

Funzionalità fogliare ed efficienza della chioma in *Vitis vinifera* L.

Stefano Poni^{1*}, Alberto Palliotti², Giovanni Mattii³, Rosario Di Lorenzo⁴

¹ Istituto di Frutti-Viticultura, Università Cattolica del Sacro Cuore, via Emilia Parmense 84, 29100 Piacenza.

² Dipartimento di Scienze Agrarie ed Ambientali, (Sez. Arboricoltura e Protezione delle Piante), Università di Perugia, Borgo XX Giugno 74, Perugia.

³ Dipartimento di Ortoflorofrutticoltura, Università di Firenze, viale delle Idee 30, 50019 Sesto Fiorentino (FI).

⁴ Dipartimento di Colture Arboree, Università di Palermo, viale delle Scienze, 90128 Palermo

Ricevuto: 2 giugno 2007; accettato: 26 luglio 2007

Leaf function and canopy efficiency in *Vitis vinifera* L.

Abstract. The review paper initially revisits current knowledge about single leaf function, namely photosynthesis, as mostly related to environmental factors including multiple summer stresses. Emphasis is placed on the response that different genotypes show under light and thermal stress with or without a combination of water shortage in the soil. Then it tackles the challenging issue of extrapolating single-leaf readings to the whole canopy level with special reference to both methodological and physiological implications. This part deals with “data types” which are delivered from whole-canopy gas exchange systems and emphasises the usefulness of such approach, for example, for characterizing canopy gas exchange in response to summer pruning. Moreover, other examples show how useful a whole-canopy approach can be if the research goal is monitoring diurnal or seasonal variation of light interception, photosynthesis and water use, or when the goal is to assess the degree of precision of models for carbon balance. Yet, some of the case studies discussed here explain why conclusions driven from single-leaf based surveys in some instances diverge from those derived from a whole-canopy approach.

Overall, this review paper does not indeed disqualify the single-leaf approach (especially if performed under a methodology suitable to the objectives) and, on the other hand, acknowledges some inherent limitations of the whole-canopy approach (i.e. limited number of replicates allowed, lack of marketed systems). Yet, the melting point seems to be that conducting both single-leaf and whole canopy measurements on the same experimental plot brings an added value to research and, for example, can be reliably used as a tool to judge efficiency of different training systems.

Key words: photosynthesis, transpiration rate, assimilate partitioning, summer pruning, training systems, chlorophyll fluorescence, photo-inhibition.

Introduzione

La vite, grazie a rami lunghi e flessibili che si prestano a facili manipolazioni e posizionamenti, può essere allevata secondo molteplici forme geometriche (Eynard e Dalmasso, 1990). Pertanto, per questa specie arborea, lo studio delle caratteristiche strutturali e funzionali della chioma riveste, forse più di altre, un'importanza strategica. È possibile infatti avere chiome che, pur avendo la stessa quantità totale di superficie fogliare, differiscono profondamente in termini di “efficienza” in funzione della tipologia e della distribuzione spaziale e demografica della popolazione di foglie che la compongono (Di Lorenzo *et al.*, 1992).

Gli anni '80 hanno segnato le messa in commercio di agili strumenti portatili per la misura, anche in campo, dei tassi di fotosintesi di porzioni di singole foglie (Long *et al.*, 1996). L'affidabilità di tali strumenti, legata soprattutto alla rapidità di raggiungimento di una fase di equilibrio (*steady-state*) e, di riflesso, alla possibilità di produrre molte misure in tempi assai ragionevoli, ha consentito in questi ultimi lustri notevoli progressi nella conoscenza non solo di aspetti di fisiologia di base, ma anche in rapporto ad effetti, singoli o di interazione, che variabili pedo-climatiche e colturali esercitano sulla produttività delle piante ed in relazione a meccanismi di adattamento agli stress ambientali e biotici.

Peraltro, il limite intrinseco di tale tipo di strumentazione risiede soprattutto nella “dimensione” del campione misurabile che, anche nei modelli commerciali più recenti e sofisticati, non supera i pochi centi-

*stefano.poni@unicatt.it

metri quadrati di lamina fogliare. Pertanto, i dati “puntiformi”, assai difficilmente possono essere “estesi” alla chioma in *toto* per poterne descriverne il comportamento e la funzionalità. Ricordiamo, in proposito, che una chioma di vite di media vigoria sviluppa fino a 7-8 m² di superficie fogliare per metro di filare e che, soprattutto, l’interazione “fisica” tra le foglie che la compongono innesca una variabilità di condizioni termico-luminose e fisiologiche che un campionamento puntiforme, anche di ampie dimensioni, potrebbe non rappresentare efficacemente.

Una risposta a questo tipo di problematica metodologica si è avuta nel corso degli anni ‘90 quando diversi gruppi di ricerca (Corelli e Magnanini, 1993, Poni *et al.*, 1997, Buwalda *et al.*, 1992, Katerjii *et al.*, 1994, Wunsche e Palmer, 1997), riprendendo esperienze pregresse più datate, hanno messo a punto sistemi di scambio gassoso in grado di inglobare la chioma intera e di monitorare, spesso in modo continuo e totalmente automatizzato, i tassi di scambio di CO₂ e di H₂O della parte epigea. Questo approccio, pur aprendo altre problematiche, non ultima quella della perturbazione microclimatica nell’intorno della chioma causata dalla presenza di un involucro plastico, offre però l’inevitabile vantaggio di “integrare” in un’unica lettura gli effetti dovuti alle interazioni tra le foglie componenti la chioma stessa.

In questo lavoro rivisiteremo, sotto il profilo metodologico e funzionale, e con particolare riferimento alla fotosintesi della vite, il passaggio di scala da rilievi puntiformi a rilievi su chioma intera. L’obiettivo ultimo è quello di chiarire in che misura e con quali modalità questi due diversi approcci possono condurre ad acquisire informazioni di fisiologia di base che sono poi essenziali per valutare meccanismi adattativi di diversi vitigni a stress biotici e abiotici nonché ad orientare scelte di specifiche operazioni colturali, in primis quelle relative alle pratiche di potatura verde.

Fotosintesi delle foglie in rapporto a fattori endogeni ed esogeni e riflessi sulla tecnica colturale

Per un utilizzo ottimale delle risorse ambientali e per il raggiungimento di un buon equilibrio tra attività vegetativa e riproduttiva delle piante, riveste un’importanza fondamentale la conoscenza degli effetti che fattori potenzialmente limitanti, sia endogeni (es. età e tipologia delle foglie, feedback retroattivi, ecc.) sia esogeni (es. luce, temperatura, disponibilità idrica, ecc.), esercitano sulla fisiologia della foglia e sul bilancio del carbonio. Tralasciando alcuni di questi fattori, i cui effetti sono ormai noti oltre che comuni

ad altre specie arboree da frutto, e tenendo in debita considerazione, da una parte, l’aumento progressivo del regime termico e radiativo e, dall’altra, l’impellente necessità di ottimizzare il rapporto “superficie fogliare/produzione”, l’attenzione di questa sezione sarà rivolta ad evidenziare aspetti rilevanti del comportamento foto-assimilativo della vite, spesso di tipo adattativo, in funzione di alcuni fattori meteo limitanti o eccedenti, nonché del grado di attività dei sink metabolici presenti sulla chioma nella parte finale del ciclo produttivo.

Energia radiante

Nella vite, la mancanza di un chiaro orientamento preferenziale delle foglie, la loro inclinazione media piuttosto elevata ($\alpha = 70-80^\circ$) ed il fototropismo mostrato in risposta all’intensità luminosa disponibile durante lo sviluppo, fanno sì che, nei sistemi di allevamento a controspalliera, la maggior parte di esse presentino la pagina superiore rivolta verso l’interfilare. Ciò facilita la penetrazione della luce nella chioma e, in caso di orientamento dei filari Nord-Sud, consente alle foglie esposte ad Est di usufruire di luce saturante durante la mattina e a quelle esposte ad Ovest nel pomeriggio. Inoltre, in funzione della densità di vegetazione, parte di esse sono colpite, anche per periodi lunghi, da luce saturante nella pagina inferiore e possono esprimere una fotosintesi netta decisamente più elevata rispetto a quella stimata in base all’esposizione ad un regime di sola luce diffusa (Pallioti e Cartechini, 2001). Infatti, se si considera la pagina superiore ed inferiore, le foglie esterne della chioma sono differenzialmente irradiate, mentre quelle interne usufruiscono di valori di energia radiante molto simili, in quanto prevale la luce diffusa, sia trasmessa sia riflessa.

Le foglie di vite, sviluppate sia alla piena luce sia in ombra, mostrano una diversa risposta fotosintetica al variare della luce anche in funzione dell’illuminazione della pagina fogliare (fig. 1). In condizioni di saturazione luminosa, la fotosintesi netta non mostra variazioni in relazione all’illuminazione della pagina. Al di sotto del punto di saturazione, l’illuminazione della sola epidermide inferiore causa, invece, una minore fissazione di CO₂ rispetto all’illuminazione della pagina superiore. In tali condizioni, parte della luce è probabilmente assorbita da materiali inattivi del tessuto lacunoso e solo una piccola quantità filtra e raggiunge il tessuto a palizzata, dove soltanto una quota dei cloroplasti è saturata. Al di sotto della saturazione luminosa, sia nelle foglie sviluppate in ombra sia in quelle cresciute in piena luce, l’illuminazione simultanea di entrambe le pagine fogliari incrementa

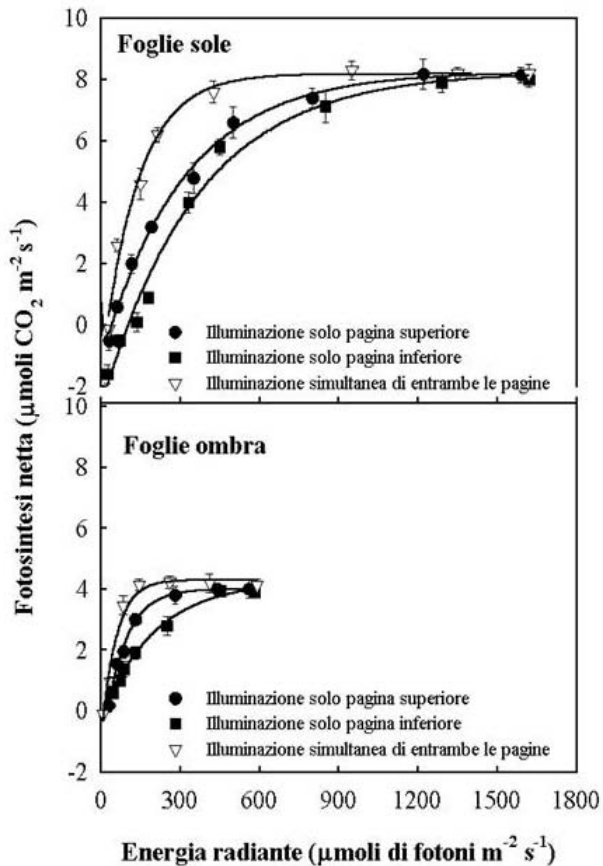


Fig. 1 - Curve di risposta fotosintetica all'intensità luminosa in foglie di Grechetto sviluppate alla piena luce solare ed in condizioni di ombreggiamento. Le curve sono state ottenute in fase di pre-invaiaitura illuminando la pagina fogliare superiore, quella inferiore o entrambe simultaneamente.

Fig. 1 - Photosynthetic light response curves determined on sun and shade grown median Grechetto leaves. Curves were obtained pre-veraison by illuminating the adaxial, abaxial or both leaf surfaces.

la fotosintesi netta e la resa quantica dell'assimilazione (moli di CO₂ fissate per mole di fotoni assorbiti), mentre riduce in modo significativo il punto di saturazione luminoso e soprattutto di compensazione.

L'aumento della resa quantica dell'assimilazione, rilevato con luce diffusa su entrambe le pagine foglia-

ri, è particolarmente importante poiché, frequentemente, nelle chiome si rilevano interi settori in cui le foglie usufruiscono, per gran parte della giornata, soltanto di luce diffusa. Ciò dimostra che le foglie interne contribuiscono attivamente al bilancio del carbonio e spiega il meccanismo attraverso cui tali foglie continuano a mantenere una certa funzionalità e a non abscindere.

La risposta fotosintetica delle foglie alla luce è influenzata da una serie di fattori tra i quali spicca la disponibilità di energia radiante durante la formazione della lamina. Come è noto (Palliotti e Silvestroni, 2004), nelle foglie che si sviluppano nelle zone interne della chioma, la massima capacità fotosintetica si registra ad intensità luminose relativamente basse, con valori quasi dimezzati rispetto a quelli tipici delle foglie esterne. Rispetto a queste ultime, le foglie interne presentano però un punto di compensazione luminosa più basso, una respirazione al buio decisamente più contenuta ed una resa quantica dell'assimilazione sensibilmente superiore.

