



DIPARTIMENTO DI SCIENZE AGRARIE ALIMENTARI E AMBIENTALI

CORSO DI LAUREA IN: SCIENZE E TECNOLOGIE AGRARIE

ETÀ FOGLIARE DELLE PIANTE ARBOREE

TIPO TESI: (compilativa)

Studente:
FABRIZIO VILLANI

Relatore:
PROF. DAVIDE NERI

Correlatore:
DOTT.SSA VERONICA GIORGI

ANNO ACCADEMICO 2021-2022

Alla mia famiglia
i miei genitori Enzo e Pina
ed i miei fratelli Nicola, Domenico e Damiano

SOMMARIO

SOMMARIO	
INTRODUZIONE E SCOPO DELLA TESI.....	1
CAPITOLO 1 STRATEGIE EVOLUTIVE DELLE FOGLIE NEI DIVERSI ECOSISTEMI	3
1.1 <i>Morfologia e struttura delle foglie in riferimento all'età fogliare</i>	6
1.1.1 <i>Struttura e funzione fogliare in risposta ai predatori</i>	8
1.1.1.1 <i>Genetica ed evoluzione</i>	10
CAPITOLO 2 ETÀ DELLE FOGLIE DELLE DIVERSE SPECIE ARBOREE	12
2.1 <i>Capacità fotosintetica ed età fogliare</i>	22
2.1.1 <i>Influenza della potatura sulla capacità fotosintetica e sull'età fogliare</i> . 27	
CAPITOLO 3 RIMOBILITAZIONE DEI NUTRIENTI DURANTE LA SENESCENZA FOGLIARE	30
3.1 <i>Efficienza d'uso dell'azoto</i>	33
3.1.1 <i>Bilancio nutrizionale delle piante arboree</i>	35
3.1.1.1 <i>Effetto delle concimazioni in relazione all'età fogliare</i>	36
CONCLUSIONI	39
BIBLIOGRAFIA.....	41
RINGRAZIAMENTI.....	47

INTRODUZIONE E SCOPO DELLA TESI

Si stava come d'autunno sugli alberi le foglie (Ungaretti, 1918).

Come le foglie su un albero che cadono e si rinnovano, così ogni azione, pensiero e movimento ci mutano (Aregentati, 2020 da Aristotele (384 a.C.-322 a.C.).

La foglia è al centro di grandi testi sin dai tempi antichi, ma più che al centro di grandi testi la foglia è al centro di tutto, è il fulcro dove tutto ha inizio. ... *non possiamo concepire una foglia senza un nodo e un nodo senza una gemma ... finalmente vediamo le foglie nella loro massima espansione e diversificazione, ... ci accorgiamo presto di un nuovo fenomeno: ... la fioritura* (Goethe, 1817).

Nella foglia avviene uno dei processi più importanti, la fotosintesi, processo attraverso il quale dal carbonio inorganico (CO₂), con acqua e luce, si produce carbonio organico sotto forma di zuccheri, altre molecole e ossigeno (O₂). Quest'ultimo è essenziale per la vita di molti organismi sulla terra.

La fotosintesi fogliare è molto importante anche per contrastare l'inquinamento globale, perché come appena descritto essa a partire dall'anidride carbonica forma anche molecole complesse come cellulosa e lignina, capaci di intrappolare la CO₂ per molti anni, anche centinaia.

Le foglie hanno un comportamento gregario tra loro, partecipando alla costituzione della chioma come popolazione in sinergia reciproca e non come singoli individui in competizione.

Avere un riferimento riguardante la durata della vita della foglia delle diverse specie di piante, sia di interesse agricolo, che ornamentale, che forestale è di grande rilievo. Perché, non sempre la caduta della foglia è correlata all'arrivo della stagione invernale, alla morte della pianta, all'insediarsi di una malattia o altro.

Bensì, la foglia ha una propria vita, o meglio dire, ha un proprio ciclo vitale che va dalla formazione nel primordio gemmale, fino alla sua senescenza e successiva caduta.

La filloptosi, quindi, può essere causata da diversi fattori, tra cui la senescenza naturale delle foglie, oltre che a cause di tipo abiotico e biotico. Le piante hanno attuato delle strategie evolutive a seconda dell'ambiente, del clima, dei predatori e della disponibilità di nutrienti. In base a questi elementi la foglia è caratterizzata da un ciclo vitale più o meno lungo che può andare da qualche settimana a decine di anni.

Essere a conoscenza della durata indicativa di vita fogliare può rivelarsi molto utile per indirizzare alcune operazioni importanti quali:

- il controllo della fioritura e dell'allegagione dei frutti
- la potatura: con essa si possono eliminare foglie vecchie o parti di pianta, e stimolare la crescita di nuove foglie giovanili
- la distribuzione di agrofarmaci: le foglie giovani e attive captano meglio i trattamenti con principi attivi citotropici o translaminari
- la concimazione: le foglie durante la senescenza attuano una rimobilitazione di nutrienti
- programmare eventuali operazioni di manutenzione del verde (es. siepi e bordure verdi)
- organizzare dei rimboschimenti ed avere riscontri migliori a livello paesaggistico, le foglie durante la senescenza perdono clorofilla mostrando i pigmenti antocianinici e i flavonoidi che danno il tipico colore delle foglie in autunno.

Lo scopo della tesi è quello di dare una panoramica su come le piante e le strutture fogliari si siano organizzate nei vari ecosistemi in correlazione a fattori ambientali e nutritivi, e in che modo questi fattori possano influire sull'età fogliare, fornendo dati tabellari sull'età fogliare di diverse piante arboree.

Viene discusso come l'età delle foglie possa, inoltre, influire su diverse caratteristiche fogliari: morfologia, struttura, capacità fotosintetica, senescenza, efficienza d'uso dell'azoto, e bilancio nutrizionale delle piante, quali siano gli effetti delle concimazioni e della potatura in relazione all'età fogliare e quale sia il ruolo della genetica fogliare e della riproduzione.

Capitolo 1

STRATEGIE EVOLUTIVE DELLE FOGLIE NEI DIVERSI ECOSISTEMI

L'evoluzione è uno sviluppo graduale nel tempo dovuto a diversi fattori, es. mutazioni e selezione naturale, ma è anche soggetta e derivate.

Le piante hanno una storia evolutiva molto lunga. Ogni specie si è adattata al proprio ambiente ed ha attuato una propria strategia di vita per la sopravvivenza e l'evoluzione in cenosi (coevoluzione).

Prendendo in considerazione le foglie, le piante hanno adottato diverse strategie.

Una prima strategia è quella di far cadere le foglie durante la stagione sfavorevole per poi riformarle nella stagione favorevole. Questo fenomeno prende il nome di *ciclo di foglie decidue*: in ambienti caldi, durante la stagione secca le specie decidue riducono le perdite idriche eliminando gran parte della superficie traspirante, portando quindi alla morte le foglie nella stagione calda. In ambienti freddi invece il ciclo deciduo si ha nella stagione fredda (Chabot & Hicks, 1982).

La deciduità è una caratteristica che viene attribuita alle angiosperme che hanno adottato questa strategia per poter adattarsi e dominare diverse zone, in particolare quelle temperate con stagioni sfavorevoli alternate, cioè stagione sfavorevole fredda piuttosto che calda (Axerold, 1966).

Questo comportamento si avvantaggia dell'eliminazione degli organi a rischio di danno per il superamento del periodo avverso ("stress avoidance").

Le sempreverdi, invece, hanno adottato la strategia di non far cadere le foglie e tenerle tutto l'anno, a volte anche per più anni per rinnovarle gradualmente anche in base alle esigenze. Questa strategia si avvantaggia della riduzione del danno degli organi sensibili attraverso un incremento della loro resistenza temporanea per superare il periodo avverso ("stress tolerance").

