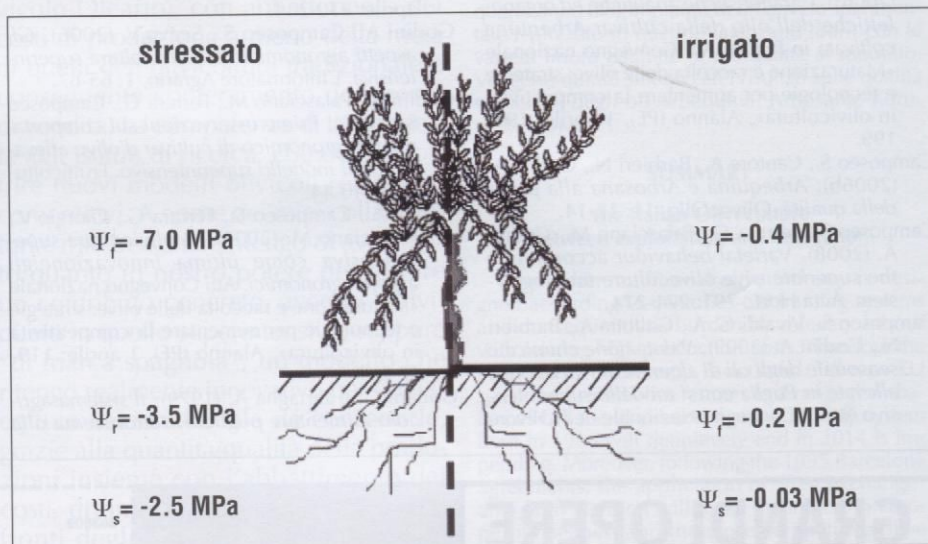


# Risposte fisiologiche e biochimiche alla coltivazione in carenza idrica

ADRIANO SOFO – BARTOLOMEO DICHIO – GIUSEPPE TATARANNI – CRISTOS XILOYANNIS  
 Dipartimento di Scienze culturali, forestali e dell'ambiente - Università della Basilicata (Potenza)

L'olivo è una delle specie più adatte a sopravvivere negli ambienti mediterranei caratterizzati da lunghi periodi siccitosi grazie ad una serie di meccanismi endogeni in grado di conferire elevata tolleranza nei confronti del deficit idrico. Ciò permette la produzione di assimilati ed il loro accumulo nei vari organi della pianta anche in condizioni irrigue non ottimali.

L'olivo (*Olea europaea* L.) ha la capacità di tollerare la carenza idrica mediante adattamenti anatomici, morfologici, fisiologici e biochimici. Questa specie è caratterizzata da un elevato grado di sclerofillia, foglie piccole, presenza di peli stellari, elevata densità stomatica, vasi xilematici piccoli e numerosi, elevata capacità dell'apparato radicale di esplorare velocemente il suolo a disposizione e, infine, da una crescita lenta della parte aerea rispetto all'apparato radicale (Dichio *et al.*, 2002). Inoltre, la capacità (quantità di acqua che i vari tessuti possono cedere dalle loro riserve al flusso traspirativo) è molto elevata, contribuendo quindi all'abbassamento del contenuto idrico e alla formazione di un elevato gradiente di potenziale tra le foglie e le radici (Xiloyannis *et al.*, 2004). Tale gradiente permette alla pianta di olivo di assorbire l'acqua anche quando il potenziale del suolo raggiunge valori di -2,5 MPa, cioè ben oltre il punto di appassimento di molte altre specie arboree da frutto, che avviene a potenziali di circa -1,5 MPa.



▲ Fig. 1 - Schema del gradiente di potenziale idrico fogliare (Ψ<sub>f</sub>), delle radici (Ψ<sub>r</sub>) e del suolo (Ψ<sub>s</sub>) in una pianta di olivo ben irrigata (destra) e sottoposta ad un alto livello di stress idrico (sinistra). L'elevato gradiente che si instaura tra foglie e radici permette alla pianta di estrarre quantitativi di acqua dal suolo che altre specie arboree da frutto non riescono ad utilizzare.

