991). Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. *J. Exp. Bot.* 42:1387–1392.
- Marino G. (2011). ricerche su aspetti della fisiologia del pistacchio (*pistacia vera* L.): alternanza di produzione e propagazione vegetativa. Tesi di Dottorato Dipartimento Demetra / Facoltà di Agraria, Università degli Studi di Palermo
- Marra F.P., Barone E., Caruso T., Motisi A., Sidari M. (1998). Dry matter accumulation and carbohydrate content within branches of fruiting and deblossomed pistachio (*Pistacia vera* L.) trees. *Acta Horticulturae* 470. II International Symposium on Pistachios and Almond.
- Marra, F.P, Barone, E., La Mantia, M., Caruso, T. (2009) Toward the definition of a carbon budget model: season alvariation and temperature effect on respiration rate of vegetative and reproductive organs of pistachio trees (*Pistacia vera*). *Tree Physiology* 29 (9): 1095-1103.
- Marra, F.P., Motisi, A. (1996). Recenti acquisizioni sull'alternanza di produzione del pistacchio. *Rivista di frutticoltura e di ortofloricoltura*.12: 53-55.
- 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.
- McCarthy M.G., Loveys B.R., Dry P.R., Stoll M., (2002). Regulated deficit irrigation and partial rootzone drying as irrigation management techniques for grapevines. *Deficit irrigation practices, FAO Water Reports* 22: 79-87.
- McCree K.J. (1974). Changes in the Stomatal Response Characteristics of Grain Sorghum Produced by Water Stress During Growth. *Crop Science Society of America* 14 (2): 273-278.
- Medrano H, Escalona JM, Bota J, Gulias J e Flexas J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: the stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89: 895-905

- Mehdi, H., Chelli Chaabouni, A., Boujnah, D., Boukhris, M. (2011). Effect of salinity on physiological and growth parameters of pistachio (*Pistacia vera*). *Acta Horticulturae* 912:155-161.
- Meidner H., Edwards, (1975). Direct measurements of turgor pressure potentials of guard cells I. *Journal Experimental Botany* 92: 319–33
- Merlot S., Mustilli A.C., Genty B., North H., Lefebvre V., Sotta B., Vavasseur A., Giraudat J. (2002). Use of infrared thermal imaging to isolate Arabidopsis mutants defective in stomatal regulation. *Plant Journal* 30: 601–609.
- Michaelis L., Menten M. L. (1913). Die Kinetik der Invertinwirkung
- Millar B.D., Denmead O.T. (1976). Field Studies of the Conductance of Wheat Leaves and Transpiration. *American Society of Agronomy* 68 (2): 307-311.
- Minà Palumbo, F. (1882). Monografia sulla coltivazione dei pistacchi in Sicilia. Lorusnaider Giovanni Tipografo, Palermo.
- Mitchell P.D., Chalmers D.J. (1982). The effect of reduced water supply on peach tree growth and yields [Irrigation levels]. *Journal American Society for Horticultural Science* 107: 853-856.
- Möller M., Alchanatis V., Cohen Y., Meron M., Tsipris J., Naor A., Ostrovsky V., Sprintsin M., Cohen S. (2007). Use of thermal and visible imagery for estimating crop water status of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 58 (4): 827-838.
- Molz F.G., Kloepper B. (1972). Radial propagation of water potential in stems. *Agronomy Journal*, 65: 469-473.
- Monastra F., Avanzato D., Lodoli E., (1987). Il pistacchio nel mondo. Confronto fra la pistacchicoltura delle aree tradizionali e quella emergente degli Stati Uniti. *Agricoltura Ricerca* II (75-80): 1-8.
- Monastra F., Avanzato D., Martelli S. e Dascanio R. (1998). Irrigation of Pistachio in Italy: ten years of observation. *Acta Horticulturae* 470: 516-522.
- Monastra F., Avanzato D., Martelli S., Dascanio R. (1995). Pistachio trial under different volumes of irrigation in Italy. *Acta Hort.* 419: 249-252.
- Monselise S.P., Goldschmidt E.E. (1982). Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* 4: 128-173.
- Monteith J.L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766