In alcuni siti si possono riscontrare anche piante semi-decidue e piante semi-sempreverdi. Le semi-decidue bloccano la crescita delle foglie quando le condizioni diventano sfavorevoli. Possono farle cadere o generare foglie più piccole.

Le semi-sempreverdi nelle stagioni avverse possono perdere le foglie per un periodo molto breve oppure perderne solo una parte. Questo accade soprattutto quando piante sempreverdi e decidue si sviluppano in climi diversi da quelli di origine, sono quindi comportamenti adattivi.

In ogni caso le foglie delle piante arboree non sono permanenti per tutta la vita dell'albero, ma vengono cambiate e rinnovate a seguito di un danneggiamento, l'ipotesi è che il danneggiamento avvenga durante la fotosintesi.

Un altro aspetto fondamentale dell'adattamento è la dimensione delle foglie, foglie grandi implicano grandi costi iniziali, molta traspirazione e auto-ombreggiamento. Foglie piccole implicano minor costo iniziale, maggior efficienza dell'uso dell'acqua e meno auto-ombreggiamento (Chabot & Hicks, 1982).

La strategia adottata comporta una serie di adattamenti che coinvolgono anche lo sviluppo complessivo della pianta. Le piante decidue hanno in genere una forma più espansa mentre le sempreverdi una crescita più verticale. Una forma espansa porta infatti nel tempo ad un maggior auto-ombreggiamento e ad una minore capacità fotosintetica che verrà poi compensata dall'espansione dei nuovi germogli e conseguenti foglie agli apici all'esterno della chioma e quindi meglio esposti. Un habitus più verticale cerca di limitare al meglio problemi di auto-ombreggiamento (*figura 1.1*). Queste due strategie adottate dalle piante sono anche dettate dal clima in cui crescono. Gli abeti ed i pini, ad esempio, si avvantaggiano di habitus verticale in quanto in genere devono affrontare stagioni invernali rigide con possibilità di rovesci nevosi, la forma della pianta e delle foglie (aghi) fanno sì che la neve non si accumuli sui rami, non li appesantisca evitando pericoli di scosciamento (Mooney & Gulmon, 1982). Un altro aspetto legato all'ambiente riguarda il tipo di cenosi e le differenze nell'uso della luce a diversi livelli della chioma stratificata derivante dalla presenza di diverse specie con comportamenti complementari.

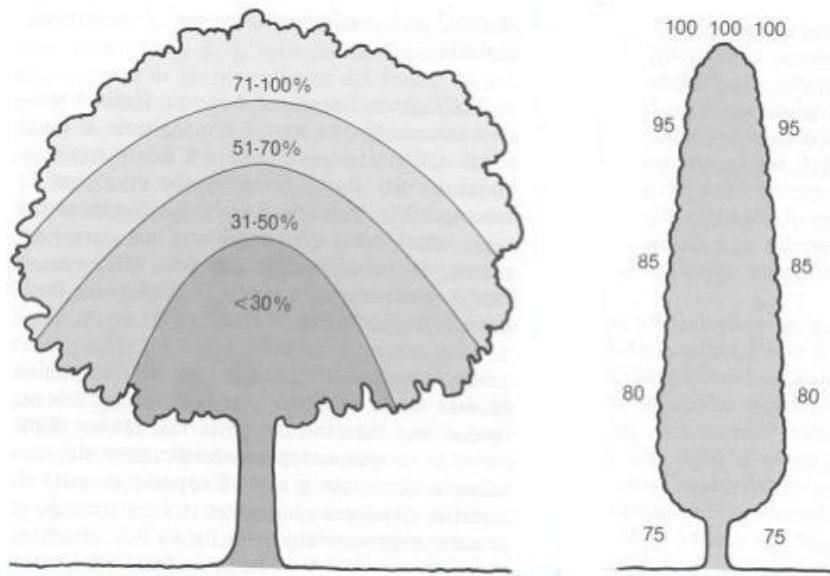


Figura 1-1 Distribuzione della luce (% della luce incidente) all'interno della chioma di una pianta globosa con superficie espansa e isolata, e sulla superficie di una forma assurgente allevata in parete (Baldini, 1986).

1.1 *Morfologia e struttura delle foglie in riferimento all'età fogliare*

Le foglie sono diverse a seconda della specie, dell'habitat, dalle condizioni nutrizionali e tanti altri fattori. Miller (Miller, 1977) nel suo studio evidenzia l'evoluzione nelle diverse ere delle conifere sottolineando il fatto che i fattori ambientali influiscono molto sulla parte morfologica.

Nelle piante sempreverdi, con durata della vita fogliare più lunga, la struttura della foglia è più complessa proprio perché la complessità è data da componenti che servono a far durare la foglia più a lungo. Al contrario, le piante decidue producono foglie con struttura più semplice perché esse dureranno solo per la stagione vegetativa per poi cadere e rinnovarsi (Mooney & Gulmon, 1982).

Le foglie sempreverdi hanno concentrazioni medie di carboidrati strutturali (cellulosa ed emicellulosa) più elevate rispetto alle decidue, inoltre, un maggior spessore e una maggiore densità fa sì che ci sia una maggiore massa fogliare specifica per area di superficie (LMA) (*figura 1.2*) (Zhen-Zhu, 2014).

Una LMA elevata è tipica di foglie longeve (*figura 1.2*) (Mediavilla, et al., 2008) (Wright, et al., 2004). In alcuni studi su conifere, si è notato che specie con fogliame longevo avevano una massa fogliare maggiore rispetto alle specie con fogliame breve (Gower, et al., 1993).

La massa fogliare per superficie fogliare è il prodotto dello spessore della foglia per la densità (massa per volume), quindi un cambiamento di uno di questi componenti comporta una variazione nella LMA. Tra le specie, c'è una forte relazione tra LMA e durata della vita fogliare, questo suggerisce che una struttura più complessa, cioè un rinforzo strutturale delle foglie, gioca un ruolo importante nel determinare la loro durata, molto probabilmente perché le rende meno appetibili ai predatori e le rinforza da rischi fisici (Cannon, 2001).

La costruzione di foglie con elevata massa richiede maggiori investimenti per unità di superficie fogliare, che verranno però spalmanti in una durata maggiore della vita fogliare.

Le foglie che durano più a lungo devono avere una struttura meccanicamente più forte per resistere anche a condizioni non favorevoli, lo si deduce anche dal fatto che con l'invecchiamento fogliare la concentrazione strutturale di carboidrati (cellulosa,

emicellulosa, tannini e fenoli) aumenta sia per piante decidue (**figura 1-3 D-E-F**) che sempreverdi (Mediavilla, et al., 2008). Nelle sempreverdi questi carboidrati vanno a rinforzare la parete cellulare così da resistere meglio al freddo intenso ed evitare il congelamento (Rajashekar & Lafta, 1996). Per di più, le foglie possono fungere da organi di conservazione per carboidrati e nutrienti minerali (Chabot & Hicks, 1982). Le foglie decidue hanno una struttura più semplice proprio perché la pianta investe meno, dato che avranno una longevità inferiore.

Le specie decidue possono sviluppare le dimensioni delle foglie in pochi giorni ed avere già alte capacità fotosintetiche (**figura 1-3 C**). Mentre, le sempreverdi possono arrivare alla piena espansione fogliare anche dopo mesi e pure dopo la piena espansione fogliare generalmente continuano ad aggiungere sostanza secca alla struttura (maggiore LMA, maggior peso e complessità), (Mooney & Gulmon, 1982).