Accanto alle variazioni indotte sulle singole foglie, la carenza di energia radiante comporta modifiche importanti anche a carico dell'*habitus* vegetativo della chioma (tab. 1). In prove condotte ombreggiando piante intere con reti a differente potere schermante è stato rilevato che le viti sviluppate in ombra (40% e 70% della piena luce), oltre a manifestare una riduzione della vigoria e della superficie fogliare totale (emissione più scarsa di femminelle), possedevano anche germogli con internodi più lunghi e più sottili (Cartechini e Palliotti, 1995). Occorre tuttavia ribadire che, nonostante l'attivazione di numerosi meccanismi adattativi di tipo sciafilo con cui le chiome delle viti ombreggiate aumentano l'intercettazione della luce, sia diretta sia diffusa, la fotosintesi netta espressa da queste chiome è decisamente limitata e spesso costituisce il presupposto per cali di resa e peggioramenti nella qualità delle uve.

La disponibilità di energia radiante durante la fase di sviluppo delle lamine fogliari è un elemento crucia-

Tab. 1 - Caratteristiche vegetative di viti di Sangiovese allevate in condizioni di pieno sole (100%) e sotto reti ombreggianti capaci di schermare il 40% ed il 70% della luce disponibile. Da Cartechini e Palliotti, 1995.

Tab. 1 - Vegetative growth data of Sangiovese vines developed at 100%, 60% and 30% sunlight. From Cartechini e Palliotti, 1995.

Parametri	100%	60%	30%	r ² ; significatività
Superficie fogliare (m ² /m di filare)	6,4	5,1	4,7	0,46 ; ***
Lunghezza degli internodi (cm)	9,1	12,2	13,3	0,41 ; ***
Diametro degli internodi (mm)	10,2	7,9	7,9	0,39 ; **
Femminelle (n°/germoglio)	5,2	2,6	2,1	0,35 ; ***
Peso del materiale di potatura (kg/m)	0,84	0,56	0,52	0,31 ; **

** , *** = componente lineare significativa per P 0,01 e 0,001, rispettivamente.

le per determinarne la futura potenzialità fotosintetica. Limitazioni della luce disponibile durante lo sviluppo pregiudicano in modo irreversibile la capacità fotosintetica delle foglie, anche in seguito all'eventuale ripristino di elevate intensità luminose (fig. 2). Al contrario, le foglie sviluppate in condizioni radiative non limitanti, anche se sottoposte a prolungati periodi di ombreggiamento, sono capaci di recuperare pienamente la loro potenzialità foto-assimilativa una volta riesposte alla piena luce solare (Palliotti *et al.*, 2000; Palliotti e Silvestroni, 2004). A partire da queste basi conoscitive, è possibile affermare che il palizzamento verticale dei germogli, ovviamente nei sistemi di allevamento che lo richiedono (es. cordone speronato, Guyot, capovolto, Sylvoz, ecc.) comportando la riesposizione alla luce di foglie che sono state ombreggiate dopo l'espansione della lamina, incide

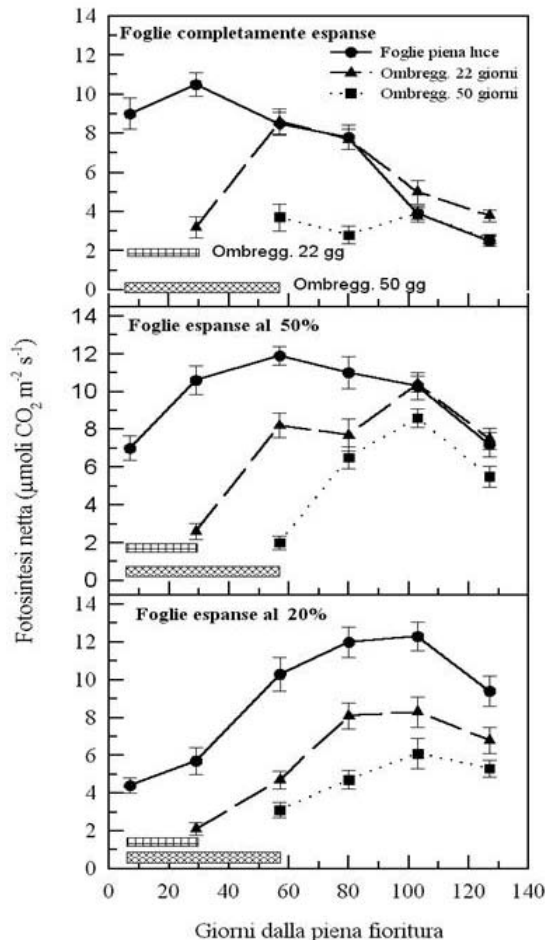


Fig. 2 - Dinamica di recupero della fotosintesi netta a seguito della ri-esposizione alla piena luce dopo 22 e 50 giorni di ombreggiamento in foglie di Trebbiano toscano che all'inizio del trattamento di ombreggiamento erano completamente espansa o espansa per il 50% ed il 20%

Fig. 2 - Net photosynthesis recovery following ri-exposure at full sun after 22 and 50 days of shade in leaves of Trebbiano toscano which at the beginning of shading were fully developed or developed at 50% and 20% of final size.

positivamente sulla capacità fotosintetica delle chiome che possono recuperare rapidamente e integralmente la loro efficienza.

Ai fini fotosintetici, un altro aspetto rilevante è la reattività che le foglie poste in ombra hanno nell'organizzare la CO_2 a seguito di lampi di luce. In prove di laboratorio, la fotosintesi netta, praticamente nulla in condizioni di ombreggiamento continuo, si innalza rapidamente sottoponendo le foglie a periodi alternati di luce e di buio e raggiunge il 90% di quella massima ottenibile sotto luce saturante quando il susseguirsi di luce e ombra avviene ad intervalli pari o inferiori a 0,75 secondi, corrispondenti a frequenze superiori a 1,33 Hertz (Intrieri *et al.*, 1995). Queste conoscenze portano a ritenere che, anche in condizioni di campo, i "lampi di luce" che si possono avere soprattutto all'interno di chiome libere, quali alberello, cordone libero, GDC, ecc., per effetto dei movimenti delle foglie causati dal vento, contribuiscono ad incrementare la capacità assimilativa.

Eccesso di energia radiante ed elevate temperature

Gli eccessi di energia radiante, spesso associati ad elevate temperature, possono nuocere all'apparato fotosintetico ed instaurare fenomeni di *down-regulation* foto-assimilativi, ovvero cali di fotosintesi netta più o meno intensi e duraturi fino ad arrivare alla foto-inibizione irreversibile, cioè cronica. Quest'ultimo fenomeno, oltre a drastiche riduzioni nell'efficienza fotochimica del fotosistema II (PSII), causa dapprima disassemblaggi delle antenne fotosintetiche associate al PSII e, successivamente, può inattivare e distruggere i centri di reazione, attraverso la degradazione irreversibile della proteina D1, cui seguono clorosi e necrosi dei tessuti fogliari (Russel *et al.*, 1995).

Prove recenti condotte su Sangiovese hanno evidenziato che temperature fogliari superiori a 37-38 °C causano drastiche riduzioni nell'efficienza fotochimica, misurata come rapporto F_v/F_m , (fluorescenza variabile/fluorescenza massima) e danno l'avvio ai fenomeni di fotoinibizione cronica cui seguono clorosi e necrosi (fig. 3) (Palliotti *et al.*, 2007a,b).

Le disfunzioni fotosintetiche di tipo irreversibile, quali le fotoinibizioni croniche, si verificano quando l'energia d'eccitazione supera la capacità di assimilazione della CO_2 con conseguente eccessiva riduzione della componente fotochimica e/o quando i meccanismi di riparazione diventano inefficienti (Osmond, 1994). In questi casi, le foglie deviano il normale metabolismo e divengono maggiormente impegnate nell'attivare meccanismi di fotoprotezione capaci di raffreddare efficacemente i tessuti ed evitare le fotoi-

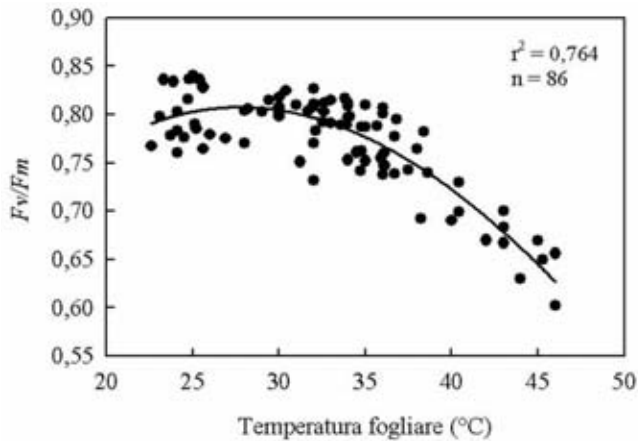


Fig. 3 - Correlazione tra la temperatura fogliare ed il rapporto F_v/F_m (efficienza fotochimica) in foglie di Sangiovese.

Fig. 3 - Relationship between leaf temperature and F_v/F_m yield (photochemical efficiency) in Sangiovese leaves.

nibizioni. Tra i meccanismi più efficaci in tal senso, anche se molto dispendiosi dal punto di vista energetico, possiamo annoverare il ciclo delle xantofille, l'aumento della fotorespirazione e la reazione di Mehler con formazione di specie ossigenate attive (H_2O_2 , O_2^- , OH^\cdot) (Osmond e Grace, 1995).

Gli stomi hanno l'importante ruolo di ottimizzare il rapporto tra l'assimilazione di CO_2 e la perdita di H_2O , da una parte, e di dissipare calore e prevenire i fenomeni di fotoinibizione, dall'altra. Quest'ultimo aspetto assume un'importanza decisiva, anche ai fini della sopravvivenza, soprattutto quando la conducibilità stomatica si abbassa fino a valori inferiori a $40\text{-}50$ $mmol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$. Al di sotto di tale soglia, gli stomi presentano una chiusura quasi completa che limita fortemente la traspirazione e la capacità di termoregolazione dei tessuti fogliari.

Le strategie messe in atto dai diversi vitigni che ben si adattano agli ambienti temperato-caldi sono complesse e richiedono una valutazione integrata dei vari fenomeni. Da recenti indagini emerge, ad esempio, che il Montepulciano ed il Pignoletto manifestano un'elevata sensibilità stomatica e si configurano come vitigni "apparentemente tolleranti" gli stress estivi, poiché tendono a non fotoinibire e a ridurre la perdita di acqua chiudendo rapidamente gli stomi (Palliotti *et al.*, 2007b). Questa risposta si traduce poi in una drastica riduzione dell'attività fotosintetica delle foglie con inevitabili ripercussioni negative sulla produttività delle piante e sulla qualità dell'uva (fig. 4). Il Sangiovese ed il Grechetto si presentano invece come vitigni "apparentemente sensibili" o più precisamente "genotipi sfuggenti" gli stress estivi ricorrenti e di lunga durata, in quanto capaci di controllare meglio i regimi termici e radiativi a livello



Fig. 4 - Filare di Sangiovese (sopra) con evidenti fenomeni di fotoinibizione cronica a carico delle foglie basali con clorosi e necrosi delle lamine fogliari e filare di Montepulciano (sotto) caratterizzato da assenza di fotoinibizione e da foglie turgide e completamente verdi indipendentemente dall'età e dalla relativa posizione nella chioma. Foto A. Palliotti.

Fig. 4 - Row of Sangiovese vines (top) with basal leaves affected by chronic photoinhibition phenomena with chlorosis and necrosis and row of Montepulciano vines (bottom) characterised by absence of photoinhibition and by turgid and fully green leaves regardless of age and position in the canopy. Photo A. Palliotti.

fogliare per mezzo sia di movimenti delle lamine sia di adattamenti di caratteristiche ottiche e morfo-strutturali (Palliotti *et al.*, 2007 a, b). Inoltre, tali vitigni riducono la superficie fogliare traspirante per mezzo di fotoinibizioni croniche a carico delle foglie più vecchie e meno funzionali, ottimizzano in tal modo l'acqua disponibile e mantengono in buona attività fisiologica le foglie distali dei germogli con ripercussioni positive sull'efficienza delle piante e sulla qualità dell'uva (fig. 4).

Disponibilità idrica

La carenza idrica causa la caduta del potenziale

idrico fogliare e la chiusura degli stomi; alla ridotta conducibilità stomatica seguono diminuzioni significative della traspirazione e della fotosintesi netta. Tuttavia, un moderato stress idrico tardivo (periodo compreso tra invaiatura e vendemmia) induce un miglioramento nella qualità dell'uva poiché, pur riducendo leggermente la produzione, migliora significativamente la maturità fenolica (accumulo degli antociani, polimerizzazione dei tannini) senza influire su quella tecnologica (rapporto zuccheri/acidi organici) (tab. 2). Viceversa, stress idrici precoci (periodo compreso tra allegagione ed invaiatura), oltre a deprimere lo sviluppo vegetativo e la produttività unitaria, inducono ritardi nella maturazione dell'uva con ripercussioni negative anche sul quadro glucidico, acido e fenolico (tab. 2).