- Moriana A., Orgaz F., Pastor M., Fereres E. (2003). Yield responses of a mature olive orchard to water deficits. *Journal American Society for Horticultural Science*. 128: 425–431.
- Moutinho-Pereira J.M., Correia C.M., Gonçalves B.M., Bacelar E.A., Torres-Pereira J.M. (2004). Leaf gas exchange and water relations of grapevines grown in three different conditions. *Photosynthetica* 42 (1): 81-86,
- Nanos G.D., Kazantzis L., Kefalas P., Petrakis C., (2002). Irrigation and harvest time affect almond kernel quality and composition. *Scientia Horticulturae* 96 (1-4): 249-256.
- Naor A. (2000). Midday stem water potential as a plant water stress indicator for irrigation scheduling in fruit trees. *Acta Horticulturae* 537: 447-454
- Naor A. (2006). Irrigation scheduling and evaluation of tree water status in deciduous orchards. - *Horticultural Reviews-Westport* 32:111-165.
- Naor A., Cohen S. (2003). Sensitivity and variability of maximum trunk shrinkage, midday stem water potential, and transpiration rate in response to withholding irrigation from field-grown apple.- *HortScience* 38 (4): 547-551.
- Nardini A., Pitt F. (1999). Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist*, 143(3): 485-493.
- Nardini A., Tyree M. T. (1999). Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Annals of Forest Science* 54 (5): 371-377.
- Nautiyal, P.C., V. Ravindra e Y.C. Joshi. (1999). Net photosynthetic rate in peanut (*Arachis hypogaea* L.): influence of leaf position, time of day and reproductive-sink. *Photosynthetica* 36:129–138.
- Nii, N., K. Yarnaguchi e M. Nishrnura, (1995). Effect of fruiting on amylase activity and ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase content in peach leaves. *Journal American Society for Horticultural Science* 64: 267-273.
- Nilsen E., Orcutt D. (1996). *The physiology of plants under stress: abiotic factors*. John Wiley & Sons, New York.
- Noguès S. e Baker N.R. (2000). Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *J Exp Bot* 51:1309-1317.

- Novello V. (1998). Diurnal changes of CO<sub>2</sub> assimilation rate and related parameters in *Pistacia vera* L. X GREMPA Seminar. CIHEAM – Options mediterraneenes 33: 55-55.
- Nzima M.D.S., Martin G.C., Nishijima C. (1997a). Seasonal changes in total nonstructural carbohydrates within branches and roots of naturally “off” and “on” ‘Kerman’ pistachio trees. *Journal American Society for Horticultural Science* 122:856–862.
- Orgaz F., Testi L., Villalobos F.J., Fereres E. (2006). Water requirements of olive orchards—II: determination of crop coefficients for irrigation scheduling *Irrigation Science*, 24 (2): 77–84
- Ortuno M.F., Garcia Orellana Y., Conejro W., Ruiz Sanchez M.C., Mounzer O., Alarcon J.J., Torrecillas A. (2006). Relationship between climatic variables and sap flow, stem water potential and maximum daily trunk shrinkage in lemon trees. *Plant and Soil* 279: 229-242.
- Palomo M.J., Moreno F., Fernández J.E., Díaz-Espejo A., Girón .IF. (2002). Determining water consumption in olive orchards using the water balance approach. *Agricultural Water Management* 55: 15-35.
- Panahi B. (2009). Effects of osmotic and salt stresses on water relation parameters of pistachio seedlings. *Plant Ecophysiology*.1: 1-8
- Paranychianakis N. V., Chartzoulakis K. S., Angelakis A. N. (2004). Influence of rootstock, irrigation level and recycled water on water relations and leaf gas exchange of Soultanina grapevines. *Environmental and Experimental Botany* 52:185–198
- Parkhurst (1994). Diffusion of CO<sub>2</sub> and other gases inside leaves. *New Phytologist* 126: 449-479.
- Patakas A., Noitsakis, B. Chouzouri A. (2005). Optimization of irrigation water use in grapevines using the relationship between transpiration and plant water status. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106 (2–3): 253–259.
- Paul M.J., Foyer C. (2001). Sink regulation of photosynthesis. *Journal Experimental Botany* 52:1383–1400.
- Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W. (1994). *Plant Physiological Ecology – Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall.