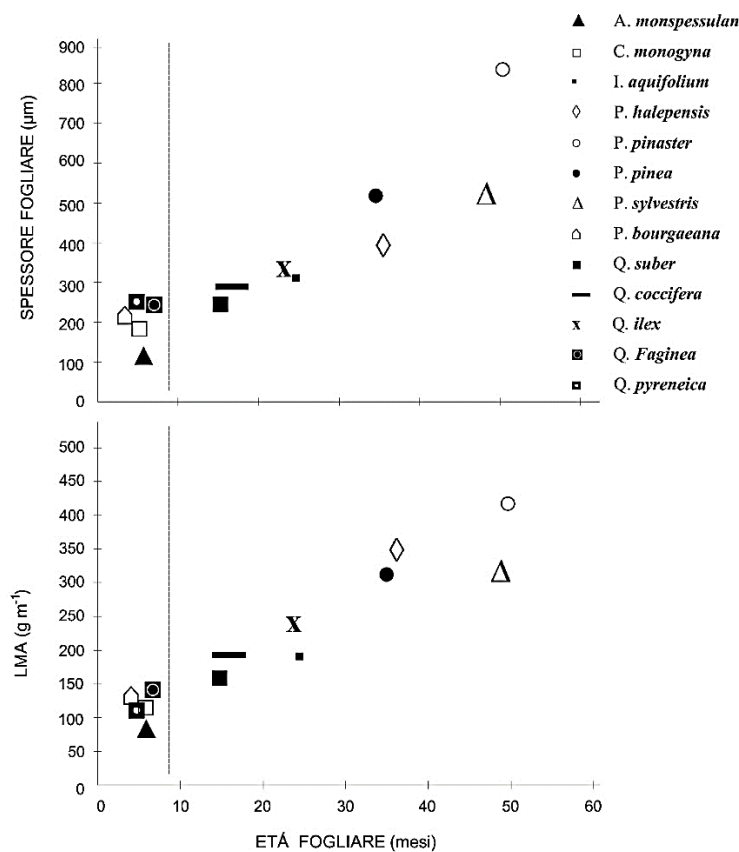


Figura 1-2 Massa fogliare per unità di superficie (LMA) e spessore fogliare rispetto alla durata delle foglie, di diverse specie arboree. Le specie decidue e sempreverdi sono separate da una linea verticale spezzata (Mediavilla, et al., 2008).

1.1.1 *Struttura e funzione fogliare in risposta ai predatori*

L'evoluzione delle piante è stata guidata anche dalla presenza di predatori (insetti o animali che si nutrono di foglie o di parti di piante), soprattutto attuando strategie di difesa nei confronti di essi.

Ci sono studi affermantici che le difese, essenzialmente fibra, tannini, tenacità, spessore e pubescenza che rendono la foglia poco appetibile, sono correlate con le proprietà intrinseche delle specie. In vari ambienti e con diverse specie si è visto che specie a crescita lenta hanno più sostanze di difesa rispetto a specie a crescita rapida, e che le difese immobili sono comuni nelle foglie più longeve (*figura 1.3 D-E-F*).

Le foglie più longeve devono resistere più a lungo a tutti gli eventuali problemi e l'erbivoro è uno di questi, i maggiori investimenti per la difesa potrebbero ridurre la crescita anche della metà. Questa teoria spiega la crescita più lenta delle specie sempreverdi (Coley, 1988) (Gower, et al., 1993).

L'interazione tra pianta e predatori può influire molto a livello di costi da parte della pianta (una pianta attaccata cerca di reagire e rispondere), inoltre, una perdita di foglie dovuta ad attacchi non significa solo minore capacità fotosintetica presente e futura, minore superficie fogliare per area di terreno (perdita di tessuto), ma anche perdita di nutrienti che la foglia avrebbe rimobilitato prima di senescere (Chabot & Hicks, 1982), (Niinemets, 2018).

Due sono i principali percorsi evolutivi presi dalle piante di fronte ai predatori:

uno è quello di avere foglia a breve durata e facilmente ricostituibile (nuova foglia), l'altro è quello di rendere le foglie poco appetibili e sgradevoli attraverso difese strutturali (lignina, cellulose, spessore, pubescenza...) e chimiche (resine, colle, mucillagini, sostanze acide...) (Chabot & Hicks, 1982). A favore di quest'ultimo percorso, è stato osservato, che i predatori (larve, bruchi, tripidi etc...) sono più abbondanti su alberi aventi foglie ad alto contenuto di azoto e a basso contenuto di tannino, questo fa intuire che le giovani foglie sono più appetibili di quelle vecchie, dato che le difese strutturali vengono formate con il tempo (Barber & Marques, 2011). le foglie di piante decidue sono quindi in genere più suscettibili ad attacchi da parte di predatori.