## Risposte fisiologiche e biochimiche alla carenza idrica

In tutte le piante coltivate, la carenza idrica comporta una riduzione del potenziale idrico dei vari tessuti, della traspirazione e dell'attività fotosintetica. Nel caso dell'olivo, in corrispondenza del consumo dell'acqua "facilmente" utilizzabile dalla pianta, si nota un abbassamento del potenziale idrico fogliare rilevato all'alba (Ψ<sub>w</sub>) da -0,5 a -0,9 MPa ed una riduzione della traspirazione e dell'attività fotosintetica rispettivamente del 70 e 40% (Xiloyannis *et al.*, 2004). Con la progressiva diminuzione del contenuto idrico del suolo, si riducono sia la traspirazione, sia la fotosintesi, ma la caratteristica importante di questa specie è la sua capacità di continuare ad estrarre acqua dal suolo anche quando il potenziale idrico scende al di sotto del punto di appassimento (-1,5 MPa). Infatti, l'olivo

riesce a mantenere una certa attività traspiratoria e fotosintetica (rispettivamente del 10 e 20%) in corrispondenza di valori di potenziale idrico fogliare, rilevato all'alba, di -6,0 MPa e di potenziali del suolo intorno a -2,5 MPa (Xiloyannis *et al.*, 2004).

Tale gradiente permette all'olivo di sopportare lunghi periodi di siccità, in particolare nei terreni con buona capacità di immagazzinamento idrico (Fig. 1). Se si considera un volume di terreno esplorato dalle radici pari a 15.000 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, in un suolo caratterizzato da una capacità idrica di campo del 40% in volume l'acqua contenuta tra la capacità idrica di campo ed il punto di appassimento di -2,5 MPa è maggiore di circa 570 m<sup>3</sup> rispetto a quella contenuta tra la capacità idrica di campo e -1,5 MPa (punto di appassimento della maggior parte delle specie arboree da frutto). Questa quantità di acqua è sufficiente a mantenere un minimo di attività fotosin-

TAB. 1 - CONTRIBUTO DEGLI OSMOLITI SUL POTENZIALE OSMOTICO A PIENO TURGORE ( $\psi_{100}$ ) IN FOGLIE E RADICI DI OLIVO BEN IRRIGATE E SOTTOPOSTE A 15 GIORNI DI STRESS IDRICO ( $\psi_w = -6.0$  MPA)

	(MPa)			
	Foglie		Radici	
	Irrigato	Stressato	Irrigato	Stressato
Mannitolo	-0,41	-0,57	-0,23	-0,55
Glucosio	-0,45	-0,28	-0,23	-0,30
Altri zuccheri	-0,11	-0,11	-0,09	-0,13
Acidi organici	-0,21	-0,15	-0,22	-0,30
Acidi inorganici	-0,13	-0,13	-0,16	-0,27
$\psi_{100}$	-2,61	-3,29	-1,26	-2,95

TAB. 2 - LA LENTA CRESCITA DELL'AREA FOGLIARE E LA RAPIDA ESPLOREZIONE DEL VOLUME DI SUOLO DA PARTE DELLE RADICI PERMETTONO ALLA PIANTE DI OLIVO DI AVERE A DISPOSIZIONE DELLA SUPERFICIE FOGLIARE MOLTA PIÙ ACQUA RISPETTO AD ALTRE SPECIE ARBOREE

Specie/Anni	Riserva idrica del suolo esplorato dalle radici (litri pianta <sup>-1</sup> )				Riserva idrica del suolo esplorato dalle radici per area fogliare (litri m <sup>-2</sup> )			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Pesco cv Vega/Missour (4,5 x 1,25 m)	138	383	407	407	36	33	25	25
Actinidia cv. Hayward (4,5 x 3 m)	13	72	147	154	8	8	9	9
Olivo cv. Coratina (6 x 3 m)	160	910	2710	3950	263	481	443	571

TAB. 3 - CRESCITA DELLA PARTE AEREA E RADICALE IN PIANTE DI OLIVO IRRIGATE E NON IRRIGATE IN UN TERRENO CON ELEVATA CAPACITÀ DI IMMAGAZZINAMENTO IDRICO IN AMBIENTE SEMIARIDO (CV. CORATINA, 6 X 3 M)

	Irrigazione	Anno dall'impianto			
		I	II	III	IV
Area fogliare (m <sup>2</sup> pianta <sup>-1</sup> )	Si	0,6	1,9	6,1	28,2
	No	-	1,2	3,8	14,9
Volume esplorato dalle radici (m <sup>3</sup> pianta <sup>-1</sup> )	Si	0,5	2,9	8,6	16,8
	No	-	2,3	5,1	13,4
Peso secco radici per area fogliare (mg cm <sup>-1</sup> )	Si	15,2	16,3	11,8	50,1
	No	-	27,4	20,1	60,2
Riserva idrica del terreno esplorato dalle radici per area fogliare (litri m <sup>-2</sup> foglie)	Si	263	481	443	188
	No	-	659	486	284

tetica e traspirativa (10-15% circa) per un periodo di circa 100 giorni, fino all'arrivo delle piogge autunnali.