Anche in ambienti particolarmente caldi, quali la Sicilia, una condizione di stress idrico moderato, ottenuta mantenendo il potenziale idrico di base (ψ *pre-dawn*) tra -0,3 e -0,4 MPa dall'allegagione all'invaiatura e tra -0,4 e -0,6 MPa dall'invaiatura alla vendemmia, consente di migliorare la qualità tecnologica delle uve senza ridurre la produttività delle piante e di risparmiare acqua, con una WUE più che doppia rispetto alla tesi ben irrigata (Barbagallo *et al.*, 2006).

In condizioni idriche limitanti, si fortifica di solito una correlazione positiva tra conducibilità stomatica

(g_s) e fotosintesi netta (P_n) (fig. 5), che evidenzia come elevati valori di efficienza intrinseca dell'uso dell'acqua ($WUE_i = P_n/g_s$), compresi tra 36 e 40 $\mu\text{mol CO}_2/\text{moli H}_2\text{O}$, si ottengono solo se la g_s rimane nell'intervallo compreso tra 100 e 250 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Petoumenou, 2007). Valori superiori o inferiori di g_s determinano perdite di WUE e quindi di efficienza della chioma.

Nel caso di limitazioni idriche precoci, tra i meccanismi di adattamento messi in atto dai vitigni classificabili come "sfuggenti" gli stress estivi, quali ad esempio il Sangiovese, possiamo annoverare (Petoumenou, 2007): 1) modifica dell'orientamento delle lamine fogliari che assumendo una maggiore verticalità sfuggono, soprattutto durante le ore più calde della giornata, alla radiazione solare diretta con significativi abbassamenti della temperatura delle lamine; 2) riduzione della concentrazione di pigmenti fotosintetici, cui seguono modifiche nelle proprietà ottiche delle foglie (riduzione dell'assorbanza ed aumento della trasmittanza); 3) minore area occupata dalle aperture stomatiche (2,59% contro 3,11% del controllo) derivante da una significativa riduzione delle dimensioni degli stomi con conseguente ottimizzazione dei processi traspirativi (i pori di piccole dimensioni migliorano la ritenzione idrica e riducono le perdite di acqua); 4) area xilematica dei germogli

Tab. 2 - Parametri vegeto-produttivi ed efficienza dell'uso dell'acqua in viti di Sangiovese allevate in vaso con elevata e limitata disponibilità idrica (medie 2005 e 2006). Da Petoumenou, 2007

Tab.2 - Yield and vegetative growth data for Sangiovese potted vines developed with high (90% available water) and low water availability [40% a.w. from fruit-set to veraison (VS-1) and from veraison to harvest (VS-2), respectively]. From Petoumenou, 2007.

Parametri	Controllo	VS-1*	VS-2*
Lunghezza media dei germogli principali (cm)	229 b	140 a	220 b
Lunghezza media delle femminelle (cm)	12,2 c	7,5 a	9,1 b
Femminelle (n°/ceppo)	36,1 b	23,0 a	33,2 b
Superficie fogliare dei germogli principali (m ² /ceppo)	2,30 b	1,42 a	2,18 b
Superficie fogliare delle femminelle (m ² /ceppo)	1,10 b	0,31 a	0,90 b
Peso del materiale di potatura (g/ceppo)	367 c	253 a	291 b
Sostanza secca prodotta (g/ceppo)	795 c	574 a	715 b
Efficienza dell'uso dell'acqua (g di SS/kg H ₂ O traspirata)	3,5 b	2,9 a	3,8 b
Produzione (kg/ceppo)	1,453 b	1,205 a	1,306 ab
Grappoli (n°/ceppo)	6,9 a	7,4 a	7,1 a
Peso medio grappoli (g)	214,3 c	160,7 a	186,4 b
Peso medio acini (g)	1,90 c	1,39 a	1,71 b
Zuccheri (°Brix)	21,0 b	18,2 a	20,3 b
pH del mosto	3,34 a	3,28 a	3,31 a
Acidità titolabile (g/l)	7,66 b	8,18 a	7,60 b
Antociani (g/kg di acini)	1,18 a	1,27 a	1,85 b
Polifenoli totali (g/kg di acini)	2,45 a	2,06 a	3,76 b

I valori contrassegnati da lettere diverse sono significativamente differenti per $P < 0,05$.

*Viti di 3 anni di Sangiovese sviluppate in vasi da 50 l e mantenute al 90% dell'acqua disponibile (Controllo) ed al 40% dell'acqua disponibile nei periodi "allegagione-invaiatura" (VS-1) e "invaiatura-vendemmia" (VS-2), rispettivamente.

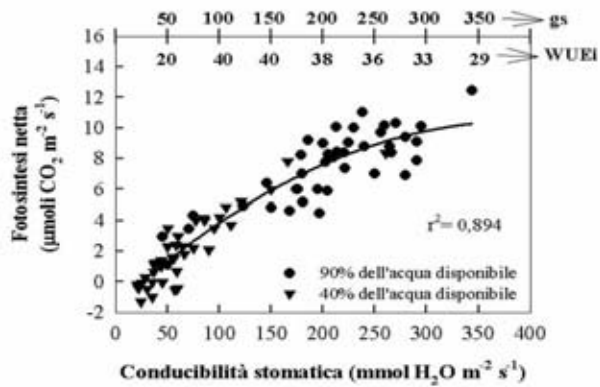


Fig. 5 - Correlazione tra la conducibilità stomatica e la fotosintesi netta in viti di 3 anni di Sangiovese allevate in vasi da 50 l e mantenute al 90% ed al 40% dell'acqua disponibile dall'allegazione all'inviatura. Tutte le misure sono state effettuate durante la terza settimana di luglio 2006, precisamente metà tra le 9.00 e le 10.00 e l'altra metà tra le 13.00 e le 14.00.

Fig. 5 - Relationship between stomatal conductance and net photosynthesis in leaves of Sangiovese potted vines according to water availability.

meno sviluppata e vasi xilematici di dimensioni ridotte; questi adattamenti a livello anatomico riducono sia la conducibilità idraulica dei germogli e quindi la relativa perdita di acqua, sia i rischi di cavitazione ed embolismo; 5) minore potenziale osmotico, sia a pieno turgore sia a turgore zero e maggiore elasticità delle pareti cellulari; in particolare, quest'ultima caratteristica consente di mantenere un elevato turgore cellulare anche in foglie caratterizzate da bassi valori di contenuto idrico relativo; 6) contenuto in prolina nelle foglie stressate non dissimile da quello di foglie di controllo (precisamente 2,50 contro 2,26 $\mu\text{mol g peso fresco}^{-1}$); ciò avvalorava l'ipotesi secondo la quale, nella vite, ai fini dell'osmoregolazione, sono più efficaci gli ioni inorganici (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , Na^+ , NO_3^- , ecc.) piuttosto che le molecole organiche (Patakas *et al.*, 2002), anche perché meno impegnativi dal punto di vista energetico.

Tab. 3 - Parametri di scambio gassoso e di fluorescenza della clorofilla in foglie di Cabernet Sauvignon inserite su germogli sottoposti a diradamento, ad anulazione e di controllo (le misure sono state effettuate il 25 settembre 2005, dopo 3 settimane dagli interventi). I valori tra parentesi si riferiscono alle foglie delle femminelle. Da Palliotti, non pubblicato.

Tab.3 - Gas-exchange and chlorophyll fluorescence parameters in Cabernet Sauvignon shoot leaves subjected to cluster thinning, girdling or untreated (measurements were taken September 25 2005, 3 weeks after the treatments). Data in brackets were taken on lateral leaves.

Parametri	Controllo	Diradato	Anulato
Fotosintesi netta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	6,77 (7,93)	2,69 (3,75)	3,63 (3,91)
Conduttanza stomatica ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	253 (272)	102 (112)	152 (134)
Traspirazione ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3,70 (3,90)	1,90 (1,35)	2,63 (1,75)
PAR ($\mu\text{mol di fotoni m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1.542 (1.501)	1.686 (1.575)	1.513 (1.544)
Fv/Fm*	0,78 (0,76)	0,79 (0,77)	0,76 (0,76)

*indica l'efficienza fotochimica (sono considerati ottimali valori di Fv/Fm superiori a 0,75).

Lo studio dei meccanismi di adattamento dei vitigni agli stress estivi, agevolmente eseguibile anche con analizzatori portatili di gas a raggi infrarossi per foglie singole, purché usati in modo corretto ed in base alle finalità prefisse (scelta della tipologia ed età delle foglie da esaminare, mantenimento, quando richiesto, della naturale posizione delle lamine fogliari, adeguato numero di replicazioni), fornisce un importante supporto per delineare strategie di tecnica colturale volte al miglioramento dell'efficienza dell'uso della risorsa idrica nonché ad una corretta collocazione dei vitigni in base alle risorse disponibili. Da questo punto di vista, osservazioni recenti, anche se preliminari, indicano, accanto al Sangiovese ed al Grechetto, anche il Tocai rosso, il Pecorino ed il Nero d'Avola come vitigni appartenenti alla categoria definita "sfuggente" agli stress multipli estivi.

Influenza dell'attività dei sink metabolici sulla fotosintesi

Indipendentemente dalla tipologia e dall'età, l'attività foto-assimilativa espressa dalle foglie dipende dalla capacità di utilizzare gli zuccheri prodotti con la fotosintesi durante il giorno, ovvero dall'attività dei vari sink metabolici (centri di crescita e/o di accumulo di carboidrati) (Barbagallo *et al.*, 1998; Di Lorenzo *et al.*, 1996, 2001).

Al contrario delle defogliazioni di singoli germogli, che ovviamente determinano una forte riduzione di accumulo di amido (fig. 6), gli interventi di diradamento dei grappoli e di anulazione dei germogli inducono drastici cali di attività fotosintetica nelle foglie, in quanto si assiste ad una riduzione generalizzata dell'attività e/o della forza dei sink (tab. 3). Di conseguenza, soprattutto nelle cellule del clorenchima situate subito al di sotto dell'epidermide del germoglio, si verifica un notevole accumulo di zuccheri sotto forma di amido (fig. 6). Questo meccanismo di retro-inibizione del metabolismo assimilativo, rison-

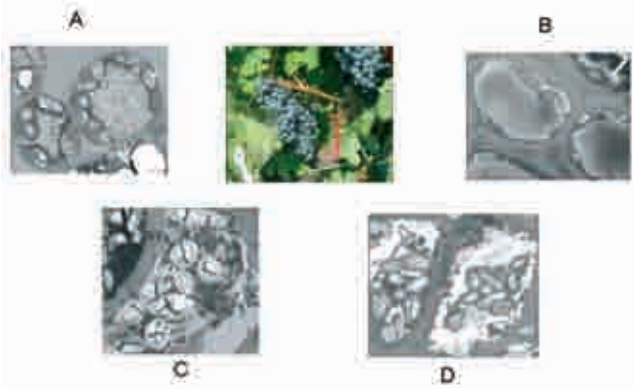


Fig. 6 - Microfotografie al microscopio elettronico a trasmissione che mostrano le cellule del clorenchima poste subito al di sotto dell'epidermide in germogli di Cabernet Sauvignon di controllo (A), completamente defogliati (B), anulati (C) e diradati (D). Da notare la scarsa presenza di granuli di amido nei germogli completamente defogliati e l'elevata concentrazione di amido in quelli diradati ed anulati. Foto effettuate presso il CUME (centro di microscopia elettronica dell'Università di Perugia).

Fig. 6 - Transmission electron photomicrographs of Cabernet Sauvignon untreated shoots (A) and shoots subjected to total defoliation (B), girdling (C) and cluster thinning (D).

trato anche nelle foglie delle femminelle (tab. 3), evidenza una relazione diretta tra l'attività dei centri di crescita e di accumulo di zuccheri, da una parte, e quella dei centri di formazione di carboidrati, cioè dei cloroplasti, dall'altra. Se ne deduce, quindi, che le foglie attivano pienamente i processi fisiologici di sintesi solo se riescono poi ad impiegarne i prodotti finali. In caso contrario, si ha un deciso rallentamento del metabolismo che si concretizza in drastiche riduzioni di questi processi, tra l'altro piuttosto costosi in termini energetici. È chiaro quindi che, nella vite, la carenza di sink metabolicamente attivi, che si potrebbe ad esempio verificare a seguito di un eccessivo diradamento dei grappoli, può deprimere l'attività fotoassimilativa dell'intera chioma e vanificare gli ipotetici vantaggi attesi, soprattutto a livello qualitativo, da un rapporto foglie/grappoli più elevato (Vasconcelos *et al.*, 2007).