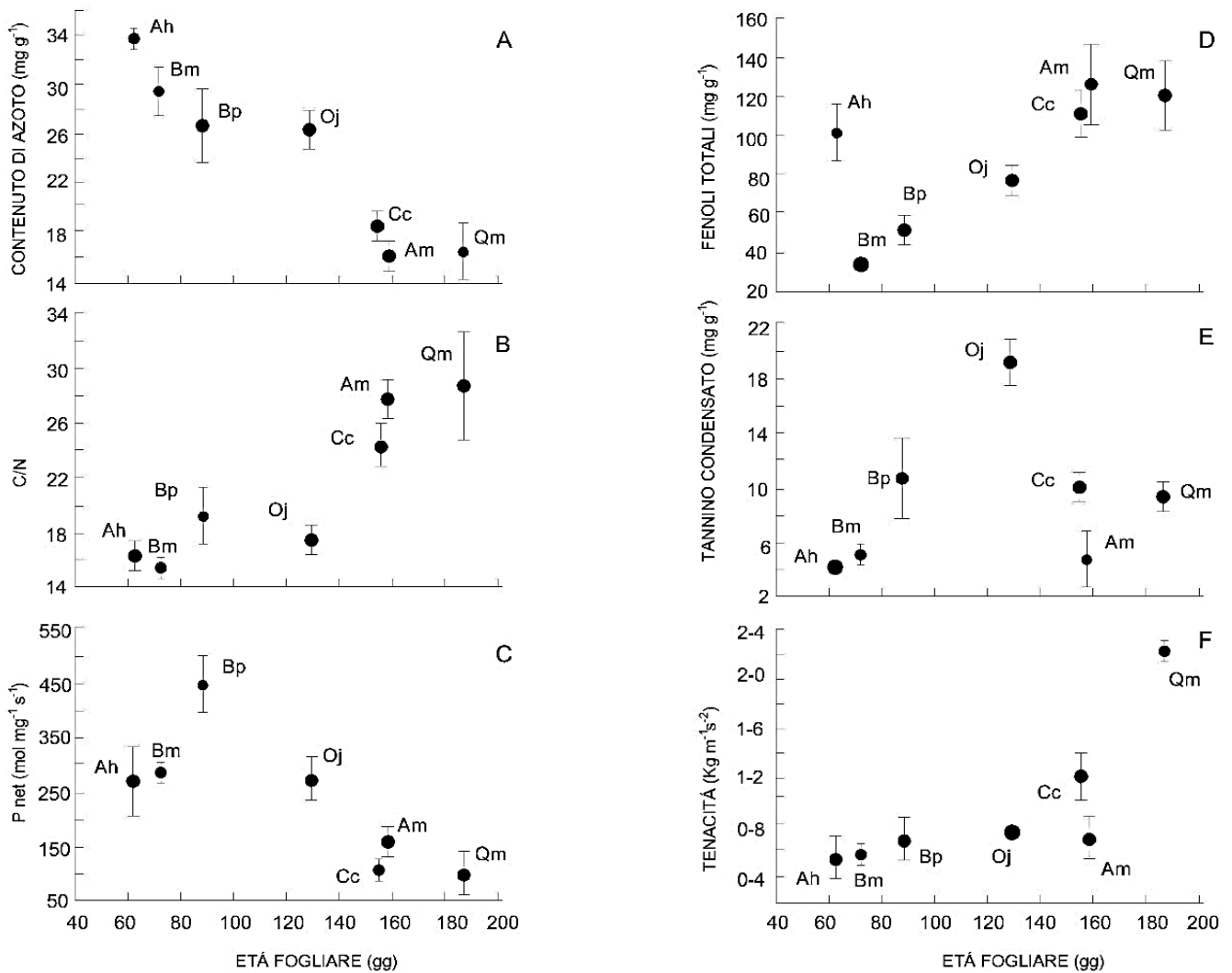


Figura 1-3 A sinistra, correlazione tra durata della foglia (espressa in giorni) e (A) contenuto di azoto, (B) rapporto C/N e (C) tasso fotosintetico per massa fogliare (P_{net}) delle foglie. A destra, correlazione tra la durata delle foglie e (D) i fenoli totali, (E) il tannino condensato e (F) la tenacità delle foglie. I grafici sono riferiti a 7 piante decidue originarie di regioni a clima temperato. Ah = *Alnus hirsuta*, Bm = *Betula maximowicziana*, Bp = *Betula platyphylla* 'japonica', Oj = *Ostrya japonica*, Cc = *Carpinus cordata*, Qm = *Quercus mongolica* 'grosseserrata', Am = *Acer mono* (Matsuki & Koike, 2006).

1.1.1.1 *Genetica ed evoluzione*

Le piante sono in continua evoluzione, la riproduzione può essere sessuale e asessuale. La riproduzione sessuale crea a ogni generazione piante diverse tra loro, poiché presuppone la produzione di gameti (maschili e femminili) in organi specializzati (es. fiori), che a seguito della fecondazione darà origine ad un individuo dotato di un patrimonio genetico del tutto originale anche se derivato da quello dei genitori.

La riproduzione asessuata invece non prevede la produzione di gameti e la fecondazione ed è in genere svantaggiosa per l'evoluzione della specie. Questo tipo di riproduzione viene anche definita propagazione vegetativa, ed avviene per successive mitosi di cellule della pianta madre (tramite stoloni, tuberi, bulbi, polloni etc.).

Le piante ricorrono a questo tipo di propagazione per varie ragioni, essendo immobili, non sono in grado come gli animali di andare in cerca attiva del partner e quando sussistono delle condizioni sfavorevoli all'impollinazione (assenza di vento per le specie anemofile, o scarsa presenza di impollinatori per le specie entomofile), la normale riproduzione non può avvenire. Per assicurarsi comunque una discendenza anche quando le condizioni non sono ottimali le piante possono ricorrere alla propagazione vegetativa, è quindi una strategia di riproduzione.

Questa tecnica viene anche usata in agricoltura per mantenere alcuni caratteri positivi di alcune piante e vengono propagati quindi cloni di esse.

Lo studio dei tratti fogliari e delle correlazioni che intervengono tra di essi ha portato ad un modello di correlazioni tra i tratti fogliari (Wright, et al., 2004), definito bilancio energetico delle foglie, secondo questo modello possiamo trovare ad un'estremità specie a crescita rapida che producono foglie di breve durata, strutturalmente poco costose con alto contenuto di azoto ed elevata capacità fotosintetica, e all'altra, specie a crescita lenta che producono foglie longeve e strutturalmente costose con un basso contenuto di azoto e un basso tasso fotosintetico.

In un recente articolo il bilancio energetico fogliare è stato utilizzato in relazione con l'evoluzione delle specie. È stato notato che la selezione dei singoli tratti fogliari potrebbe limitare l'evoluzione del bilancio energetico fogliare eliminando individui con combinazioni di tratti che funzionano male in un dato ambiente (Donovan, et al., 2011).

Infatti, sappiamo che il fenotipo deriva dall'espressione di combinazioni di geni, quindi ad esempio, se molti dei geni che aumentano l'azoto fogliare aumentano anche l'area fogliare, l'evoluzione in risposta alla selezione per azoto fogliare bassa e area fogliare alta dovrebbe essere limitata dalla mancanza di variabilità genetica per questa combinazione di tratti.

Questo esempio suggerisce che alcuni dei vincoli biofisici e/o biomeccanici potrebbero essere considerati come selezione, piuttosto che come vincoli genetici. Questo perché le leggi fisiche non impediscono la creazione di fenotipi che sono biofisicamente o biomeccanicamente instabili, è la selezione che eliminerà questi individui dalla popolazione perché le loro foglie non funzionano bene. D'altra parte, se le combinazioni di geni portano ad un nuovo fenotipo vantaggioso, questo supererà la selezione ed esso con il tempo diventerà stabile (Vasseur, et al., 2012) (Donovan, et al., 2011).

Capitolo 2

ETÀ DELLE FOGLIE DELLE DIVERSE SPECIE ARBOREE

Per età delle foglie si intende quel periodo che va dalla nascita della foglia, cioè dal germogliamento, fino alla sua senescenza e morte.

La durata della vita delle foglie è un parametro molto difficile da valutare perché le variabili in gioco sono tante. C'è una base genetica e la durata varia quindi da specie a specie coprendo ampi range che possono andare dalle poche settimane di vita fino a raggiungere più anni (*tabella 2-1* e *tabella 2-2*).

Ad esempio, nel genere *Pinus* le foglie raggiungono e superano spesso i 3 anni vita. (Mediavilla, et al., 2008) (Gower, et al., 1993). Nella *Welwitschia mirabilis* una foglia vive quanto la pianta e si può arrivare ad oltre 2000 anni (Ewers & Schmid, 1981), nell'*Araucaria* la durata fogliare può raggiungere i 300 mesi, ovvero 25 anni (Brian, et al., 1982).

La variazione si ha però anche all'interno della stessa specie, l'età fogliare può aumentare o diminuire a seconda dell'ombreggiamento, della fertilità del suolo e quindi disponibilità di nutrienti, dell'inquinamento atmosferico, del clima di origine (*figura 2-3*) dalle differenze adattive genetiche dovute all'acclimatamento in un sito diverso, e da tante altre variabili (Reich & Walters., 1992).

La durata della vita delle foglie su un individuo di *F. virginiana* varia tra 50 e 240 giorni a seconda della stagione e tra i microhabitat (Chabot & Hicks, 1982).

L'età fogliare varia sostanzialmente tra le specie e i tratti delle foglie all'interno della specie variano anche con l'età fogliare, gli alberi aventi foglie con una lunga durata di vita tendono a vivere di più di quelli con una durata di vita delle foglie più breve. Questa tendenza non è però generalizzata in tutti i casi e in tutti i siti (Reich & Walters., 1992).

Il paragone sempreverde-deciduo potrebbe sembrare qualcosa di intrinseco all'interno dell'habitus della specie, ma in realtà è stato notato che le differenze nei tratti fogliari

si associamo ai contrasti decidui vs sempreverdi e sono il risultato principalmente delle differenze nella durata della vita delle foglie (*figura 2-1 e figura 2-2*). Quindi, i paragoni valgono se consideriamo la durata della vita fogliare, infatti, nella foresta pluviale tropicale molte specie sono sempreverdi, ma hanno una durata delle foglie minore di un anno e dei tratti fogliari molto simili a quelli delle piante decidue (Reich, et al., 1991) (Reich & Walters., 1992).

La longevità delle foglie, in genere, cambia notevolmente tra le piante annuali, le piante decidue (*tabella 2-2*) e quelle sempreverdi (*tabella 2-1*). Nelle annuali e nelle decidue la vita della foglia è molto breve perché i ranghi fogliari si sviluppano e si succedono velocemente, la foglia viene formata e sfruttata velocemente (alto tasso fotosintetico e periodo dell'ammortamento del carbonio anche inferiore ad una settimana). Si ha una rapida rimobilizzazione dell'azoto per mantenere le foglie in ambienti luminosi ottimali, di conseguenza c'è un alto e veloce ricambio fogliare durante una singola stagione.