In condizioni di carenza idrica, le foglie di olivo possono cedere alla traspirazione circa il 60% dell'acqua contenuta nei propri tessuti mentre, per esempio, le foglie dell'actinidia, nonostante presentino valori più elevati di contenuto idrico (espresso come % sul peso fresco), cedono al flusso traspirativo soltanto il 9% delle proprie riserve (Nuzzo et al., 1997).

Durante i periodi di carenza idrica, nelle cellule di foglie e radici di olivo si verifica la produzione di alcuni

## INGROSSAMENTO FRUTTO E MAGGIOR QUALITÀ

### NEW MEXICO ENERGY

Dall'Estremo Oriente e dal Sud degli Stati Uniti Una formula che migliora la produzione



fruits and plants

#### AMMENDANTE

contiene estratto di Dahurian Larch

ed estratti umici derivati da Menefee Humate



Sostanza organica sul tal quale .....1,3%  
Sostanza organica sulla sostanza secca .....60%  
Sostanza organica umificata in percentuale sulla sostanza organica .....82%  
Azoto (N) organico sulla sostanza secca .....0,8%

Gli estratti umici vengono ottenuti attraverso temperature elevate

FAVORISCE L'ALLEGAGIONE E MIGLIORA LA CRESCITA DEI FRUTTI

AUMENTA LA RESISTENZA AGLI STRESS IDRICI E AGLI SBALZI TERMICI

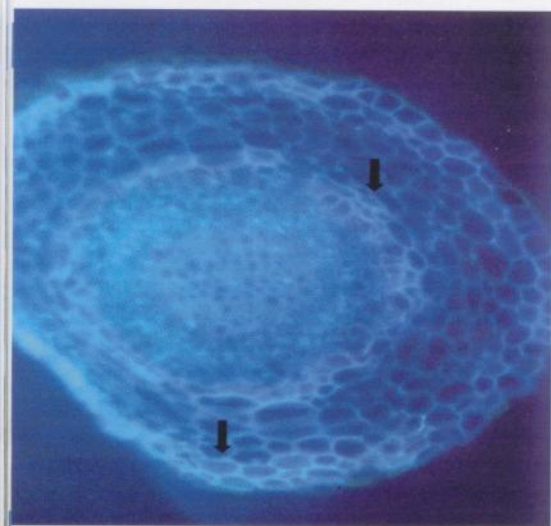
AUMENTA LA PRODUTTIVITÀ E LA QUALITÀ DELLE COLTURE

L'ESTRATTO DAL LARICE CONTENUTO NEL PRODOTTO RINFORZA LE DIFESE NATURALI E AUMENTA LA CAPACITÀ DELLE COLTURE AD AFFRONTARE LE PIÙ SVARIATE PATOLOGIE



AGRITALIA

AGRITALIA di G.E.  
Sede Legale: 46020 Villa Saviole (MN) - Via P. Togliatti, 15  
Sede amministrativa: 46010 S. Martino d'Argine  
Via I Maggio, 46/a - Tel. 0376 920626 Fax 0376 920917  
info@agritaliadige.eu - www.agritaliadige.eu



▲ Fig. 2 - Sezione di radice di olivo in cui si osserva la fluorescenza emessa dalla suberina deposta negli strati cellulari esodermico ed endodermico.



▲ Fig. 3 - Primordio radicale in olivo durante la fase di recupero idrico.

composti chimici in grado di provocare spostamenti di acqua per osmosi dagli spazi presenti tra le cellule (apoplasto) a quelli intracellulari (simplast). Tali composti, chiamati osmoliti, comprendono aminoacidi, come la prolina, e alcuni zuccheri (Dichio *et al.*, 2009). Essi sono presenti normalmente a bassi livelli nelle cellule di olivo, ma la loro sintesi ne determina un aumento di concentrazione, causando il cosiddetto aggiustamento osmotico attivo. In particolare, il mannitolo è un carboidrato con un ruolo molto importante, in quanto funziona da osmolita. In piante fortemente stressate, la concentrazione cellulare di mannitolo aumenta del 97% rispet-

to alle corrispondenti piante poste a controllo, e ciò causa, insieme al contributo del glucosio, una forte riduzione del potenziale osmotico a pieno turgore (Tab. 1). Anche la concentrazione di prolina mostra un incremento di circa tre volte nelle foglie di piante stressate, dove raggiunge un valore di  $1,59 \mu\text{mol mg}^{-1}$  PS, ed in minor misura nelle radici, causando un ulteriore abbassamento del potenziale osmotico intracellulare.