- Pérez-López D., Gijón M.C., Moriana A. (2008). Influence of irrigation rate on the rehydration of olive tree plantlets. *Agricultural Water Management* 95: 1161-1166.
- Phene C.J., Davis K.R., Hutmacher R.B., McCormick R.L. (1987). Advantages of subsurface drip irrigation for processing tomatoes. *Acta Hort.*, 200: 101–11
- Pierini L. (2000). Piove meno in Italia. *L'informatore agrario* 45: 65-68.
- Pinheiro C., Chaves M.M. (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 62 (3): 869–882.
- Polito V.S., Pinney K. (1999). Endocarp Dehiscence in Pistachio (*Pistacia vera* L.) *International Journal of Plant Sciences*. 160 (5): 827–835.
- Poolman M.G., Fell D.A., Thomas S. (2000). Modelling photosynthesis and its control. *Journal of Experimental Botany* 51: 319-328.
- Porlingis I.C. (1974). Flower bud abscission in pistachio (*Pistacia vera* L.) as related to fruit development and other factors. *Journal American Society for Horticultural Science* 99: 121-125.
- Pour A.T., Sepaskhah A.R., Maftoun M. (2005). Plant water relations and seedling growth of three pistachio cultivars as influenced by irrigation frequency and applied potassium. *Journal of Plant Nutrition*, 28: 1413-1425.
- Prichard T.L., Asai W., Verdegaal P., Micke P.W., Teviotdale B. (1993) Effects of water supply and irrigation strategies on almonds. In: Proceedings of 21st almond research conference. The almond board of California, 1150 Ninth St., Suite 1500, Modesto, CA, pp 29–35.
- Proietti P.A., Palliotti F., Farniani E., Antognozzi F., Ferranti R., Andreotti E., Frenguelli G. (2000). Influence of leaf position, fruit and light availability on photosynthesis of two chestnut genotypes. *Science Horticulture.*, 85: 63-73.
- Proietti, P., (2000). Effect of fruiting on leaf gas exchange in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*, 38: 396-402.
- Ranjbar A., Lemeur R., Van Damme P. (2000). Ecophysiological characteristics of two pistachio species (*Pistacia khinjuk* and *Pistacia mutica*) in response to salinity. FLTBW 5<sup>th</sup> Ph.D thesis, University Gent. Belgium
- Raven. J.A., Yin Z.H. (1998) The past, present and future of nitrogenous compounds in the atmosphere and their interactions with plants. *New Phytologist*. 139: 205–219.

- Remorini D., Massai R. (2003). Comparison of water status indicators for young peach trees. *Irrigation Science* 22: 39-46.
- Rieger M. (1995). Offsetting effects of reduced root hydraulic conductivity and osmotic adjustment following drought. *Tree Physiology* 15: 379–385.
- Ritchie G.A., Hinckley T.M. (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research* 9: 165-254.
- Robichaux R.H. (1984) Variation in the tissue water relations of two sympatric Hawaiian *Dubautia* species and their natural hybrid- *Oecologia* 65 (1):75-81.
- Rom C.R., Ferree D.C. (1986). Influence of fruiting on spur leaf photosynthesis and transpiration of Golden Delicious apple. *HortScience*, 21: 1026-1029.
- Rosati A., DeJong T.M. (2003). Estimating photosynthetic radiation use efficiency using incident light and photosynthesis of individual leaves. *Annals of Botany* 91:869-877
- Roussos P.A., Pontikis C.A., Zoti M.A. (2004). The role of free polyamines in the alternate-bearing of pistachio (*Pistacia vera* cv. Pontikis). *Trees-Structure and Function*. 18: 61-69.
- Rüger S., Ehrenberger W., Arend M., Geßner P., Zimmermann G., Zimmermann D., Bentrup F.W., Nadler A., Raveh E., Sukhorukov V.L., Zimmermann U. (2010). Comparative monitoring of temporal and spatial changes in tree water status using the non-invasive leaf patch clamp pressure probe and the pressure bomb. *Agricultural Water Management* 98:283–290.
- Rüger S., Netzer Y., Westhoff M., Zimmermann D., R. Reuss, S. Ovadiya, P. Gessner, Zimmermann G., Schwartz A., Zimmermann U. (2010). Remote monitoring of leaf turgor pressure of grapevines subjected to different irrigation treatments using the leaf patch clamp pressure probe. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16 (3): 405–412.
- Ruiz-Sánchez M.C., Domingo R., Torrecillas A.(2000). Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant science* 156(2):245-251.
- Saadatmand A.R., Banihashemi Z., Sepaskhah A.R., Maftoun M. (2008). Soil salinity and water stress and their effect on susceptibility to *Verticillium* wilt disease, ion composition and growth of pistachio. *Journal of Phytopathology*. 156: 287-292.