Invece, nelle piante sempreverdi le foglie generalmente vivono più a lungo, si parla di una o più stagioni di crescita. C'è una lenta espansione e formazione fogliare, di conseguenza i picchi fotosintetici non si hanno subito, ma solo quando si arriva alla piena espansione fogliare per poi diminuire gradualmente nel corso dei mesi o addirittura anni (lungo periodo di ammortamento del carbonio investito inizialmente). Si ha infine una riduzione delle perdite di nutrienti (es. l'azoto) che vengono trattenuti nelle foglie, evitando il ritorno al suolo tramite la morte fogliare (Mooney & Gulmon, 1982) (Reich & Walters., 1992).

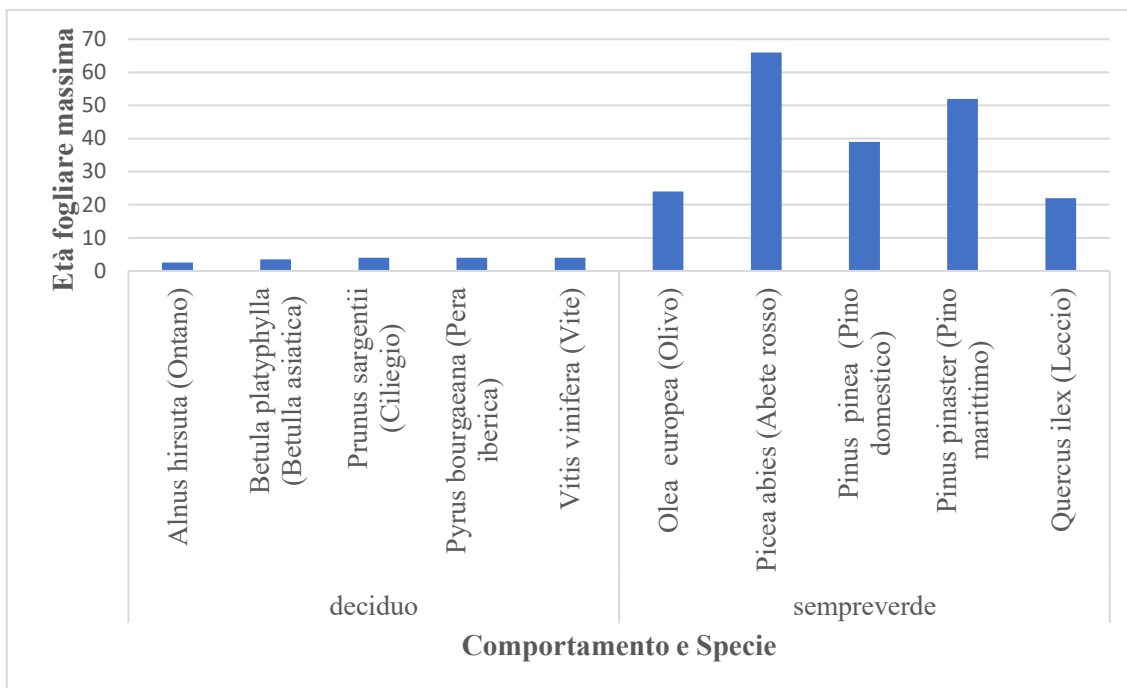


Figura 2-1 Età fogliare massima (mesi) di 10 specie di interesse agricolo e forestale, in relazione al comportamento deciduo o sempreverde.

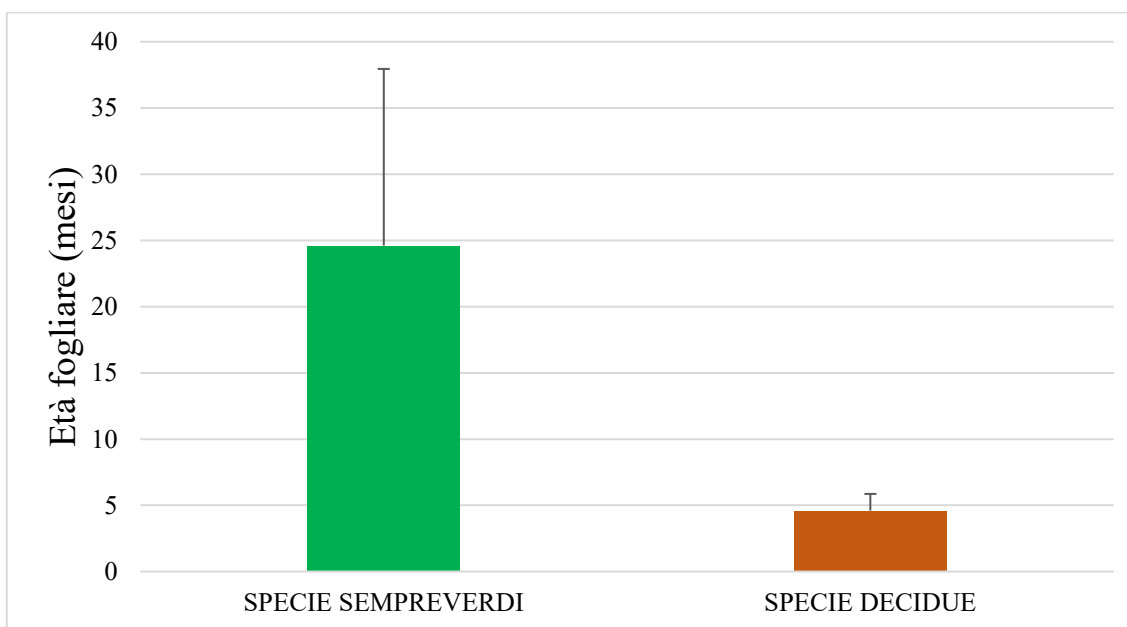


Figura 2-2 Età fogliare media in riferimento alla specie, riguardante 104 piante oggetto di studio, la barra sta ad indicare la deviazione standard.

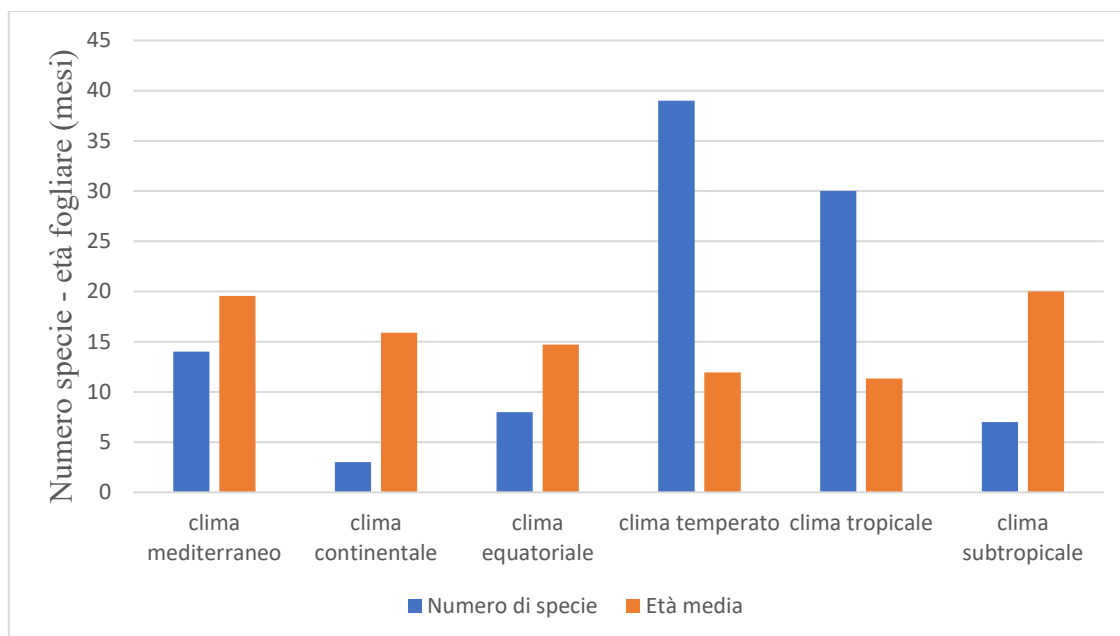


Figura 2-3 Età fogliare media (mesi) in relazione al clima di origine e al numero di specie (sempreverdi e decidue) oggetto di studio di quel clima. Ad esempio, nel clima mediterraneo il numero di specie studiate è 14 e l'età fogliare media è di 19,57 mesi.