Oltre all'aggiustamento osmotico attivo, l'olivo mette in atto un meccanismo di aggiustamento osmotico passivo, cioè la concentrazione delle molecole biologiche già presenti all'interno delle cellule dovuta alla perdita di acqua cellulare. Nell'olivo, questo meccanismo contribuisce alla diminuzione del potenziale osmotico in maniera ancora maggiore rispetto all'aggiustamento osmotico attivo. Le piante di olivo sottoposte a deficit idrico severo mostrano una gamma di valori di aggiustamento osmotico totale tra 2,42 Mpa alle ore 05:00 e 3,82 MPa alle ore 17:00; ciò permette alle foglie di raggiungere valori di potenziale idrico di circa -7,0 MPa e ai tessuti di controllare la perdita di acqua durante la disidratazione della pianta. Inoltre, l'aggiustamento osmotico contribuisce a mantenere il turgore cellulare necessario per garantire lo svolgimento di tutti i processi fisiologici. Il punto di perdita di turgore dell'olivo (-3,5 MPa) è infatti più basso di quello di altre specie arboree (Dichio *et al.*, 2009).

Un altro fattore importante coinvolto nella resistenza alle condizioni di carenza idrica è l'incremento del modulo di elasticità dovuto all'attivazione di processi metabolici per la produzione di sostanze che provocano l'ispessimento delle pareti cellulari, incrementando in questo modo la rigidità dei tessuti. I valori del massimo modulo di elasticità ( $\epsilon$ ), calcolati a potenziali idrici vicini a quelli di pieno turgore, variano da 11,6 MPa nelle foglie di piante di controllo a 18,6 MPa in piante sottoposte a carenza idrica. Considerando che, a parità di volume, maggiore è la rigidità della parete cellulare e maggiore è la diminuzione di potenziale idrico, questa risposta fisiologica della pianta favorisce la tolleranza alla carenza idrica mediante il controllo stomatico della traspirazione ed è vantaggiosa in condizioni di scarsa disponibilità idrica.

L'abbassamento dei valori di potenziali osmotici causato dall'aggiusta-

mento osmotico (attivo e passivo) e la rigidità delle pareti cellulari determinano un elevato gradiente di potenziali idrici tra foglie, radici e suolo, il che facilita l'estrazione di acqua dal terreno. A titolo di esempio, in piante che presentano un potenziale idrico fogliare all'alba di -6,0 MPa si ha un gradiente con valori potenziale di -6,5 MPa nelle foglie e nei germogli, -3,5 MPa nelle radici e -2,5 MPa nel suolo (Xiloyannis *et al.*, 2004).

La conducibilità dell'apparato radicale si riduce con lo stress idrico. Nel breve periodo la pianta risponde allo stress regolando attività ed espressione dei canali ionici e quelli per l'acqua, tra cui le aquaporine; quando le condizioni avverse continuano assume invece un ruolo fondamentale il processo di suberificazione, che evita la disidratazione delle radici. L'analisi microscopica e di immagine ha permesso di evidenziare l'aumento dei processi di suberificazione delle pareti a livello di eso- ed endoderma (Fig. 2). In queste condizioni il recupero dell'attività è preceduto dall'emergenza di primordi in grado di rompere le barriere costituite (Fig. 3; Tataranni, 2009).

Contemporaneamente a queste risposte fisiologiche, le cellule delle foglie e delle radici di olivo reagiscono alla carenza idrica aumentando l'attività di alcuni enzimi antiossidanti (superossido dismutasi, SOD; catalasi, CAT; ascorbato perossidasi, APX; guaiacolo perossidasi, GPX), i quali sono in grado di eliminare i radicali liberi e altre specie ossidanti, nel loro insieme chiamate specie attivate dell'ossigeno (AOS), prodotte in maggior misura nei periodi di stress biotici ed abiotici, tra cui la siccità (Sofa *et al.*, 2004). Ciò permette di limitare i danni alle cellule causati dalle AOS ed, in particolare, quelli all'apparato fotosintetico, e quindi di mantenere una certa efficienza fotosintetica anche a forti livelli di carenza idrica (Xiloyannis *et al.*, 2004). In particolare, durante periodi di carenza idrica severa si verifica nelle foglie un aumento di tre volte dell'attività della APX e della CAT, che raggiungono valori rispettivamente di  $13,77 \pm 0,55$  unità  $\text{mg}^{-1}$  PS e di  $11,78 \pm 0,18$  unità  $\text{mg}^{-1}$  PS, ed un marcato aumento di attività di SOD e GPX sia nelle foglie che nelle radici. Inoltre, l'attività GPX risulta essere correlata con una certa attività IAA ossidasi, che potrebbe essere coinvolta nella biosintesi di lignina nelle pareti cellulari, e quindi anche con la regolazione