- Sajjadinia A., Ershadi A., Hokmabadi H., Khayyat M., Gholami M. (2010). Gas exchange activities and relative water content at different fruit growth and developmental stages of on and off cultivated pistachio trees. *Australian Journal of Agricultural Engineering* 1(1): 1–6.
- Sánchez-Blanco M.J., Ferrández T., Navarro A., Bañon S., Alarcón J.J. (2004). Effects of irrigation and air humidity preconditioning on water relations, growth and survival of *Rosmarinus officinalis* plants during and after transplanting. *Journal of Plant Physiology* 161 (10): 1133–1142
- Santalucia G., Barbagallo M.G., Costanza P., Di Lorenzo R., Pisciotta (2007). Vegetative and productive behaviour in *Vitis vinifera* L. (cv. Cabernet sauvignon) under non irrigated vines and moderate water stress level in different irrigation systems. *Acta Horticulturae* 754: 323-328
- Schaffer B., Rarnos L. Lara S.P. (1987). Effect of fruit removal on net gas exchange of avocado leaves. *HortScience*, 22: 925-927.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet F.D., Hemmingsen E. A. (1965). Sap flow in vascular plants. *Scienze* 148: 339-346.
- Sepaskhah A.R., Karimi-Goghari S. (2005). Shallow groundwater contribution to pistachio water use. *Agricultural Water Management*. 72: 69-80.
- Shackel K., Stevenson M., Teranishi R., Goldhamer D.A., Ferguson L. (1994). Stress strategy on deep vs. shallow soils: second year report. *California Pistachio Industry Annual Report, Crop Year 1993-1994*:114-117.
- Shackel, K.A., Ahmadi, H., Biasi, W. (1997). Plant water status as an index of irrigation need in deciduous fruit trees. *Hortechonology* 7: 23-29.
- Shao H.B., Chu L.Y., Jaleel C.A., Zhao C.X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331 (3): 215–225
- Sharkey T. D., Bernacchi C.J., Graham D., Farquhar D.A., Singaas E.L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment* 30: 1035–1040
- Sharkey T.D. (1985). Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review* 51 (1): 53-105.
- Sharkey T.D., Vassef T.L. (1989). Low oxygen inhibition of photosynthesis is caused by inhibition of starch synthesis. *Plant physiology* 90 (2): 385-387.

- Sharkey, T.D. (1985). Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* 51: 53-105.
- Smith D.M., Roberts J.M. (2003). Hydraulic conductivities of competing root systems of *Grevillea robusta* and maize in agroforestry. *Plant and Soil* 251 (2):343-349.
- Socias F.X., Correia M.J., Chaves M.M., Medrano H. (1997). The role of abscisic acid and water relations in drought responses of subterranean clover. *Journal of Experimental Botany* 48: 1281-1288.
- Spann T. M., Beede R. H., Dejong T. M. (2008). Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing and non-bearing pistachio (*Pistacia vera*) trees. *Tree Physiology* 28: 207–213
- Sparks D., Davis J.T. (1974). Alternate bearing relates to carbohydrates. *Pecan Quarterly*. 8(4): 20-22, 24-28.
- Spiegelroy P., Saad S. (1997). Regeneration from salt tolerant callus in Citrus. *Advances in Horticultural Science* 11: 3-9.
- Takeda F., Ryugo K., Crane J.C. (1980). Translocation and Distribution of Photosynthates-C-14 in Bearing and Non-Bearing Pistachio Branches. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 105(5): 642-644.
- Tambussi E.A., Bort J., Araus J.L. (2007). Water use efficiency in C<sub>3</sub> cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology* 150, (3): 307–321.
- Tavallali V., Rahemi M., Maftoun M., Panahi B., Karimi S., Ramezani A., Vaezpour M. (2009). Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio. *Scientia Horticulturae* 123: 272-279.
- 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.
- Tcherkez G.G.B., Farquhar G.D., Andrews T.J. (2006). Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *PNAS Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America* 103(19): 7246-7251.