Scambi gassosi della chioma intera: problematica fisiologica e aspetti metodologici di misura e verifica dei dati

La fisiologia della "chioma" di vite

Uno degli aspetti che, da sempre, avvince coloro che si occupano di fisiologia della vite è quello relativo ad una convincente definizione del concetto di "efficienza" della chioma e dei metodi utili alla sua quantificazione.

In figura 7 schematizziamo un "percorso" di efficienza della chioma di vite che pone in primo piano il fattore ambientale della radiazione solare. A fronte di

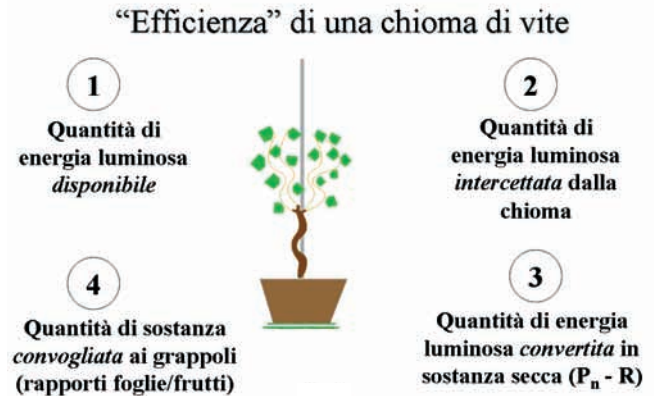


Fig. 7 - Schema ipotetico di definizione dell'efficienza di una chioma di vite. Data una variabile indipendente (1) costituita dalla quantità di energia radiante disponibile, le condizioni (2)(3)(4) devono essere ottimizzate. P = fotosintesi totale; R = respirazione.

Fig. 7 - Hypothetical flow for defining canopy efficiency in the grapevine. Given an independent variable (incoming radiation), steps (2)(3)(4) must be optimized. P = total photosynthesis; R = respiration.

una variabile indipendente (step 1), costituita dalla quantità di radiazione incidente in un determinato areale, il viticoltore, al fine di avere chiome "efficienti", può agire sugli steps successivi relativi alla quota di luce incidente che è effettivamente intercettata dalla chioma (2), alla quota di luce intercettata che è poi tradotta in assimilati attraverso il processo fotosintetico (3) e infine, alla frazione di assimilati che, soprattutto a partire dall'invaiaatura, è convogliata verso gli organi di importanza "economica", ovvero i grappoli (4).

La chioma, a nostro avviso, si deve ritenere efficiente quando soddisfa, all'unisono, i punti 2, 3 e 4 e ne concilia gli aspetti solo in apparenza contrastanti. Ad esempio, gli steps 2 e 3 spesso originano dubbi e controversie. In senso assoluto, la chioma che massimizza il punto 2 è quella a "tendone" che, peraltro, non è certamente proponibile in tutti gli ambienti per ovvi problemi legati al microclima dei grappoli o al livello di vigoria raggiunto dai ceppi. Pertanto, i punti 2 e 3 devono trovare un ragionevole "compromesso" attraverso l'adozione di sistemi di allevamento e criteri di potatura che, da un lato, assicurino una "buona" capacità di intercettazione dell'energia radiante e, dall'altro, una "buona" distribuzione luminosa intorno e all'interno della chioma. Allo stesso tempo, il raggiungimento del predetto "compromesso" non garantisce l'efficienza della chioma se anche lo step 4 non è ottimizzato. Nello specifico, l'esempio più calzante è fornito da chiome di vite che presentano onde "lunghe" di crescita vegetativa le quali, estendendosi spesso ben oltre l'invaiaatura ed entrando quindi in diretta competizione con lo sviluppo dei grappoli,

fatalmente “tolgono” sempre qualcosa al processo di maturazione.

Sotto il profilo metodologico, la determinazione relativa allo step 2 (fotosintesi netta della chioma) è certamente quella che pone i maggiori problemi poiché, riguardando la chioma *in toto*, introduce il dilemma di estrapolare misure puntiformi (ovvero condotte su foglia singola) all'intera chioma o, in alternativa, di procedere a misure “dirette” della funzionalità fisiologica della parte epigea.

Nel primo caso, l'essenza del problema è rappresentata dal fatto che una chioma di vite, in quanto popolazione eterogenea di foglie, presenta variabilità di esposizione luminosa (Iacono e Sommer 1996, Zufferey *et al.*, 2000), di età (Hunter e Visser, 1989; Kriedemann *et al.*, 1970; Poni *et al.*, 1994; Silvestroni *et al.*, 1992; Schultz, 1993), di stato nutrizionale (Naor *et al.*, 1997, Petrie *et al.* 2000) e sanitario che, in un campionamento puntiforme, possono essere studiati se e solo se la dimensione e la qualità del campione rappresentano adeguatamente uno o più di questi fattori che, inoltre, interagiscono tra loro.

In generale, una moltitudine di lavori di fisiologia della vite riporta dati di fotosintesi ottenuti su foglie forzatamente esposte a condizioni di illuminazione sempre non limitanti. Se, da un lato, questo comportamento facilita confronti di tipo relativo, eliminando (o attenuando) l'effetto delle variabili “radiazione” e “temperatura”, dall'altro introduce un evidente elemento di forzatura rispetto alle condizioni naturali e, quando i dati vengono estrapolati a livello di chioma intera, segnalano quasi regolarmente errori di sovrastima rispetto ai tassi reali di scambio gassoso propri di una chioma non condizionata, con punte massime del 40% registrate sia nella vite sia in altre specie arboree (Edson *et al.*, 1995, Katerji *et al.*, 1994, Poni *et al.*, 1997). Inoltre, l'estrapolazione singola foglia-chioma intera non richiede solo affidabili misure puntiformi ma anche il rilievo della distribuzione dell'area fogliare e del regime radiativo all'interno della chioma che subisce notevoli modifiche ad opera delle foglie stesse (De Pury e Farquhar, 1997).

Nel complesso, quindi, questo passaggio di scala, pur facilitato qualora le misure su foglia singola siano condotte rispettando la naturale posizione delle stesse (De Palma *et al.*, 2004), presenta tuttora molti interrogativi (Buwalda, 1991; Garcia *et al.*, 1990; Intrieri *et al.*, 1997; Long *et al.* 1996; Succi e Magnanini, 1994; Wünsche e Palmer, 1997) e vede quindi come logica alternativa la misura diretta degli scambi gassosi della chioma *in toto*.

L'idea di misurare gli scambi gassosi di una chioma intera

I sistemi portatili di monitoraggio degli scambi gassosi in pieno campo sono stati concepiti e realizzati per misure su singole foglie e, come già commentato in precedenza, l'estrapolazione di questi dati a livello di pianta intera risulta spesso di assai difficile realizzazione. Tuttavia, già nel 1936, Heinecke e Childers racchiudendo una pianta di melo in una camera rigida intuirono che tale problema metodologico poteva essere superato inglobando l'intera parte epigea all'interno di un involucro che potesse fungere da sistema “aperto” di misura della fotosintesi.

Altri sistemi in grado di racchiudere piante intere risalgono agli anni '60 (Sirois e Cooper, 1964), ma l'interesse verso queste apparecchiature è decisamente aumentato dopo il lavoro condotto presso il Dipartimento di Colture Arboree dell'Università di Bologna (Corelli Grappadelli e Magnanini, 1993; Intrieri *et al.* 1998) e presso la Cornell University (Francisconi *et al.*, 1997; Lakso *et al.*, 1995, 1996;). In seguito sono stati messi a punto vari sistemi che adottano lo stesso principio e che, come idea di base, prevede di racchiudere piante intere dentro involucri di polietilene trasparente avvalendosi dell'uso di ventilatori centrifughi che soffiavano aria all'interno degli stessi. Nel contempo, temperatura, umidità relativa, flusso e concentrazione di CO₂ in entrata ed in uscita dalla camera sono misurate manualmente utilizzando le stesse unità costitutive dei sistemi portatili per misure puntiformi, ossia *infrared gas-analyzer* (IRGA) e termo-igrometro (Corelli-Grappadelli e Magnanini 1993; Lakso *et al.*, 1995, 1996; Mattii e Orlandini, 2004 a,b).

Più di recente, sistemi sempre basati su questa configurazione sono stati ulteriormente migliorati consentendo un'automazione completa di funzionamento. In particolare, i dati ottenuti in continuo sono registrati da un *data-logger* che può essere connesso ad un computer portatile. Tra questi, quello proposto da Poni *et al.* (1997) si segnala per versatilità, costo contenuto e semplicità d'uso (fig. 8). L'ultimo nato è il sistema P.A.CO₂ (*Plant Analyzer for CO₂*), progettato dal Dipartimento di Ortoflorofruitticoltura dell'Università di Firenze che, tra i vari miglioramenti tecnologici, presenta l'utilizzo di manometri elettrici per la misura in continuo del flusso e di una IRGA a doppia cella per la quantificazione dell'umidità assoluta dell'aria.



Fig. 8 - Panoramica di un sistema di monitoraggio di scambi gassosi della chioma su vite. Foto S. Poni.

Fig. 8. - General view of a whole-canopy gas-exchange system for the grapevine. Photo S. Poni.

Misure di funzionalità della chioma e riflessi sulla tecnica culturale

Scambi gassosi della chioma e fattori ambientali

L'avvento di sistemi di misura di scambio gassoso per chiome intere ha consentito di chiarire alcuni comportamenti di base di queste ultime in rapporto soprattutto alla radiazione solare ed alla disponibilità idrica del substrato.

Per quanto riguarda l'interazione radiazione solare/chioma, la possibilità di misurare direttamente lo scambio netto di CO_2 della parte epigea (NCER, dall'inglese *net CO₂ carbon exchange rate*) apre una duplice possibilità: la prima consiste nel fornire finalmente un affidabile strumento di validazione di indici canonici di intercettazione e distribuzione luminosa; la seconda di poter realizzare, a livello di chioma intera, curve di saturazione luminosa che, come vedremo, sono foriere di preziose informazioni anche e soprattutto sotto il profilo applicativo.

L'utilizzo di una tecnica di *whole-canopy enclosure* ha, ad esempio, consentito di verificare, per la vite, la sussistenza di una buona correlazione tra la quantità totale di luce intercettata dalla chioma e l'effettivo livello di fotosintesi della stessa, almeno per livelli di densità fogliare che, nella prova specifica (Poni *et al.*, 2003), arrivavano a circa $2,5 \text{ m}^2/\text{m}$ lineare di filare. Di conseguenza, specie per la fase di "formazione" della chioma (germogliamento-fioritura), semplici e rapide misure di intercettazione luminosa possono, con buona precisione, rappresentare il potenziale fotosintetico della parte aerea. Sotto tale profilo, i casi ideali per un'applicazione di tale metodo sono quelli riconducibili alla comparazione di diverse modalità di potatura invernale (manuale, meccanica, "minima") che, tipicamente, determinano dinamiche anche molto diverse di crescita dell'apparato fogliare.

Di notevole interesse risulta, inoltre, il confronto diretto di curve di saturazione luminosa ottenute su foglia singola e su chiome intere (Intrieri *et al.*, 1997). Nell'esempio riportato (fig. 9), il dato puntiforme (foglie di 'Sangiovese') è raffrontato a quello pertinente a chiome "libere" (ovvero prive di fili per il contenimento della vegetazione) o "vincolate" (provviste di fili per l'aggancio dei germogli secondo un modello tipico di crescita in parete verticale).

Un primo fondamentale elemento di giudizio si rileva confrontando i valori di fotosintesi (fogliare e di chioma, entrambi espressi per unità di area) raggiunti in prossimità del cosiddetto "punto di saturazione luminoso" (collocatosi nella prova specifica intorno a $1.200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e notoriamente definito come valore di intensità luminosa oltre il quale non si verificano apprezzabili guadagni fotosintetici). Per il confronto foglia singola vs chioma "aperta", la riduzione della fotosintesi, a saturazione, è del 48% a sfavore della misura condotta su chioma. Quale è la motivazione "fisiologica" alla base di questa discrepanza?

In primo luogo, il dato integrato su "chioma" tiene intrinsecamente conto della variabilità di esposizione luminosa che caratterizza una "popolazione" di foglie e quindi del ridotto contributo fotosintetico di foglie ombreggiate o comunque inclinate rispetto alla direzione della radiazione incidente. Inoltre, la misura diretta su chioma "ingloba" una variabilità di età, condizioni sanitarie e nutrizionali che possono altresì contribuire alla decurtazione fotosintetica testé menzionata. In termini generali, quindi, quel -48% costituisce un integrale di "quanto" una chioma libera, di quella vigoria, è meno efficiente, sotto il profilo fotosintetico, rispetto ad una situazione "ideale" rappresentata da una foglia singola, bene illuminata, sana, matura ma al tempo ancora non senescente. In senso

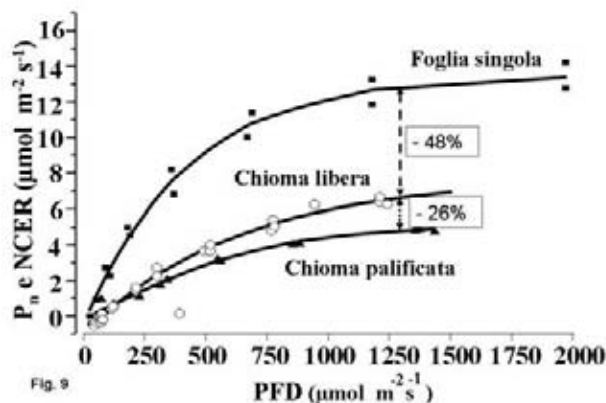


Fig. 9 - Curve di saturazione luminosa per foglie singole e per chiome con portamento libero o vincolato di Sangiovese.