della rigidità e dell'elasticità dei tessuti. Infine, l'attività di un altro enzima, la polifenolo ossidasi (PPO), che regola lo "stato redox" dei composti fenolici e ha anche proprietà proteolitica, diminuisce significativamente in tutti i tessuti durante periodi di carenza idrica. La regolazione dell'attività della PPO potrebbe essere fondamentale per l'attivazione dei fenoli, composti antiossidanti ad azione non enzimatica durante periodi di scarsità idrica, e quindi per il potenziamento delle difese antiossidanti di questa specie.

I danni derivanti dallo stress ossidativo che insorge in seguito al deficit idrico sono testimoniati dalla comparsa di una molecola indicatrice del deficit idrico, la malondialdeide, ed dal parallelo aumento dell'attività della lipossigenasi (LOX), che raggiunge valori molto alti nelle foglie. Questi eventi testimoniano l'ossidazione ad opera della LOX dei grassi che compongono le membrane cellulari, le quali perdono la loro capacità di trattenerne le sostanze presenti all'interno delle cellule. Quando i danni colpiscono i cloroplasti delle foglie di olivo, si verifica il processo di fotoinibizione e fotossidazione, cioè l'inattivazione dei complessi fotosintetici e l'ossidazione dei pigmenti fotosintetici. In particolare, nell'olivo è il complesso del fotosistema II ad essere facile bersaglio della fotoinibizione durante la carenza idrica. L'inattivazione dell'attività fotosintetica è inoltre accompagnata da variazioni della fluorescenza della clorofilla: la resa massima in fluorescenza (*Fp*) e il rapporto *Fv/Fp* misurati a mezzogiorno sono infatti minori nelle piante stressate che in quelle di controllo. Nelle piante in condizioni di carenza idrica il recupero giornaliero dei danni causati dalla fotoinibizione e dalla fotoossidazione non è completo, per cui il rapporto *Fv/Fp* e l'attività fotosintetica diminuiscono progressivamente durante il periodo di stress (Angelopoulos *et al.*, 1996; Sofo *et al.*, 2009).

Dopo il danno al sistema fotosintetico dovuto a deficit idrici severi, l'olivo mostra una capacità di recupero dello stato idrico molto elevata (5 giorni) rispetto ad altre specie arboree da frutto, anche se il ripristino della funzionalità fotosintetica e della traspirazione risulta essere più lento (Angelopoulos *et al.*, 1996). Questo è probabilmente dovuto al fatto che questa specie ha un sistema antiossidante efficiente e modulabile e, probabilmente,

una capacità elevata di sintetizzare ex novo le proteine che vengono degradate dai processi ossidativi.

### Effetti della carenza idrica sullo sviluppo radicale e sul rapporto radici/foglie

La conoscenza dell'evoluzione negli anni del volume di terreno esplorato dalle radici, della densità e della conformazione dell'apparato radicale, facilita la scelta del metodo e della tecnica irrigua. Inoltre, queste conoscenze sono importanti al fine di utilizzare razionalmente l'acqua ed i concimi, e per controllare l'entrata in stress delle piante. Dal volume di terreno esplorato dalle radici dipendono sia la riserva idrica utile, sia che quella facilmente utilizzabile dalle piante. La densità radicale è un parametro importante per poter definire l'efficienza dell'apparato assorbente nei riguardi della utilizzazione sia dell'acqua che degli elementi minerali contenuti nel volume di terreno interessato dalle radici. Dalla densità radicale dipende la resistenza che incontra l'acqua nel suolo e, di conseguenza, il gradiente di potenziale idrico e di concentrazione dei vari elementi minerali che si forma nello spazio che intercorre tra le radici. La densità radicale è normalmente sempre espressa come peso secco oppure come lunghezza delle radici per unità di volume; espressioni utili per il confronto tra le specie, ma non precise per la definizione della capacità di assorbimento idrico e minerale. Per tale aspetto è necessario conoscere la superficie delle radici a contatto con il terreno e l'efficienza di assorbimento in relazione alla loro età.