«la durata della vita della foglia dovrebbe essere correlata a un equilibrio tra costi e benefici delle foglie. In particolare, quando i costi di mantenimento (acqua e nutrienti) di una foglia durante i periodi sfavorevoli superano i profitti, la foglia dovrebbe essere scartata. In alternativa, una foglia dovrebbe essere scartata quando il potenziale beneficio futuro è inferiore al costo della sua perdita, misurato in termini di investimento di carbonio e nutrienti (Chabot & Hicks, 1982).»

Lo scarto della foglia avviene a seguito della degradazione della clorofilla e della rimobilitazione di nutrienti tramite la formazione in un setto di separazione o abscissione tra la base del picciolo e il fusto. La formazione del setto ha la duplice funzione di riparare la pianta dall'ingresso dei patogeni e di bloccare i vasi conduttori (xilema e floema) che collegano la pianta con la foglia.

Nelle piante del sottobosco, si pensa che l'aumento della durata della vita fogliare sia in parte dovuto ad una strategia adattiva evolutiva, al fine di captare la luce nei

periodi più freddi, le piante del bosco perdono le foglie e quindi in assenza di foglie i raggi solari possono arrivare alle piante del sottobosco (Reich, et al., 1991).

Come già detto, anche la disponibilità di nutrienti può influire sulla vita delle foglie, in genere, in suoli con alta quantità di nutrienti la vita delle foglie viene ridotta mentre aumenta il numero di foglie, al contrario, in suoli poveri il numero delle foglie non è elevato, tuttavia, la longevità delle foglie aumenta (Acherly & Bazzaz, 1995).

Per giunta, è stato visto che una rimozione di parti riproduttive delle piante può comportare un aumento della longevità fogliare, e che la capacità fotosintetica intrinseca di una foglia può essere ridotta durante i periodi in cui le risorse vengono inviate alle parti riproduttive (Mooney & Gulmon, 1982).

Il turnover fogliare è essenziale per garantire un ringiovanimento delle foglie e per mantenere una crescita continua (Mooney & Gulmon, 1982) (Hikosaka, 2003) oltre che un meccanismo riproduttivo molto dinamico, attraverso la formazione di gemme ascellari che subiscono il processo di induzione a fiore in modo programmato e sincronizzato con l'andamento climatico e le altre piante della specie.

Anche in piante sempreverdi, quale ad esempio l'olivo, il ricambio fogliare è essenziale per garantire una produzione costante e di qualità. Operazioni come la potatura oltre che ad agevolare tecniche agronomiche e di raccolta, servono ad aiutare la pianta ad avere un continuo rinnovo fogliare. In aggiunta, nelle specie con una lunga vita fogliare, il fogliame vecchio rappresenta un'alta percentuale della biomassa fogliare totale. Di conseguenza, il fogliame longevo, nelle specie con vita fogliare lunga, contribuisce molto a determinare le caratteristiche fotosintetiche medie dell'intera chioma (Mediavilla & Escudero, 2003).

In **tabella 2-1** si possono osservare i dati relativi all'età fogliare di 53 specie di piante sempreverdi, nella prima colonna si trova il nome scientifico ed in parentesi la famiglia di appartenenza, nella seconda colonna è presente l'età fogliare media espressa in mesi, in alcune specie in parentesi è presente il range di età fogliare. Nella terza colonna la regione di origine e nell'ultima colonna la referenza. Per regione di origine si intendono:

- Regioni temperate: regioni con climi in cui le temperature medie annue sono moderate, con una stagione invernale ben definita e piogge distribuite per lo più durante le stagioni autunno-vernine.
- Regioni mediterranee: è un clima temperato, caratterizzato da clima mite con estati calde e secche ed inverni piovosi.
- Regioni continentali: è un clima temperato, in cui di inverno si hanno abbondanti precipitazioni nevose ed estati calde.
- Regioni tropicali e sub tropicale: i climi di queste regioni sono in genere molto caldi, torridi.
- Regioni equatoriale: è un clima tropicale caratterizzato da temperature medie annua molto elevate ed abbondanti precipitazioni.
- Regioni desertiche: clima arido costituito da forti escursioni termiche giornaliere e da scarsissime precipitazioni.

*la *Welwitschia mirabilis* è una specie in cui le foglie, in genere 2, durano per tutta la vita della pianta, la stessa foglia si consuma nella parte terminale a contatto con il suolo mentre si riforma (1-15 cm anno) alla base. Quindi la foglia non cade ma anche in questo caso ha una durata limitata la parte funzionante (si possono stimare gli anni in base a quanto è larga la pianta e al ritmo annuale).

Tabella 2-1 Età fogliare di specie sempreverdi

Specie	Età fogliare (mesi)	Origine	Riferimenti
SPECIE SEMPREVERDI			
<i>Trema micrantha</i> (Ulmaceae)	6,5	Regioni subtropicali	(Coley, 1988)
<i>Zanthoxylum panamense</i> (Rutaceae)	7,5	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Tabebuia rosea</i> (Bignoniaceae)	8	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Chrysophyllum panamense</i> (Sapotaceae)	8,6	Regioni temperate	(Coley, 1988)
<i>Casearia arborea</i> (Salicaceae)	8,8	Regioni tropicali	(Coley, 1988)

<i>Miconia argentea</i> (Melastomataceae)	8,9	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Macrocnemum glabrescens</i> (Rubiaceae)	9,2	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Alseis blackiana</i> (Rubiaceae)	10,2	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Quercus coccifera</i> (Fagaceae)	10,5 (6,0-15,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Quararibea asterolepis</i> (Bombacaceae)	10,9	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
<i>Simarouba amara</i> (Simaroubaceae)	11,7	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Pistacia lentiscus</i> (Anacardiaceae)	12	Regioni mediterranee	(Juvany, et al., 2012)
<i>Hirtella triandra</i> (Chrysobalanaceae)	12,6	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Quercus rotundifolia</i> (Fagaceae)	13,25 (2,8-23,7)	Regioni mediterranee	(Mediavilla & Escudero, 2003)
<i>Quercus ilex</i> (Fagaceae)	13,5 (5,0-22,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Quercus suber</i> (Fagaceae)	15	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Ilex aquifolium</i> (Aquifoliaceae)	16,15 (7,3-25,0)	Regioni temperate	(Mediavilla & Escudero, 2003)
<i>Protium tenuifolium</i> (Burseraceae)	19	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Cleyera japonica</i> (Theaceae)	19,5	Regioni temperate	(Hikosaka, 2005)
<i>Pinus halepensis</i> (pinaceae)	20 (5,0-35,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Cupania fulvida</i> (Sapindaceae)	21	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Guatteria dumentorum</i> (Annonaceae)	21	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Pinus pinea</i> (pinaceae)	21,5 (4,0-39,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Tachigalia versicolor</i> (Fabaceae)	23	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Tetragastris panamensis</i> (Burseraceae)	23	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Quercus acuta</i> (Fagaceae)	23,5 (7,0-40,0)	Regioni temperate	(Hikosaka, 2005)
<i>Olea europea</i> (Oleaceae)	24	Regioni mediterranee	(Valli & Corradi, 2016)
<i>Virola sebifera</i> (Myristicaceae)	24	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Eucalyptus grandis</i> (Mirtaceae)	24 (12,0-36,0)	Regioni temperate	(Laclau, et al., 2008)