Fig. 9 - Light response curves for single leaves and for free-growing or vertically shoot positioned canopies in Sangiovese.

comparativo, il dato relativo alla chioma “vincolata” segnala, rispetto a quello su chioma libera, un’ulteriore riduzione di fotosintesi pari al 26% che, con ogni probabilità, è il risultato della “compressione” di superficie fogliare in un volume di parete più ristretto. In altri termini, alla chioma ristretta, è venuto a mancare il contributo fotosintetico delle foglie interne che, ad un certo punto, hanno probabilmente accusato una riduzione troppo accentuata di disponibilità di luce. Peraltro, questo effetto emerge anche dall’analisi della dinamica delle curve di saturazione delle due chiome che, non a caso, coincide fino a che prevale un regime radiativo riconducibile a luce prevalentemente diffusa ($PAR < 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e tende poi a divergere con crescente ampiezza all’aumentare dell’intensità della radiazione incidente. Quest’ultima infatti, “innesca” la problematica dell’ombreggiamento reciproco tra strati fogliari che, evidentemente, penalizza maggiormente la chioma ristretta.

Il valore applicativo di queste informazioni è evidente: il differenziale di fotosintesi specifica misurato su foglia singola (condizioni ottimali) e chioma intera può rappresentare un parametro di discriminazione di efficienza fotosintetica di chiome diversificate per geometria e densità fogliare: in generale, il sistema di allevamento dovrebbe risultare via via più efficiente al progressivo ridursi di questo differenziale.

I cambiamenti climatici che, consolidando un trend di sub-tropicalizzazione di diverse aree viticole (Schultz, 2000), pongono in primo piano la problematica di un’irrigazione di “soccorso” per siti che, tradizionalmente, non avevano necessità di apporti idrici supplementari, fanno emergere anche l’esigenza di studiare i meccanismi di adattamento allo stress idrico dei vari genotipi e, soprattutto, il livello di “efficienza di uso dell’acqua” (WUE), fisiologicamente intesa come rapporto tra moli di CO_2 organicate e moli di acqua traspirata.

Peraltro, anche in assenza di stress idrici conclamati, può essere di notevole interesse stabilire in che modo una chioma di vite, ad esempio in funzione della propria geometria, sfrutta le risorse idriche naturali e produce sostanza secca. Questa informazione può essere ricavata misurando, con un sistema di *tree enclosure*, la dinamica giornaliera di fotosintesi netta e traspirazione (fig. 10) ed esprimendo poi il loro rapporto (efficienza di uso dell’acqua). Il dato, riferito ad una chioma tendenzialmente sferica (tipologia alberello) mostra come a fronte di una fotosintesi che satura intorno alle ore 10 del mattino, mantenendosi poi costante fino alle ore 16, vi è una traspirazione che segue molto più fedelmente l’intensità di radiazione raggiungendo un picco nella parte centrale della gior-

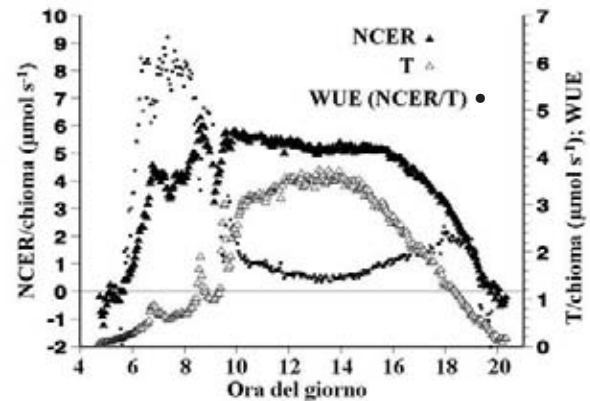


Fig. 10 - Andamento giornaliero di NCER (▲) WUE (●) e traspirazione (T, △) di viti in vaso allevate con portamento libero (tipologia alberello).

Fig. 10 - Diurnal trends of NCER (▲) WUE (●) and transpiration (T, △) in potted vines trained to a gobelet system.

nata (Intrieri *et al.*, 1998). Conseguentemente, anche la WUE è altresì minima in questa fase poichè, a fronte di una fotosintesi massima, si verifica anche il massimo dispendio idrico. Viceversa, arretrando o avanzando di un paio di ore rispetto al mezzogiorno, la WUE aumenta poichè un tasso di fotosintesi in pratica immutato si abbina a valori di traspirazione della chioma sensibilmente inferiori.

Un risultato opposto (Poni *et al.*, 1999) si verifica invece quando lo stesso tipo di caratterizzazione è condotta su di una chioma a sezione rettangolare (la classica controspalliera) con orientamento dei filari Nord-Sud (fig. 11a, b). In questo caso, infatti, nelle ore centrali della giornata, si verifica un recupero di WUE poichè, a fronte di una fotosintesi relativamente elevata e stabile, la traspirazione presenta un decremento temporaneo dovuto alla diminuzione della quantità di luce intercettata dalla chioma che, quando il sole è alto sull’orizzonte, subisce una flessione in quanto solo il “tetto” della vegetazione (lato corto superiore del parallelepipedo di chioma) riceve radiazione diretta.

Nel caso insorga uno stress idrico, la combinazione di misure puntiformi e integrate su chioma intera è ancora una volta stimolante e, come vedremo, generatrice di risultati qualche volta sorprendenti. In figura 12 è riportato, per viti di Sangiovese allevate secondo la tecnica delle *split-roots* (radici fatte crescere in due vasi di uguale volume) e sottoposte a stress idrico parziale (sospensione dell’irrigazione in uno dei due vasi, tesi HS) l’andamento giornaliero della efficienza dell’uso dell’acqua (rapporto tra assimilazione netta e traspirazione) in raffronto ad una tesi irrigata al 100% (tesi WW) (Poni *et al.*, 2005). I dati puntiformi, riferiti ad una giornata estiva serena di post-invaiaura (28

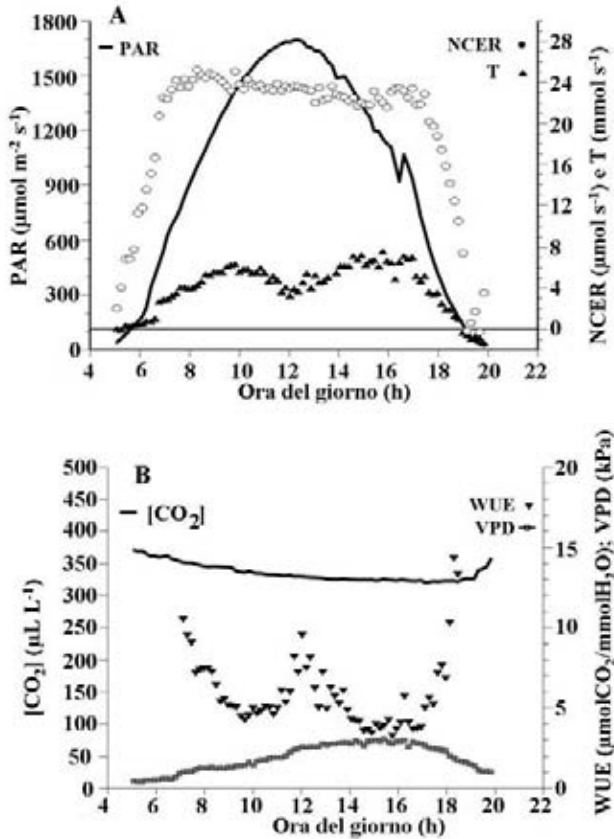


Fig. 11 - Andamento diurno di PAR, NCER e traspirazione (T) della chioma (riquadro A) e di concentrazione atmosferica di CO_2 , deficit di vapore di pressione (VPD) ed efficienza di uso dell'acqua (WUE, rapporto NCER/T) (riquadro B) per viti di Sangiovese allevate a contropalliera e orientate Nord-Sud.

Fig. 11 - Diurnal trends of PAR, canopy NCER and transpiration (T) (frame A) and of ambient $[\text{CO}_2]$, air VPD and canopy WUE (as NCER/T) (frame B) for NS-oriented, hedgerow trained Sangiovese vines.

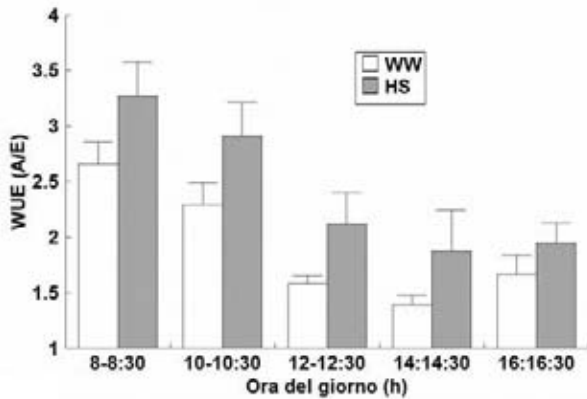


Fig. 12 - Efficienza di uso dell'acqua, espressa come rapporto tra tasso di assimilazione di CO_2 (A) e tasso di traspirazione (E) rilevata, in diverse ore del giorno, su foglie di viti di Sangiovese allevate in vaso secondo la tecnica di split-roots e sottoposte a stress idrico (un vaso secco su due, HS) oppure normalmente irrigate (WW). Rilievo del 28 luglio, fase di post-invaiaatura.

Fig. 12 - Water use efficiency (A/E ratio) recorded at different daytimes on leaves of split-rooted Sangiovese vines either well-watered (WW) or half-stressed (HS). Data are for 28 July, post veraison.

luglio) mostrano, per la tesi stressata, valori di WUE sempre superiori a quelli della tesi pienamente irrigata indicando quindi una strategia “conservativa” di adattamento allo stress (progressiva chiusura stomatica accompagnata da una diminuzione meno che proporzionale di fotosintesi). Tuttavia, nel corso della stessa giornata, l'evoluzione giornaliera di fotosintesi e traspirazione (fig. 13b, c) determinata su chioma intera rivela valori di WUE (fig. 13d) che divergono in modo netto da quelli dedotti sulla base delle misure fogliari. Infatti, secondo le misure condotte sull'intera chioma, solo nelle prime ore del mattino la tesi HS mantiene una WUE più alta che poi, per il resto del giorno, risulta essere invece generalmente superiore per le viti con ambedue i vasi irrigati. Una delle possibili chiavi interpretative di questo diverso comportamento risiede nella temporanea flessione di fotosintesi nella parte centrale della giornata (rilevato con chiarezza dal sistema *in toto*) che, nella tesi stressata, non è corrisposto ad una equivalente riduzione della perdita traspiratoria (da qui, conseguentemente, il calo di WUE). Questo effetto è sfuggito alla misura puntiforme per due probabili ragioni: la prima è relativa alla “frequenza” di campionamento che privilegia indiscutibilmente il “pallone” (dati registrati in continuo ogni 10 minuti) e che, ovviamente, è più sensibile nella enucleazione di risposte fisiologiche transitorie; la seconda riguarda invece la metodologia di campionamento: nella tesi stressata, le foglie, nelle ore prossime al mezzogiorno solare, per cercare di limitare la perdita idrica riducendo il grado di esposizione alla luce, si sono orientate verticalmente. In realtà, le foglie, assumendo tale orientamento prevalente hanno ridotto in maniera sensibile la fotosintesi (riduzione di luce incidente) e in modo meno che proporzionale la traspirazione; quest'ultima, infatti, è funzione sia dell'ampiezza dell'apertura stomatica sia del gradiente di vapore di pressione che si instaura tra le foglie e l'atmosfera circostante. Se la prima si riduce e la seconda, per effetto del riscaldamento della foglia, rimane comunque elevata, la quota di acqua traspirata può restare su livelli considerevoli (Osmond *et al.*, 1980).

In sostanza, un campionamento puntiforme che, al momento della misura, altera la posizione naturale della foglia esponendola alla massima radiazione incidente rischia di “restituire” un tipo di risposta diverso da quello deducibile da misure su chioma. Ciò crea una certa confusione qualora l'obbiettivo sia quello di stabilire se il genotipo in questione è davvero in grado, di fronte ad uno stress idrico incipiente, di porre in atto reali strategie di risparmio idrico e di incremento di efficienza di uso dell'acqua.