Nell'olivo, il rapporto riserva idrica/area fogliare è notevolmente più elevato rispetto ad altre specie arboree da frutto (Tab. 2). Tale comportamento è dovuto ad un più lento ritmo di crescita dell'area fogliare e alla più rapida esplorazione del volume di suolo dalle radici (Palese *et al.*, 2000; Dichio *et al.*, 2002); in condizioni di scarse disponibilità idriche la crescita vegetativa è il primo processo che viene rallentato. In prove effettuate in pieno campo, per più anni, nelle piante irrigate è stata rilevata una maggiore crescita dell'area fogliare (circa 90%) rispetto alle piante non irrigate, mentre per le radici le differenze sono state meno marcate. La carenza idrica, inoltre, limita il volume di suolo esplorato dalle radici di olivo, ma tale riduzione non comporta nessuna riduzione della disponibilità idrica per unità di superficie fogliare. Infatti, le piante non ir-

rigate, con l'entrata in deficit idrico, modificano la ripartizione della sostanza secca a favore delle radici, migliorando il rapporto radici/foglie e la disponibilità idrica per unità di superficie fogliare (Tab. 3) (Palese *et al.*, 2000).

In olivo, l'accumulo radicale di sostanze antiossidanti e di osmoliti (Sofo *et al.*, 2004) testimoniano l'importante funzione svolta dalle radici non solo durante la carenza idrica, ma anche durante il successivo recupero. È infatti questa la situazione normalmente presente in pieno campo, dove le piante di olivo non devono solo tollerare lo stress idrico, ma soprattutto presentare un alto grado di resilienza e una pronta capacità di recupero nei suoi confronti. Il lento ripristino della funzionalità fotosintetica e traspirativa dell'olivo durante il recupero idrico (Angelopoulos *et al.*, 1996) è probabilmente dovuto sia a modifiche morfo-anatomiche delle radici avvenute durante lo stress (aumento della suberificazione e necrosi della radici fini), sia a segnali ormonali che partono da esse (auxine ed acido abscissico) e che inibiscono l'apertura degli stomi. In olivo, il ruolo delle radici è quindi fondamentale non solo in termini di tolleranza alla carenza idrica, ma soprattutto in termini di adattamento a periodi di stress ciclici e prolungati, tipici di climi semi-aridi mediterranei.

### RIASSUNTO

L'olivo (*Olea europaea* L.) è una delle specie adatte a sopravvivere negli ambienti mediterranei, caratterizzati da lunghi periodi di carenza idrica, alte temperature e intenso irraggiamento. Mostra un alto grado di tolleranza nei confronti dei deficit idrico grazie ad una vasta gamma di meccanismi fisiologici e biochimici acquisiti. Durante periodi di stress, nelle piante di olivo diminuisce il contenuto idrico ed il potenziale idrico dei tessuti e radici; si stabilisce un elevato gradiente di potenziale tra foglie e radici; inoltre, si arresta la crescita della chioma, ma continuano l'attività fotosintetica e la traspirazione. Ciò permette la produzione di assimilati ed il loro accumulo nei vari organi della pianta, in particolare nell'apparato radicale, il rapporto tra radici e foglie aumenta rispetto a quello delle piante in condizioni idriche ottimali. L'aggiustamento osmotico in olivo svolge un ruolo importante nel mantenimento del turgore cellulare, influenzando sulle attività metaboliche che dipendono da esso. I carboidrati, soprattutto il mannitolo ed il glucosio, ma anche gli acidi organici, quali il citrico ed il malico, contribuiscono all'aggiustamento osmotico nelle foglie. L'aggiustamento osmotico osservato nell'apparato radicale permette di mantenere il turgore cellulare ed evita o ritarda la separazione delle radici dalle particelle di suolo. L'accumulo di prolina in foglie e radici indica che questo amminoacido possa avere un ruolo nei meccanismi di aggiustamento osmotico. Anche i canali ionici e quelli per l'acqua, tra cui le aquaporine, possono regolare le risposte della pianta agli stress, nel breve periodo; quando le condizioni avverse continuano, assume invece un ruolo fondamentale il processo di suberificazione, che evita la disidratazione delle radici. In queste condizioni il recupero dell'attività è preceduto dall'emergenza di primordi. In piante sottoposte a