- Thiagarajan A., Lada R.R. (2007). Intrinsic changes in photosynthetic parameters of carrot leaves under increasing CO<sub>2</sub> concentrations and soil moisture regimes. *Photosynthetica* 45 (1): 43-50.
- 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. *American Society of Agronomy* . 68 (5): 706-708
- Tognetti R., D'Andria R., Morelli G., Alvino A. (2005). The effect of deficit irrigation on seasonal variations of plant water use in *Olea europaea* L. *Plant and Soil* 273:139-155.
- Torrecillas A., Alarcón J.J., Domingo R., Planes J. (1996). Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science* 118 (2): 135-143.
- Torres-Ruiz J.M., Sperry J.S., Fernández J.E. (2012). Improving xylem hydraulic conductivity measurements by correcting the error caused by passive water uptake. *Physiologia Plantarum* 146(2): 129-135.
- Tsuda M., Tyree M.T.(1997).Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants. U.S. Department of Agriculture – website
- Turner N.C. (1974). Stomatal Behavior and Water Status of Maize, Sorghum, and Tobacco under Field Conditions II. At Low Soil Water Potential. *Plant Physiology* 53 (3): 360-365.
- Turner N.C. (1974). Stomatal response to light and water under field conditions Mechanisms of regulation of plant growth. *Bull* 12: 423-432
- Turner N.C. (1979).Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. *Stress Physiology in Crop Plants*. Eds. H. Mussel.
- 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. *Australian Journal of Plant Physiology* 5(5) 597 – 608.
- Turner N.C., Long M.J. (1980). Errors Arising From Rapid Water Loss in the Measurement of Leaf Water Potential by the Pressure Chamber Technique. *Australian Journal of Plant Physiology* 7(5): 527 - 537.
- Tyree M.T., Jarvis P.G. (1982). Water in Tissues and Cells. *Physiological Plant Ecology II*. *Encyclopedia of Plant Physiology Volume 12 / B*, pp 35-77.

- Urban L., Alphonsout L. (2007). Girdling decreases photosynthetic electron fluxes and induces sustained photoprotection in mango leaves. *Tree Physiol.* 27:345–352.
- Ustin S.L., Jaquemoud S.E., Govaerts Y. (2001). Simulation of photon transport in a three-dimensional leaf: implications for photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24: 1095-1103.
- Valentini R., Epron D., De Angelis P., Matteucci G., Dreyer E. (1995). In situ estimation of net CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant, Cell and Environment* 18:631 -640
- Van Halsema G.E. (2003). Background paper on the dynamic evolution of actual crop transpiration. Development of the New Simple Dynamic Model. Issues for the FAO CWP Expert Meeting (26-28 Feb. 2003) No. 3.
- Vemmos S.N. (2010). Alternate bearing and the possible role of carbohydrates in bud abscission of pistachio (*Pistacia vera* L.) *Options Méditerranéennes, A* no. 94, – XIV GREMPA Meeting on Pistachios and Almonds
- Vemmos S.N., Pontikis C.A., Tolzamarioli A.P. (1994). Respiration rate and ethylene production in inflorescence buds of Pistachio in relation to alternate bearing. *Scientia Horticulturae.* 57: 165-172.
- Vernieri P., Ferrante A., Mugnai S., Paradossi A. (2006). Stress abiotici e bilancio ormonale nelle piante coltivate. *Italus Hortus* 13 (1): 19-31.
- Villalobos F.J, Orgaz F, Testi L., Fereres E. (2000). Measurement and modeling of evapotranspiration of olive (*Olea europaea* L.) orchards. *European Journal of Agronomy* 13 (2): 155–163
- Vitale L., Arena C., D'Ambrosio N., Virzo De Santo A. Influenza della luce e della temperatura sull'attività fotorespiratoria di *Phaseolus vulgaris* L.. Dipartimento di Biologia Vegetale, Università di Napoli Federico II.
- Vogelmann T.C., Nishio J.N., Smith, W.K. (1996). Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science* 1: 65-70.
- Von Caemmerer S. (2000) Biochemical models of leaf photosynthesis. *Techniques in Plant Sciences* n°2 ISBN 0-643-06379-X.