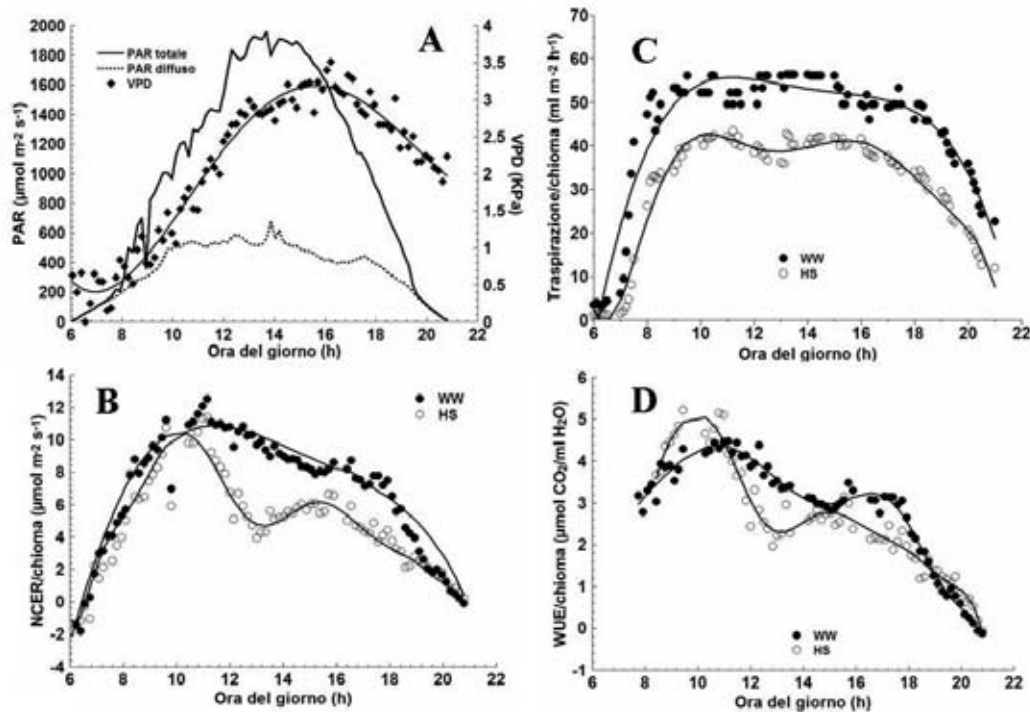


Fig. 13 - Andamento diurno di PAR (diretto e diffuso) e VPD (A), NCER/chioma (B), traspirazione/chioma (C) e WUE/chioma (NCER/traspirazione) (D) per viti di Sangiovese allevate in vaso secondo la tecnica di split-roots e sottoposte a stress idrico (un vaso secco su due, HS) oppure normalmente irrigate (WW). Rilievo del 28 luglio, fase di post- invaiatura.
 Fig. 13 - Diurnal trends of PAR (total and diffuse) and air VPD (A), canopy NCER (B), canopy transpiration (C) and canopy WUE (D) on split-rooted Sangiovese vines either well watered (WW) or half-stressed (HS). Data are for 28 July, post veraison.

Scambi gassosi della chioma e fattori colturali

Non vi è dubbio che il settore della tecnica colturale della vite in cui l'uso di sistemi per scambio gassoso su chioma ha trovato più proficua applicazione è individuabile nella potatura estiva (Poni, 2004). Il termine, invero piuttosto generico, comprende una serie di interventi (scacchiature, cimature, defogliazioni, ecc.) che causano perturbazioni profonde della "fisiologia" della chioma e i cui effetti assai difficilmente sono quantificabili sulla base di rilievi puntiformi.

Un caso tipico è quello della cimatura dei germogli che innesca variazioni dinamiche di efficienza fotosintetica, demografia fogliare e sviluppo vegetativo. Nel caso esemplificato in tabella 4, (Poni e Giachino, 2000) gli effetti di cimature a 6 e 12 foglie principali, con o senza mantenimento delle femminelle, tutte eseguite all'allegagione, sono stati valutati con misure sia puntiformi sia *in toto* 45 giorni dopo, ovvero in prossimità dell'invaiaura. Come si può notare, il tasso massimo di assimilazione fogliare (A) ha solo valore relativo poichè non può tenere conto della dinamica

Tab. 4 - Assimilazione fogliare (A) e NCER (specifico e totale per vite) rilevati su viti di Cabernet S. a 40 gg di distanza dalla cimatura eseguita in post-allegagione. Da Poni e Giachino 2000.
 Tab. 4 - Leaf assimilation rate (A) and canopy NCER (specific and per vine) recorded on Cabernet S. vines 40 days after shoot trimming made at fruit-set. From Poni and Giachino 2000.

Parametri	Area fogliare totale (m ²)	Area fogliare femminelle (m ²)	A max (µmol/m ² s)	Max NCER (µmol/m ² s)	Total NCER (µmol/s)
Non-cimato	2,81 a	0,71 b	6,5 c	5,4 c	8,8 b
C12CF	2,70 a	1,13 ab	8,2 b	6,2 b	9,4 ab
C12SF	1,68 b	-	11,7 a	7,4 ab	7,3 c
C6CF	2,24 ab	1,42 a	11,6 a	8,1 a	10,3 a
C6SF	0,90 c	-	11,1 a	8,6 a	4,1 d
Significatività	*	*	*	*	*

Separazione delle medie entro colonna tramite test SNK p < 0,05.

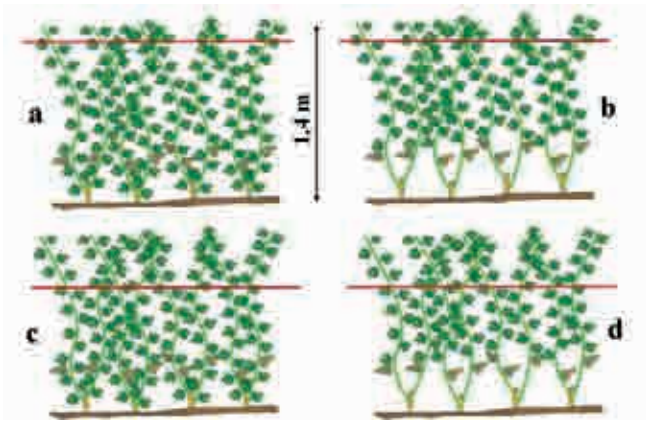
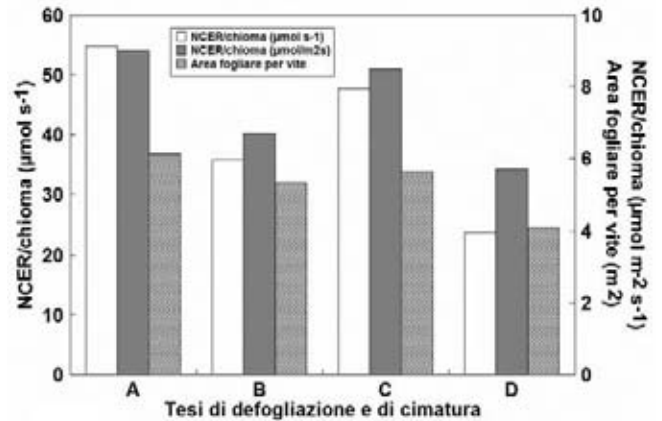


Fig. 14 - A sinistra: esemplificazione grafica delle tesi di cimatura e defogliazione poi riprese nel grafico a destra: a) = cimatura leggera; b) = cimatura leggera e defogliazione del quarto basale (30 cm); c) = cimatura severa, d) = cimatura severa e rimozione del quarto basale. Tesi imposte su viti di Sauvignon b. durante la fase di stasi di crescita dell'acino. A destra: NCER per chioma (totale e specifico) rilevato il giorno dopo l'imposizione delle tesi. Il grafico riporta anche il valore stimato di area fogliare per vite di ciascuna tesi.

Fig. 14 - Left: diagrams of shoot trimming and defoliation treatments then showed in frame on the right a) light trimming; b) light trimming plus defoliation of the lower canopy quarter; c) severe trimming; d) severe trimming plus defoliation of the lower canopy quarter. Treatments imposed at lag-phase on Sauvignon b. grapevines. Estimated leaf area per vine is also shown.



temporale di formazione delle femminelle in post-cimatura. Viceversa, il dato globale su chioma (NCER, ultima colonna a destra di tabella 4) suggerisce che la tesi C6CF è quella più funzionale pur non avendo la superficie fogliare per ceppo più elevata in assoluto. In questo caso, è evidente che le femminelle “mature” formatesi a seguito della cimatura sono riuscite a compensare un maniera più che proporzionale la diminuita funzionalità legata all'asportazione di superficie fogliare fotosintetizzante (tab. 4).

Un secondo esempio di rilievo è sintetizzato alla figura 14a, b. Lo studio, condotto su viti in campo di Sauvignon bianco (Petrie *et al.*, 2003) confronta il comportamento delle tesi di figura 14 a in cui vengono proposte diverse tecniche che combinano assenza o presenza di defogliazione (rimosso il quarto basale della chioma) e cimatura leggera o severa. Tutte le manipolazioni sono state eseguite in corrispondenza della fase di “chiusura” del grappolo. Se, da un lato, è scontato che la fotosintesi totale per chioma diminuisca per effetto di una asportazione di superficie fogliare, il dato espresso per unità di area fogliare offre invece un'idea della effettiva “funzionalità” delle foglie rimosse. Nello specifico, prendendo ad esempio il confronto tra le tesi A e B, è evidente che le foglie rimosse con la defogliazione (in quell'epoca e con quel tipo di intensità di asportazione) rappresentavano un campione che, rispetto alla “media” di tutta la popolazione di foglie presenti sulla chioma in quel momento, garantiva un rendimento fotosintetico sicuramente superiore (fig. 14b). Questo risultato suggerisce molta cautela quando, eseguendo un intervento di defogliazione che rimuove le foglie basali del

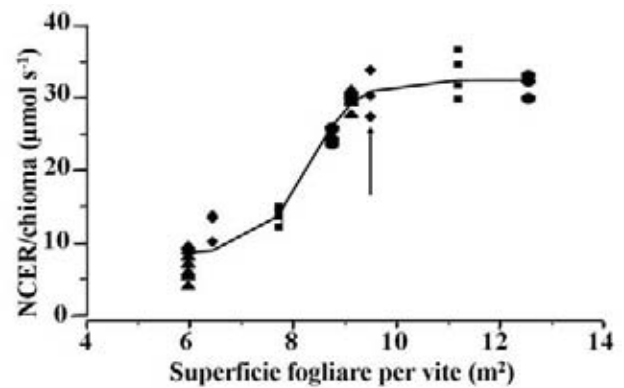


Fig. 15 - Variazione di NCER/chioma ($\mu\text{mol s}^{-1}$) in funzione della superficie fogliare di viti di Sangiovese allevate a cordone libero (distanza sulla fila: 1,5 m).

Fig. 15 - Variation of canopy NCER as a function of leaf area development in free-growing single high wire trellised Sangiovese grapevines (in the row spacing was 1.5 m).

germoglio, si tende a ritenere che il loro apporto fotosintetico sia comunque trascurabile poiché ad essere rimosse sono foglie tendenzialmente “vecchie”. In realtà, queste foglie spesso compensano il probabile minore tasso fotosintetico con dimensioni che sono sempre superiori a quelle delle foglie inserite nelle porzioni mediane e apicali del germoglio.