stress idrico severo, si verificano processi di fotossidazione e di fotoinibizione del fotosistema II. L'aumento del livello di malondialdeide e della attività della lipossigenasi, due marcatori del danno ossidativo correlato alla carenza idrica, suggerisce inoltre che durante periodi di stress idrico si verifichi la perossidazione dei lipidi di membrana, sia nelle cellule delle foglie che in quelle delle radici. In olivo, infine, le attività di alcuni enzimi antiossidanti, implicati nella disattivazione dei radicali liberi, aumentano durante lo stress. Per una migliore protezione contro lo stress ossidativo sembra così necessaria l'intensa attività di questi enzimi.

#### SUMMARY

#### PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL RESPONSES OF OLIVE TREE UNDER DROUGHT STRESS

Olive trees (*Olea europaea* L.) are commonly grown in the Mediterranean basin and are able to tolerate severe and prolonged drought under environmental conditions characterized by high temperatures and high irradiance levels. This species is able to tolerate drought stress by a broad range of physiological and biochemical mechanisms. Olive trees lower the water content and water potentials of their tissues, establishing a high potential gradient between leaves and roots. In drought conditions olive plants stop canopy growth but not photosynthetic activity and transpiration. This allows continued the production of assimilates as well as their accumulation in the various plant organs, in particular in the root system, creating a higher root/leaf ratio compared to well-watered plants. Active and passive osmotic adjustment play an important role in maintaining cell turgor and leaf activities which depend on it. Sugars, especially mannitol and glucose, play a major part in the osmotic adjustment of leaves. Organic acids,

such as citric and malic, also have an important role in active osmotic adjustment. In addition, the osmotic adjustment observed in the root system allows maintenance of cell turgor, avoiding or delaying the separation of roots from soil particles. The accumulation of proline in leaves and roots indicates a possible role of this amino acid in osmotic adjustment. Moreover, plant can respond to short period stress by regulating its water channels, aquaporins; but, when the adverse conditions prolong, it is the root suberification to avoid dehydration. Root activity recovery is granted by emergence of primordia. In trees subjected to severe drought the non-stomatal component of photosynthesis is affected and likely a light-dependent inactivation of the photosystem II occurs. The increase of malondialdehyde content and lipooxygenase activity, two markers of oxidative damage related to drought stress, suggest that water deficit is associated with lipid peroxidation mechanisms at cellular level both in leaves and roots. Finally, in olive trees, the activities of some antioxidant enzymes, such as superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase, involved in the scavenging of activated oxygen species and in other biochemical pathways, increase during a period of drought. So high activities of some antioxidant enzymes are required for a better protection against oxidative stress. In this review, we show some studies carried out by our research group aimed to have a more complete picture of the response of olive plants subjected to drought and to better explain their high degree of tolerance to this specific abiotic stress.

#### BIBLIOGRAFIA

Angelopoulos K., Dichio B., Xiloyannis C., 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and

rewatering. *Journal of Experimental Botany* 47 (301): 1093-1100.

Dichio B., Romano M., Nuzzo V., Xiloyannis C., 2002. Soil water availability and relationship between canopy and roots in young olive trees (cv Coratina). *Acta Horticulturae* 586: 255-258.

Dichio B., Margiotta G., Xiloyannis C., Bufo SA, Sofo A., Cataldi RI, 2009. Changes in osmolyte levels and water status in leaves and roots of olive plants (*Olea europaea* L.) subjected to water deficit. *Trees-Structure and Function* 23: 247-256.

Nuzzo V., Dichio B., Xiloyannis C., Piccotino D., Massai R., 1997. Contribution to transpiration of different tissues of kiwifruit vines from their water reserves. *Acta Horticulturae* 444: 329-334.

Palese, A.M., Nuzzo, V., Dichio, B., Celano, G., Romano, M., Xiloyannis, C., 2000. The influence of soil water content on root density in young olive trees. *Acta Horticulturae* 537: 329-336.

Sofa A., Dichio B., Xiloyannis C., Masia A., 2004. Lipooxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive tree in response to drought stress. *Physiologia Plantarum* 121 (1): 58-65.

Sofa A., Dichio B., Montanaro G., Xiloyannis C., 2009. Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering. *Agricultural Water Management* 96: 1201-1206.

Tataranni G., 2009. Water uptake and transport in olive tree under stress conditions. Tesi di dottorato internazionale, Università degli Studi della Basilicata, Italy.