- Warrick A.W., Nielsen D.R. (1980). Spatial variability of soil physical properties in the field. D. Hillel (Ed.), Applications of Soil Physics, Academic Press, London (1980), pp. 319–344
- Weibel J., Chacko E.K., Downton W.J.S. e Ludders, P. (1994). Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. *Tree Physiol.* 14: 263-274.
- Weis E., Berry J. A., (1987). . Quantum efficiency of photosystem II in relation to “energy”-dependent quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. biophys. Acta* 894: 198-208.
- Westhoff M., Reuss R., Zimmermann D., Netzer Y., Gessner A., Gessner P., Zimmermann G., Wegner L.H., Bamberg L.H., Schwartz A., Zimmermann U. (2009). A non-invasive probe for online-monitoring of turgor pressure changes under field conditions. *Plant Biology* 11 (5): 701-712.
- Whitehouse, W.E. (1957). The pistachio nut - a new crop for Western United States. *Economic Botany.* 11: 281-321.
- Wilkinson S., Davies W.J. (1997). Xylem Sap pH Increase: A Drought Signal Received at the Apoplastic Face of the Guard Cell That Involves the Suppression of Saturable Abscisic Acid Uptake by the Epidermal Symplast. *Plant Physiology* 113 (2): 559-573
- Wolpert J.A. e Ferguson L. (1990). Inflorescence Bud Retention in Kerman Pistachio - Effects of Defruiting Date and Branch Size. *Hortscience.* 25(8): 919-921.
- Woodrow, I.E. (1994). Optimal acclimation of the photosynthetic system under enhanced CO<sub>2</sub>. *Photosynthesis Research* 39: 401-412.
- Wullschlegel S. D. (1993). Biochemical Limitations to Carbon Assimilation in C3 Plants—A Retrospective Analysis of the A/Ci Curves from 109 Species. *Journal of Experimental Botany* 44 (262): 907-920.
- Xiloyannis C. (1992b). Relazioni acqua-terreno-pianta, in *Frutticoltura generale*, Reda: 344-370.
- Xiloyannis C., Dichio B., Celano G. (1999). Defence strategies against water stress. *Acta Horticulturae* 474: 423-426.
- Xu L., Baldocchi D.D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology* 23: 865–877

- Xu Z.Z., Zhou G.S. (2006). Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism and lipid peroxidation of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Planta* 224( 5): 1080-1090
- Yu Q., Xu S., Wang J., Lee X., 2007. Influence of leaf water potential on diurnal changes in CO<sub>2</sub> and water vapour fluxes. *Boundary Layer Meteorol.*, 127:161-181.
- Yunusa I.A.M., Walker R.R., Loveys B.R., Blackmore D.H. (2000). Determination of transpiration in irrigated grapevines: comparison of the heat-pulse technique with gravimetric and micrometeorological methods. *Irrigation Science* 20 (1): 1-8 .
- Zimmermann D., Reuss R., Westhoff M., Geßner P., Bauer W., Bamberg E., Bentrup F.W., Zimmermann U. (2008). A novel, non-invasive, online-monitoring, versatile and easy plant-based probe for measuring leaf water status. *Journal of Experimental Botany* 59(11): 3157–3167.
- Zimmermann U., Råde H., Steudle E. (1969). Kontinuierliche Druckmessung in Pflanzenzellen. *Naturwissenschaften* 56, 634
- Zimmermann U., Ruger A.S., Shapira O., Westhoff M., Wegner L.H., Reuss R., Gessner P., Zimmermann G., Israeli Y., Zhou A., Shwartz A. Bamberg E., Zimmermann D. (2009). Effects of environmental parameters and irrigation on the turgor pressure of banana plants measured using the non invasive, online monitoring leaf patch clamp pressure probe. *Plant Biology* 12: 424-436.
- Zimmermann U., Rüge S., Shapira O. , M. Westhoff, Wegner L.H., Reuss R., Gessner P., Zimmermann G., Israeli Y., Zhou A., Schwartz A., Bamberg E., Zimmermann D. (2010). Effects of environmental parameters and irrigation on the turgor pressure of banana plants measured using the non-invasive, online monitoring leaf patch clamp pressure probe. *Plant Biology* 12 (3): 424–436.
- Zohary M. (1952). A monographical study of the genus *Pistacia*. *Palestine Journal Of Botany* 5:187-228.