Infine, sempre in tema di effetti legati alla defogliazione della vite, riveste una notevole valenza applicativa il dato riportato in figura 15 che, forse meglio di altri, esemplifica il tanto dibattuto concetto di equilibrio vegeto-produttivo ottimale (Intrieri *et al.*, 1997). La curva di variazione della fotosintesi netta della chioma in funzione della superficie fogliare è stata studiata, nello specifico, partendo da chiome di

Sangiovese piuttosto dense che venivano progressivamente “alleggerite” rimuovendo manualmente foglie contraddistinte da un livello di ombreggiamento decrescente. La rimozione, nell’arco della giornata, di oltre 3 m² di foglie prevalentemente “ombreggiate” (spostamento da 13 m² a circa 9,5 m²) non ha causato modifiche sostanziali della fotosintesi della chioma suggerendo come l’apporto fotosintetico delle stesse fosse nel complesso trascurabile. Invece, il sistema è diventato “sensibile” a partire dalla soglia dei 9 m² di superficie fogliare al di sotto della quale, la medesima fotosintesi, alla progressiva rimozione di foglie sempre meno ombreggiate, ha risposto con un calo netto e costante. Sotto il profilo fisiologico, quindi, la soglia di 9 m² (corrispondenti a 6 m²/m di filare nel caso specifico) rappresenta il livello di densità “ottimale” della chioma che realizza il sempre difficile compromesso tra una fogliosità sufficiente a intercettare una quota rilevante di energia radiante e, al tempo stesso non eccessiva e quindi tale da ridurre i consumi respi-

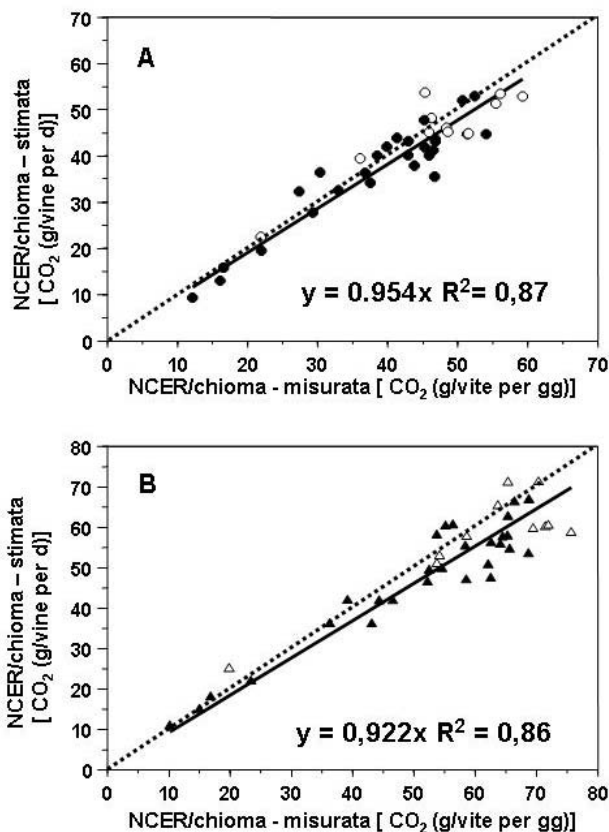


Fig. 16 - Relazione lineare tra NCER/chioma misurato con il sistema ad inclusione ed il tasso di fotosintesi netta giornaliero stimato con in modello Stella per chiome di Cabernet S. con bassa (A) o alta (B) densità di germogli/metro.

Fig. 16 - Linear relationship between measured (tree enclosure system) and estimated (via modelling based on Stella software) daily canopy photosynthesis of Cabernet S. vines with low or high shoot density per m of row length.

ratori ed evitare fenomeni di ombreggiamento prolungato dei grappoli e dei nodi basali.

Scambi gassosi della chioma ed altre applicazioni

La possibilità di una quantificazione diretta degli scambi gassosi di una chioma di vite offre, come chiarito nei precedenti paragrafi, innumerevoli casi di proficua applicazione. Molti di questi ricadono all’interno della funzionalità della chioma in funzione di fattori climatici e/o colturali. Tuttavia, ci pare utile segnalare ancora un paio di esempi utili a fare meglio comprendere la valenza dello strumento metodologico.

Il primo (fig. 16) è relativo alla possibilità di potere produrre validazioni attendibili di modelli di crescita e/o di stima di bilancio del carbonio. In molti casi, infatti, i modelli proposti non sono accompagnati da adeguate procedure di validazione o sono vincolati a verifiche di tipo distruttivo che sono spesso onerose e, solitamente, limitate a condizioni di crescita semi-controllate (es. viti allevate in serra o in vaso). Il caso specifico è riferito ad un modello di stima della quantità di carbonio organicato giornalmente da chiome di vite allevate a controspalliera (Poni *et al.*, 2006) che, nel caso di una variante costituita da bassa o alta densità di germogli per metro di parete, ha restituito valori di fotosintesi giornaliera ben correlati con i tassi di fotosintesi della chioma direttamente misurati con il sistema ad inclusione.

Un secondo dato è invece inerente alla valutazione dell’efficienza della chioma in funzione della tecnica colturale del terreno. Da ricerche effettuate nel 2006 in territorio di produzione del Brunello di

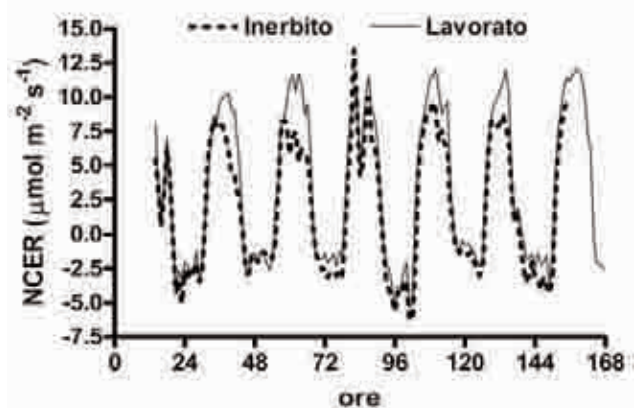


Fig. 17 - Andamento di NCER in viti di Sangiovese sottoposte a diverse tecniche colturali del suolo (lavorazioni ordinarie e inerbamento con essenze spontanee). I dati sono medie di due chiome per tesi e si riferiscono alla fase di post-invaiaitura.

Fig. 17 - Trends of NCER (µmol·s⁻¹) for Sangiovese vines grown under full tillage or natural sod. Data are means of two canopies per treatment and refer to the post-veraison period.

Montalcino, su parcelle sottoposte a lavorazione o inerbite con essenze spontanee, sono scaturiti risultati interessanti (Mattii e Calabrese, in stampa). Mentre i valori di fotosintesi su foglia singola, pur riferiti a misure prese in quattro diversi momenti della giornata, non hanno evidenziato differenze sostanziali tra le tesi ($8,22 \pm 0,42 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ nel lavorato rispetto a $7,6 \pm 0,35 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ nell'inerbito), dalla valutazione su pianta intera è invece emersa, per le parcelle inerbite, nella seconda parte della giornata, una riduzione significativa dell'assimilazione. Questi valori, registrati all'invasatura (fig. 17), inducono ad ipotizzare la sussistenza di un certo livello di stress idrico nelle parcelle inerbite, non quantificabile con misure su foglia singola. Con tali misure, infatti, l'operatore tende spesso a scegliere foglie sane ben esposte e in ottimo stato sanitario e nutrizionale che, in casi come questo, possono non rispecchiare la situazione generale della pianta. La misura "in toto" risulta quindi essenziale per ottenere un quadro più preciso dell'efficienza fotosintetica in condizioni di moderato stress.

Conclusioni

Nella prima parte di questo lavoro di sintesi abbiamo cercato di evidenziare alcuni aspetti fisiologici a livello di singola foglia che potrebbero divenire ancora più rilevanti, soprattutto nelle aree viticole mediterranee, se il trend di sub-tropicalizzazione in atto verrà consolidato. Nella vite, i meccanismi che consentono ai vari vitigni di adattarsi agli stress multipli estivi, quali carenza idrica ed eccessi termici e radiativi, sono mediati dalla sensibilità stomatica e sono finalizzati allo sfruttamento ottimale delle risorse naturali (acqua *in primis*) ed al contenimento dei fenomeni di foto-inibizione. Questo filone di ricerca rappresenterà in futuro un importante supporto per delineare strategie di tecnica colturale volte ad ottimizzare il rapporto "superficie fogliare / produzione", a migliorare il WUE e a meglio comprendere le complesse interazioni "vitigno-ambiente". In pratica, da questa attività dovrebbero scaturire risposte a quesiti quali: 1) quale vitigno risulta maggiormente adatto in ambienti caratterizzati da elevati regimi termici e radiativi e/o da scarse disponibilità idriche?; 2) quale vitigno riesce ad utilizzare meglio l'acqua di una eventuale irrigazione di soccorso?; 3) quale livello di fogliosità occorre mantenere nella chioma?; 4) qual è il rapporto ottimale foglie/uva?. La fisiologia della foglia può essere agevolmente valutata con i normali analizzatori portatili di gas a raggi infrarossi presenti sul mercato, purché usati con gli accorgimenti necessari atti a rappresentare con fedeltà il fenomeno in esame. A tal fine

risulterebbe utile associare a queste misure fisiologiche puntiformi altre analisi basate, ad esempio, sulla fluorescenza della clorofilla e sulla discriminazione isotopica del carbonio (Gaudillere *et al.*, 2002).

Nella seconda parte, abbiamo invece cercato di illustrare la problematica che, sotto il profilo metodologico, si presenta ogni volta che parametri fisiologici facilmente misurabili su foglia singola (fotosintesi, traspirazione, conduttanza stomatica, ecc.) devono essere estrapolati a livello di chioma intera. Grazie allo sviluppo di sistemi di misura di scambi gassosi di chiome intere, specie nell'ultimo decennio, questa problematica può dirsi virtualmente risolta. La sperimentazione condotta ha infatti ormai ampiamente dimostrato che l'inevitabile grado di perturbazione microclimatica arrecato dalla "presenza" dell'involucro nell'intorno della chioma può essere facilmente contenuto entro limiti tali da non compromettere la validità fisiologica della misura. Certamente questi sistemi non sono scevri da difetti o manchevolezze alle volte costituite da scarsa "portabilità" e maneggevolezza, complessità di montaggio, limitato numero di repliche consentite, necessità di potere disporre di personale con conoscenze avanzate di elettronica ed informatica. Peraltro, il significato fisiologico delle misure che gli stessi possono garantire è incontestabile. Avere la possibilità di applicare sulla chioma diversi trattamenti che ne alterano profondamente ed in modo dinamico la funzionalità e potere in qualche modo "integrare" questi effetti in un unico dato appare sempre più uno strumento metodologico ormai irrinunciabile per chiarire quei "principi fisiologici di base" che sono il fulcro della "efficienza" dell'intera chioma, altrimenti non quantificabile, e conseguentemente della qualità finale dei prodotti uva e vino.

Riassunto

Questo lavoro di sintesi richiama inizialmente alcune recenti acquisizioni sulla funzionalità fotosintetica delle foglie di vite in rapporto a fattori ambientali che, anche alla luce di un trend di sub-tropicalizzazione ormai evidente in molte aree vitate italiane, mettono in primo piano gli stress multipli estivi. Pertanto, in tale ottica, vengono delineate alcune risposte funzionali e meccanismi di adattamento che diversi vitigni mettono in opera quando soggetti ad eccessi termico-radiativi accompagnati o meno da carenza idrica, individuando anche le ricadute pratiche a livello di interazione genotipo-ambiente e di gestione della chioma.

Quindi, nella seconda parte, affronta la più che mai attuale tematica del "passaggio" di scala da misu-

re di scambi gassosi effettuate su singole foglie a misure condotte sull'intera parte epigea discutendo sia le implicazioni di metodo sia quelle di valenza fisiologica. In questa sezione di elaborato viene proposta un'ampia casistica di "tipologie" di dati proveniente da misure su chioma intera da cui si evince come l'utilità di tale approccio sia particolarmente evidente qualora si debbano valutare gli effetti di tecniche (es. potatura verde) che modificano in maniera repentina e dinamica le caratteristiche della "popolazione" di foglie componente la chioma. Inoltre, gli stessi esempi dimostrano come un approccio di chioma intera sia oltremodo efficace nel caso in cui si renda necessario seguire variazioni giornaliere o stagionali di intercettazione luminosa, fotosintesi e consumo idrico oppure si debba disporre di uno strumento di validazione oggettiva di modelli di stima del bilancio del carbonio. In alcuni dei casi proposti, peraltro, emerge che deduzioni fisiologiche basate su un approccio puntiforme possono essere corrette o cambiate sulla base di misure condotte direttamente sulla parte aerea.

In conclusione, il lavoro non sconfessa certamente la validità di misure puntiformi (specie se condotte con metodologia adeguata all'ipotesi di lavoro) e, riconoscendo al tempo stesso alcuni limiti intrinseci dell'approccio "chioma intera" (es. numero limitato di repliche, assenza sul mercato di modelli commerciali), auspica un'integrazione sempre più stretta tra le due metodologie. Il giudizio di efficienza di un determinato sistema di allevamento derivante da misure accoppiate (singola foglia e chioma intera) ne rappresenta già una felice espressione.

Parole chiave: fotosintesi, traspirazione, ripartizione degli assimilati, potatura verde, sistemi di allevamento, fluorescenza della clorofilla, foto-inibizione.

Bibliografia

BARBAGALLO M.G., COLLESANO G., SOTTILE I., FERRANTE S., DI LORENZO R., 1998. *Effect of pruning method and curtain exposure on vegetative and reproductive performance in vines trained to double curtain system*. Giornate GESCO 10 - Groupe Européen d'Etudes des Systèmes de Conduite de la Vigne. Changins: 295-300.

BARBAGALLO M.G., SANTALUCIA G., DI LORENZO R., 2006. *Stress idrico moderato in viti irrigate a goccia*. VQ, in vite qualitas, in vino excellentia, 5: 23-31.

BUWALDA, J.G. 1991. *A mathematical model of carbon acquisition and utilization by kiwifruit*. Ecological Modelling, 57: 43-64.