Xiloyannis, C., Gucci, R., Dichio, B., 2004. Irrigazione. In: Fiorino, P. (Ed.), *Olea: Trattato di Olivicoltura*. Il Sole 24 ORE Edagricole S.r.l., Bologna, Italy, pp. 365-389.

## MANUALI

GIANCARLO BOUNOUS

### Piccoli frutti

Mirtilli, lamponi, more, ribes, uvaspina: come coltivarli, raccogliarli e utilizzarli

Il libro fornisce un quadro aggiornatissimo del variegato mondo dei piccoli frutti. Alla descrizione botanica delle varie specie, da quelle più comuni a quelle meno diffuse, si abbinano esaurienti informazioni di carattere tecnico-agronomico trattate con rigore scientifico ma anche approccio divulgativo. Alla ricca rassegna delle cultivar più diffuse, si affianca la descrizione dei pregi e delle virtù dei piccoli frutti nell'alimentazione.

Codice: 5270 • Formato: 17 x 24 • Pagine: X + 394  
Prezzo € 27,00 anziché € 32,00

edagricole

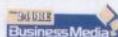
Sconto del 15% a tutti gli abbonati



603309

#### BUONO D'ORDINE

Sì, desidero acquistare il volume



Abbonati  **PICCOLI FRUTTI** (cod. 5270) Prezzo € 32,00 Prezzo € 27,00

Totale ordine € \_\_\_\_\_ (spedizione a mezzo pacco postale)

Cognome e Nome \_\_\_\_\_

Via \_\_\_\_\_ N° \_\_\_\_\_

Cap \_\_\_\_\_ Città \_\_\_\_\_ Prov. \_\_\_\_\_

Telefono \_\_\_\_\_ E-mail \_\_\_\_\_

La compilazione della cedola dà diritto di ricevere offerte di prodotti e servizi delle società del Gruppo Il Sole 24 ORE. Se non desidera riceverle bari la seguente casella  Informativa ex D.LGS. n. 196/03 (Tutela della Privacy). Il Sole 24 ORE Business Media S.r.l. - Via G. Patecchio 2, 20141 Milano - Titolare del trattamento, raccoglie presso di Lei e tratta, con modalità connesse ai fini, dati personali il cui conferimento è facoltativo ma serve per finalità statistiche e, se lo desidera, per l'invio della newsletter e per aggiornarla su iniziative ed offerte della società del Gruppo di Suo interesse. Responsabile del trattamento è il Direttore Operativo presso il quale, all'indirizzo di cui sopra, risulta disponibile l'elenco completo ed aggiornato di tutti i Responsabili del trattamento. Può esercitare i diritti dell'art. 7 D.LGS. n. 196/03 (accesso, correzione, cancellazione, ecc.) rivolgendosi al sopraindicato Responsabile. I Suoi dati potranno essere trattati da incaricati preposti alla gestione dei questionari, al marketing e potranno essere comunicati alle società del Gruppo Il Sole 24 ORE per il perseguimento delle medesime finalità della raccolta e a società esterne per l'invio di materiale promozionale.

#### MODALITÀ DI PAGAMENTO

- Versamento su conto corrente postale n° 87731675
- Allego a questo coupon l'importo scontato in assegno bancario oppure assegno circolare intestato a Il Sole 24 ORE Business Media S.r.l.
- Pagherò contrassegno al postino l'importo dei libri ordinati + € 4,40 (per spese postali)
- Vi autorizzo ad addebitare l'importo dei libri ordinati sulla carta di credito (esclusa carta Electron)

N. \_\_\_\_\_

Data di scadenza [ ] / [ ] / [ ]

Titolare carta \_\_\_\_\_

Data [ ] / [ ] / [ ] Firma Titolare \_\_\_\_\_

#### COME ORDINARE

Attenzione: se effettua l'ordine tramite fax non invii l'originale per posta  
Per ordini cumulativi: Tel. 051 6575834

#### PER POSTA

Compili il buono d'ordine e lo spedisca in busta chiusa a:  
Il Sole 24 ORE Business Media S.r.l.  
Casella Postale 397 - Ufficio Postale Bologna Centro - 40100 BOLOGNA  
VIA FAX al n. 051 6575834  
(allegando fotocopia dell'eventuale ricevuta del bollettino di c/c postale)

Il volume è disponibile anche sul sito [www.edagricole.it](http://www.edagricole.it)