<i>Illicium anisatum</i> (Schisandraceae)	24,5 (15,0-34,0)	Regioni tropicali	(Hikosaka, 2005)
<i>Pinus contorta</i> (Pinaceae)	25,2	Regioni continentali	(Niinemets, 2018)
<i>Pinus pinaster</i> (pinaceae)	26,5 (1,0-52,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Pouteria unilocularis</i> (Sapotaceae)	27	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
<i>Pinus sylvestris</i> (Pinaceae)	27,35 (3,5-51,2)	Regioni temperate	(Mediavilla & Escudero, 2003)
<i>Poulsenia armata</i> (Moraceae)	28	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> (Apocynaceae)	29	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
<i>Prioria copaifera</i> (Caesalpinoideae)	29	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Cupania sylvatica</i> (Sapindaceae)	30	Regioni subtropicali	(Coley, 1988)
<i>Guarea glabra</i> (Meliaceae)	30	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Camelia japonica</i> (Theaceae)	30 (12,0-48,0)	Regioni temperate	(Hikosaka, 2005)
<i>Trichilia cipo</i> (Meliaceae)	32	Regioni desertiche	(Coley, 1988)
<i>Maesa japonica</i> (Primulaceae)	32 (16,0-48,0)	Regioni subtropicali	(Hikosaka, 2005)
<i>Castanopsis sieboldii</i> (Fagaceae)	33	Regioni tropicali	(Hikosaka, 2005)
<i>Taxus baccata</i> (Taxaceae)	33,35 (4,6-62,1)	Regioni temperate	(Mediavilla & Escudero, 2003)
<i>Guarea hairy</i> (Meliaceae)	34	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Calophyllum longifolium</i> (Guttiferae)	35	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Pinus strobus</i> (Pinaceae)	36	Regioni continentali	(Gower, et al., 1993)
<i>Pinus resinosa</i> Aiton (Pinaceae)	46	Regioni mediterranee	(Gower, et al., 1993)
<i>Actinodaphne longifolia</i> (Lauraceae)	51,6	Regioni temperate	(Ewers & Schmid, 1981)
<i>Cinnamomum japonicum</i> (Lauraceae)	58 (22,0-94,0)	Regioni subtropicali	(Hikosaka, 2005)
<i>Picea abies</i> (Pinaceae)	66	Regioni mediterranee	(Gower, et al., 1993)
<i>Araucaria</i> (Araucariaceae)	300	Regioni tropicali	(Chabot & Hicks, 1982)
<i>Welwitschia mirabilis</i> (Welwitschiaceae)	Età della pianta*	Regioni desertiche	(Chabot & Hicks, 1982)

In *tabella 2-2* sono inseriti i dati relativi all'età fogliare di 53 specie di piante decidue.

Tabella 2-2 Età fogliare di specie decidue

Specie	Età fogliare (mesi)	Origine	Riferimenti
SPECIE DECIDUE			
<i>Alnus hirsuta</i> (Betulaceae)	2,25 (2,0-2,5)	Regioni temperate	(S. Matsuki, et al., 2006)
<i>Vitis vinifera</i> (Vitaceae)	2,5 (1,0-4,0)	Regioni temperate	(Zufferey, et al., 2000)
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Tucz. (Tiliaceae)	2,5	Regioni tropicali	(Acherly & Bazzaz, 1995)
<i>Betula maximowicziana</i> (Betulaceae)	2,5 (2,0-3,0)	Regioni temperate	(Matsuki & Koike, 2006)
<i>Leucena leucocephala</i> (Lamiaceae)	2,6 (1,7-3,5)	Regioni tropicali	(Laclau, et al., 2008)
<i>Salix hultetlii</i> var. <i>angustifolia</i> (Salicaceae)	3	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Crataegus monogyna</i> (Rosaceae)	3 (1 0-5,0)	Regioni temperate	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Betula platyphylla japonica</i> (Betulaceae)	3 (2,5-3,5)	Regioni temperate	(Matsuki & Koike, 2006)
<i>Quercus pyrenaica</i> (Fagaceae)	3,5 (1,0-6,0)	Regioni mediterranee	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Pyrus bourgaeana</i> (Rosaceae)	3,5 (3,0-4,0)	Regioni temperate	(Mediavilla, et al., 2008)
<i>Syringa reticulata</i> (Oleaceae)	3,75 (3,5-4,0)	Regioni mediterranee	(Kikuzawa, 1983)
<i>Prunus sargentii</i> (Rosaceae)	3,75 (3,5-4,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Ulmus laciniata</i> (Ulmaceae)	3,75 (3,5-4,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Populus maximowiczii</i> (Salicaceae)	3,75 (3,5-4,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Annona spraguei</i> (Annonaceae)	3,9	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Apeiba tibourbou</i> (Tiliaceae)	3,9	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
<i>Cecropia obtusifolia</i> (Moraceae)	4	Regioni temperate	(Coley, 1988)
<i>Fraxinus mandshurica</i> (Oleaceae)	4	Regioni tropicali	(Kikuzawa, 1983)
<i>Juglans ailanthifolia</i> (Juglandaceae)	4	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Magnolia obovata</i> (Magnoliaceae)	4	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)

<i>Phellodendron amurense</i> (Rutaceae)	4	Regioni subtropicali	(Kikuzawa, 1983)
<i>Quercus faginea</i> (Fagaceae)	4 (1,3-6,7)	Regioni mediterranee	(Mediavilla & Escudero, 2003)
<i>Cornus controversa</i> (Cornaceae)	4,25 (4,0-4,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Cercidiphyllum japonicum</i> (Cercidifillaceae)	4,25 (4,0-4,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> (Fabaceae)	4,25 (4,0-4,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Acer mono</i> (Acaraceae)	4,25 (4,0-4,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Ostrya japonica</i> (Betulaceae)	4,5 (4,0-5,0)	Regioni temperate	(Matsuki & Koike, 2006)
<i>Cecropia insignis</i> (Moraceae)	4,7	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Spondias radlkoferi</i> (Anacardiaceae)	4,7	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Zanthoxylum belizense</i> (Rutaceae)	4,7	Regioni subtropicali	(Coley, 1988)
<i>Styrax obassia</i> (Stryacaceaea)	4,75 (4,5-5,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Picrasma quassioides</i> (Simaroubaceae)	4,75 (4,5-5,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Betula ermanii</i> (Betulaceae)	4,75 (4,5-5,0)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Luehea seemann</i> (Malvaceae)	4,9	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> (Araliaceae)	5	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Aesculus turbinata</i> (Sapindaceae)	5	Regioni continentali	(Kikuzawa, 1983)
<i>Castanea crenata</i> (Fagaceae)	5	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Quercus rubra</i> (Fagaceae)	5	Regioni temperate	(Gower, et al., 1993)
<i>Sorbus commixta</i> (rosaceae)	5	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Carpinus cordata</i> (Betulaceae)	5,25 (5,0-5,5)	Regioni temperate	(Matsuki & Koike, 2006)
<i>Fagus crenata</i> (Fagaceae)	5,25 (5,0-5,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Tilia maximowiczianav</i> (Malvaceae)	5,25 (5,0-5,5)	Regioni temperate	(Kikuzawa, 1983)
<i>Alchornea costaricensis</i> (Euphorbiaceae)	5,3	Regioni subtropicali	(Coley, 1988)
<i>Sapium caudatum</i> (Euphorbiaceae)	5,3	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
<i>Apeiba membranacea</i> (Tiliaceae)	5,9	Regioni tropicali	(Coley, 1988)