BUWALDA J.G., GREEN, T.G.A., MEEKINGS J.S., CONEYBEAR D.J., 1992. *Measurement of canopy gas exchange of kiwifruit vines using a suite of whole canopy cuvettes*. Env. Exp. Bot., 32: 439-448.

CARTECHINI A., PALLIOTTI A., 1995. *Effect of shading on vine morphology and productivity and leaf gas exchange characteristics in grapevines in the field*. Amer. J. Enol. Vitic., 46: 227-234.

CORELLI-GRAPPADELLI L., MAGNANINI E., 1993. *A whole tree system for gas exchange studies*. HortScience, 28: 41-45.

DE PALMA L., MATTI G.B., NOVELLO V., 2004. *Scaling up photosynthetic water use efficiency from leaf to whole plant in table grapevines trained to tendone system*. IVth IS Irrigation of Hort. Crops, Acta Hort., 664: 147-154.

DE PURY D.G.G., FARQUHAR G.D., 1997. *Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models*. Plant, Cell and Environ., 20: 537-557.

DI LORENZO R., SOTTILE I., OCCORSO G., BARBAGALLO M.G., IANNOLINO G., MELI R., 1992. *Influenza delle forme di allevamento sull'andamento della superficie fogliare della vite in Sicilia*. 4^o Symp. Int. Physiol. Vigne Torino.

DI LORENZO, BARBAGALLO M.G., COLLESANO G., FERRANTE S., 1996. *Relazioni tra caratteristiche vegetative e produttive in germogli di Vitis vinifera L. cultivar "Inzolia"*. III Giornate Scientifiche SOI, Erice: 73-74.

DI LORENZO R., FERRANTE S., BARBAGALLO M.G., 2001. *Modification of source/sink ratios in Nero d'Avola (Vitis vinifera L.) grapevines in a warm-dry environment*. Adv. Hort. Sci. 15,: 31-38.

EDSON C.E., HOWELL, G.S., FLORE J.A., 1995. *Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines II. Seasonal changes in single leaf and whole vine photosynthesis*. Amer. J. Enol. Vitic., 46: 469-477.

EYNARD I., DALMASSO G. 1990. *Viticultura moderna*. Hoepli Editore, Milano.

FRANCISCONI A.H.D., LAKSO A.N., DENNINGS S.S., 1997. *Light and temperature effects on whole-canopy net carbon dioxide exchange rates of apple trees*. Acta Hort., 451: 287-293.

GARCIA R.L., NORMAN J.M., McDERMITT D.K., 1990. *Measurement of canopy gas exchange using an open chamber system*. Remote Sensing Rev., 5:141-162.

GUADILLERE J-P., VAN LEEUWEN C., OLLAT N., 2002. *Carbon isotope composition of sugars in grapevine, an integrated indicator of vineyard water status*. J. Exp. Bot., 53: 757-763.

HEINECKE, A.J., CHILDERS N.F., 1936. *Influence of respiration on the daily rate of photosynthesis of entire apple trees*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 34: 142-146.

HUNTER J.J., VISSER, J.H., 1989. *The effect of partial defoliation, leaf position and developmental stage of the vine on leaf chlorophyll concentration in relation to the photosynthetic activity and light intensity in the canopy of Vitis vinifera L. cv. Cabernet Sauvignon*. South Afr. J. Enol. Vitic., 10: 67-73.

IACONO F., SOMMER K.J., 1996. *Photoinhibition of photosynthesis in Vitis vinifera under field conditions: Effects of light and leaf position*. Austr. J. Grape Wine Res., 2:10-20.

INTRIERI C., ZERBI G., MARCHIOL L., PONI S., CAIADO T., 1995. *Physiological response of grapevine leaves to lightflecks*. Sci. Hortic. 61: 47-59.

INTRIERI C., PONI S., REBUCCI B., MAGNANINI E., 1997. *Effects of canopy manipulations on whole-vine photosynthesis: Results from pot and field experiments*. Vitis, 36: 167-173.

INTRIERI C., PONI S., REBUCCI B., MAGNANINI E., 1998. *Row orientation effects on whole-canopy gas exchange of potted and field grown grapevines*. Vitis 37: 147-154.

KATERJI N., DAUDET F.A., CARBONNEAU A., OLLAT N., 1994. *Etude à l'échelle de la plante entière du fonctionnement hydrique et photosynthétique de la vigne: comparaison des systèmes de conduite traditionnel et en Lyre*. Vitis, 33: 197-203.

KRIEDEMANN. P.E., KLIEWER W.M., HARRIS J.M., 1970. *Leaf age and photosynthesis in Vitis vinifera L.* Vitis, 9: 97-104.

LAKSO A.N., FRANCISCONI A.H.D., DENNING S.S., MATTI G.B., 1995. *Gas exchange in apple trees: leaf versus whole canopy comparison*. Proceedings of "Control of photosynthesis in tree species", Bordeaux (France), 27-29 agosto.

LAKSO A.N., MATTI G.B., NYROP J.P., DENNING S.S., 1996. *Influence of European Red Mite on leaf and whole canopy*

- CO₂ exchange, yield, fruit size and quality in "Delicious" apple trees.* J. Amer. Soc. Hort. Sci., 121: 954-958.
- LONG S.P., FARAGE P.K., GARCIA R.L., 1996. *Measurement of leaf and canopy photosynthetic CO₂ exchange in the field.* J. Exp. Bot., 47: 1629-1642
- MATTI G.B., ORLANDINI S., 2004a. *Misure della fotosintesi su pianta intera: due casi di studio.* Quaderni della scuola di specializzazione in Scienze viticole ed enologiche, Torino, 27: 149-161.
- MATTI G.B., ORLANDINI S., 2004b. *Whole plant gas exchange measurements in grapevine to estimate water use efficiency.* Proc. Int. Seminar on "Role and importance of integrated soil and water management for orchards development", Mosciano S. Angelo, 9-10 maggio: 113-118.
- NAOR A., GAL Y., BRAVDO B., 1997. *Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field grown Sauvignon blanc grapevines.* J. Expt. Bot., 48: 1675-1680.
- OSMOND C.B., BJÖRKMANN O., ANDERSON D.J., 1980. *Physiological processes in plant ecology.* Springer-Verlag, Berlin and New York. pp. 468.
- OSMOND C.B., 1994. *What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants.* In: N. Baker e J. Bowyer ed., *Photoinhibition of Photosynthesis.* From Molecular Mechanisms to the Field, BIOS Scientific, Oxford: 1-24.
- OSMOND C.B., GRACE S.C.; 1995. *Perspectives of photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reaction of photosynthesis?* J. Exp. Bot., 46: 1415-1422.
- PALLIOTTI A., CARTECHINI A., 2001. *Photosynthetic light-response curves in relation to illumination of adaxial and abaxial surfaces of sun and shade leaves of Vitis vinifera L.* Vitis 40:175-177.
- PALLIOTTI A., CARTECHINI A., FERRANTI F., 2000. *Morpho-anatomical and physiological characteristics of primary and lateral shoot leaves of Cabernet Sauvignon and Trebbiano toscano grapevines under two irradiance regimes.* Am. J. Enol. Vitic., 51: 122-130.
- PALLIOTTI A., SILVESTRONI O., 2004. *Ecofisiologia applicata alla vite.* In: *Viticultura ed Enologia Biologica: Mercato, Tecniche di Gestione, Difesa, Vinificazione e Costi*, Edagricole: 41-92.
- PALLIOTTI A., SILVESTRONI O., PETOUMENOU D., VIGNAROLI S., BERRIOS J.G., 2007a. *Light-avoiding capability in Sangiovese leaves during water stress and effects on photoinhibition and gas-exchange.* Proc. XV International Symposium GESCO 2007, 20-23 June, Porec (Croazia), I: 503-509.
- PALLIOTTI A., SILVESTRONI O., CARTECHINI A., PETOUMENOU D., MATTIOLI S., 2007b. *Meccanismi di down-regulation in Vitis vinifera L.* Italus Hortus 14(3): 105-110.
- PATAKAS A., NIKOLAU N., ZIOZIOU E., RADOGLU K., NOITSAKIS B., 2002. *The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines.* Plant Science, 163: 361-367.
- PETOUMENOU D., 2007. *Growth rate, morpho-physiological and ultrastructural behaviour in Vitis vinifera L. under limited and unlimited conditions.* Dissertazione di Dottorato di Ricerca, Università di Perugia.
- PETRIE, P. R.; TROUGHT, M. C. T.; HOWELL, G. S.; 2000: *Influence of leaf aging, leaf area and crop load on photosynthesis, stomatal conductance and senescence of grapevine (Vitis vinifera L. cv. Pinot noir).* Vitis, 39: 31-36.
- PETRIE P.R., TROUGH M.C.T., HOWELL G.S., BUCHAN G.D., 2003. *The effect of leaf removal and canopy height on whole-vine gas exchange and fruit development of Vitis vinifera L. Sauvignon blanc.* Func. Plant Biol., 30: 711-717.
- PONI S., INTRIERI C., SILVESTRONI O., 1994. *Interactions of leaf age, fruiting, and exogenous cytokinins in Sangiovese grapevines under non-irrigated conditions. I. Gas exchange.* Amer. J. Enol. Vitic., 45: 71-78
- PONI S., MAGNANINI E., REBUCCI B., 1997. *An automated chamber system for measurements of whole vine gas exchange.* HortScience, 32: 64-67.
- PONI S., INTRIERI C., MAGNANINI E., 1999. *Set-up, calibration and testing of a custom-built system for measuring whole-canopy transpiration in grapevine.* Acta Hort., 493: 149-159.
- PONI S., GIACHINO E. 2000. *Growth, photosynthesis and cropping of potted grapevines (Vitis vinifera L. cv. Cabernet Sauvignon) in relation to shoot trimming.* Austr. J. Grape and Wine Res., 3: 208-215
- PONI S., MAGNANINI E., BERNIZZONI F., 2003. *Degree of correlation between total light interception and whole-canopy net CO₂ exchange rate in two grapevine growth systems.* Aust. J. Grape. Wine Res. 9: 2-11.
- PONI S. 2004. *La potatura verde nel vigneto: aspetti fisiologici e colturali.* L'Informatore Agrario 26, 37-49.
- PONI, S., B. GRUBER, P. PRESUTTO, H.R. SCHULTZ 2005. *Response of potted Sangiovese grapevines to partial rootzone drying: water status, gas exchange, growth and grape quality.* Proc. 14th GESCO, Geisenheim, 23-27 August: 505-512.
- PONI S., PALLIOTTI A., BERNIZZONI F., 2006. *Calibration and evaluation of a STELLA software-based daily CO₂ balance model in Vitis vinifera L.* J. Am. Soc. Hort. Sci., 131: 273-283.
- RUSSEL A.W., CRITCHLEY C., ROBINSON S.A., FRANKLIN L.A., SEATON G.G.R., CHOW W.S., ANDERSON J.M., OSMOND C.B., 1995. *Photosystem II regulation and dynamics of the chloroplast D1 protein in Arabidopsis leaves during photosynthesis and photoinhibition.* Plant Physiology, 107: 943-952.
- SCHULTZ H.R., 1993. *Photosynthesis of sun and shade leaves of field grown grapevines (Vitis vinifera L.) in relation to leaf age. Suitability for the plastochron concept for the expression of physiological age.* Vitis 32, 197-205.
- SCHULTZ H.R., 2000. *Climate change in viticulture: a European perspective on climatology, carbon dioxide and UV effects.* Austr. J. Grape and Wine Res., 6: 2-12.
- SILVESTRONI O.; PONI S.; INTRIERI C.; FONTANA M., 1992. *Effects of light regimes on chlorophyll concentration and gas-exchange in Vitis vinifera L.* Proc. 3rd Int. Symp. On Viticulture and enology in Cool Climates. Geisenheim/Mainz 8-12 June. Die Wein-Wissenschaft. Viticultural and Enological Science, 3/6: 96-100.
- SIROIS D.L., COOPER G.R., 1964. *The influence of light intensity, temperature and atmospheric carbon dioxide concentration on the rate of apparent photosynthesis of a mature apple tree.* Maine Agr. Exp. Sta. Orono Bul. 626.
- SUCCI F., MAGNANINI, E., 1994. *Daily measurement of CO₂ assimilation rate on kiwifruit vine.* New Zeal. J. of Crop and Hort. Sci., 22: 17-21.
- VASCONCELOS M.C., BRASKER E., REYNOLDS A., 2007. *Effects of crop level on yield components, fruit composition, wood carbohydrate reserves, and wine quality of Pinot noir.* Proc. XV International Symposium GESCO 2007, 20-23 June, Porec (Croazia), II: 830-840.
- WÜNSCHE J. N., PALMER, J.W., 1997. *Portable through-flow cuvette system for measuring whole canopy gas exchange of apples trees in the field.* HortScience 32, 653-658.
- ZUFFEREY V., MURISIER F., SCHULTZ H. R., 2000. *A model analysis of the photosynthetic response of Vitis vinifera L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature.* Vitis, 39:19-26.