Larix decidua (Pinaceae)	6	Regioni temperate	(Gower, et al., 1993)
Acer monospessulanum (Aceraceae)	6,5 (5,0-8,0)	Regioni temperate	(Mediavilla, et al., 2008)
Quercus mongolica var. grosseserrata (Fagaceae)	6,5 (6,0-7,0)	Regioni temperate	(Matsuki & Koike, 2006)
Hyeronima laxiflora (Euphorbiaceae)	6,6	Regioni temperate	(Coley, 1988)
Trattinnickia aspera (Burseraceae)	6,9	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
Jacaranda copaifera (Bignoniaceae)	7	Regioni tropicali	(Coley, 1988)
Zuelania guidonia (Flacourtiaceae)	7,1	Regioni equatoriali	(Coley, 1988)
Cordia alliodora (Boraginaceae)	8,5	Regioni tropicali	(Coley, 1988)

2.1 Capacità fotosintetica ed età fogliare

La fotosintesi è il processo biochimico che sta alla base della sopravvivenza delle piante: è mediante questo fenomeno che la luce solare viene catturata dalla clorofilla presente all'interno delle foglie e trasformata in energia chimica dal sistema fotosintetico.

Le piante sono organismi autotrofi capaci tramite la fotosintesi di prodursi gli elementi nutritivi necessari alla sopravvivenza, all'accrescimento e alla riproduzione.

La capacità fotosintetica è quindi la capacità di catturare ed usare l'energia solare (Aducci & Camoni, 2011).

Questa capacità è correlata all'età fogliare, sia nelle specie decidue che in quelle sempreverdi c'è tipicamente un rapido aumento fino ad un tasso fotosintetico massimo in genere collegato alla massima espansione fogliare, segue quindi, un graduale declino fino alla senescenza e alla morte (*figura 2-4*) (Chabot & Hicks, 1982), (Freeland, 1952).

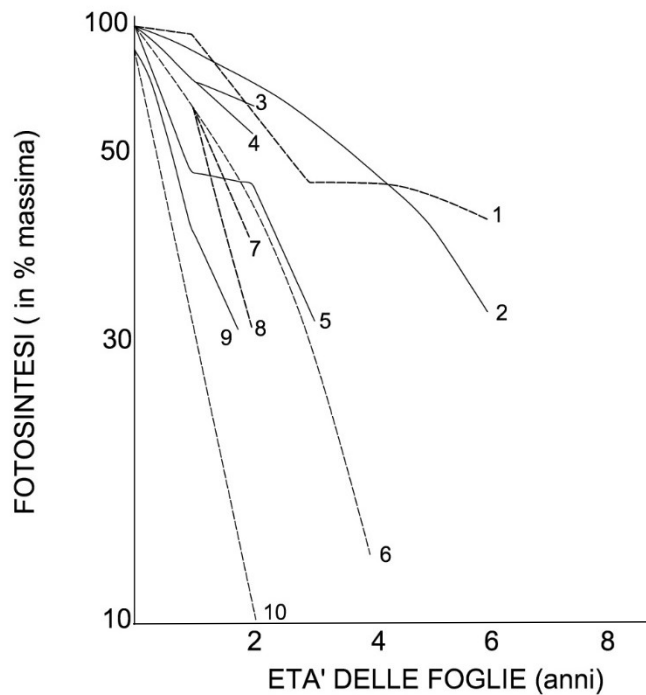


Figura 2-4 Modello di declino del tasso fotosintetico nelle conifere sempreverdi di zone temperate. I valori di fotosintesi sono espressi in percentuale del tasso massimo, che in tutte le specie raffigurate si verifica nel primo anno di età. Specie 1-*Abies balsamea*, 2-*Picea glauca*, 3-*Pinus sylvestris*, 4-*Pinus strobus*, 5- *Picea sitchensis*, 6- *Pseudotsuga menziesii*, 7-*Pinus nigra*, 8-*Abies concolor*, 9-*Picea abies*, 10- *Pinus ponderosa* (Chabot & Hicks, 1982).

La luce è quindi un elemento importante per la vita della pianta e dalla foglia, senza luce non c'è fotosintesi. Un pensiero comune è quello che più luce arriva meglio è per la pianta, in realtà non è così, perché in condizione di luce elevata molte piante riducono sia il numero di foglie per germoglio che la longevità fogliare (Acherly & Bazzaz, 1995).

Le foglie hanno un massimo di attività fotosintetica, al di sopra del quale anche se c'è più luce quindi più fotoni non aumenta la produzione di fotosintetati. Più luce c'è e maggiore sarà la temperatura, maggiore temperatura equivale a maggior calore e di

conseguenza si ha maggiore traspirazione. Quindi, il bilancio fotosintesi/traspirazione diminuisce fino a diventare in alcuni casi negativo (*figura 2-5*). Oltre a questo, bisogna considerare anche il danno che i fotoni in eccesso possono portare al sistema fotosintetico (fotoinibizione e fotossidazione). Il mantenimento dei sistemi fotosintetici ha un costo elevato in ragione della continua riparazione di questi danni. Il bilancio fra costo di riparazione e fotosintesi è quindi un altro fattore nello studio dell'età fogliare.

Il picco di attività fotosintetica è in genere correlato alla massima espansione fogliare (Intrieri, et al., 1992), su vite ad esempio la massima attività fotosintetica si è verifica circa 40 giorni dopo lo spiegamento fogliare, successivamente diminuisce gradualmente (Kriedemann, et al., 1970), mentre l'optimum termico è stato individuato tra 20 e 30° C, quando le temperature superano i 30° C c'è in genere un declino del tasso fotosintetico e dell'assimilazione dei nutrienti (Zufferey, et al., 2000). Generalmente le specie decidue hanno tassi fotosintetici maggiori rispetto alle sempreverdi in correlazione alla longevità delle foglie, cioè foglie longeve (tipiche sempreverdi) hanno capacità fotosintetica inferiore rispetto a foglie con breve durata della vita (tipiche di specie decidue).

La capacità fotosintetica dipende oltre che dalla luce, dalle risorse a disposizione, cioè: acqua, e nutrienti. Ne consegue che le piante producono foglie con capacità fotosintetica commisurata alle risorse a loro disposizione.

Poiché le risorse disponibili possono cambiare ne deriva che la capacità intrinseca della foglia cambia. In una giornata di sole si ha maggiore fotosintesi che in una giornata di pioggia, in stato di stress idrico la fotosintesi non è massima, così come nel caso di carenze nutrizionali.

Inoltre, la capacità intrinseca di una foglia può essere ridotta durante i periodi in cui le risorse vengono inviate alle parti produttive (Mooney & Gulmon, 1982) (Mediavilla, et al., 2008).

Quindi le foglie con maggiori risorse (acqua, luce e nutrienti) sono quelle che avranno maggiore capacità fotosintetica. Dato che le risorse cambiano sia stagionalmente che durante la vita della pianta, dovrebbe farlo anche la sua capacità fotosintetica. Le foglie delle piante che subiscono rapidi cambiamenti nella disponibilità di nutrienti o altro sono spesso di breve durata.

C'è un legame tra la durata della vita delle foglie e il tasso di fotosintesi (*figura 2-6*), che a livello evolutivo si possono tradurre in tre percorsi:

- 1- Una maggiore durata delle foglie compensa la capacità fotosintetica limitata dall'ambiente;
- 2- In ambienti non limitativi, foglie longeve consentono a una pianta di evitare i grandi investimenti di biomassa e nutrienti richiesti da una struttura fisiologica ad alta capacità;
- 3- Le pressioni selettive che influenzano la durata della vita delle foglie e i tassi di fotosintesi operano sulla pianta in modo indipendente, ma non sono frequentemente correlate nel mondo naturale (Chabot & Hicks, 1982).

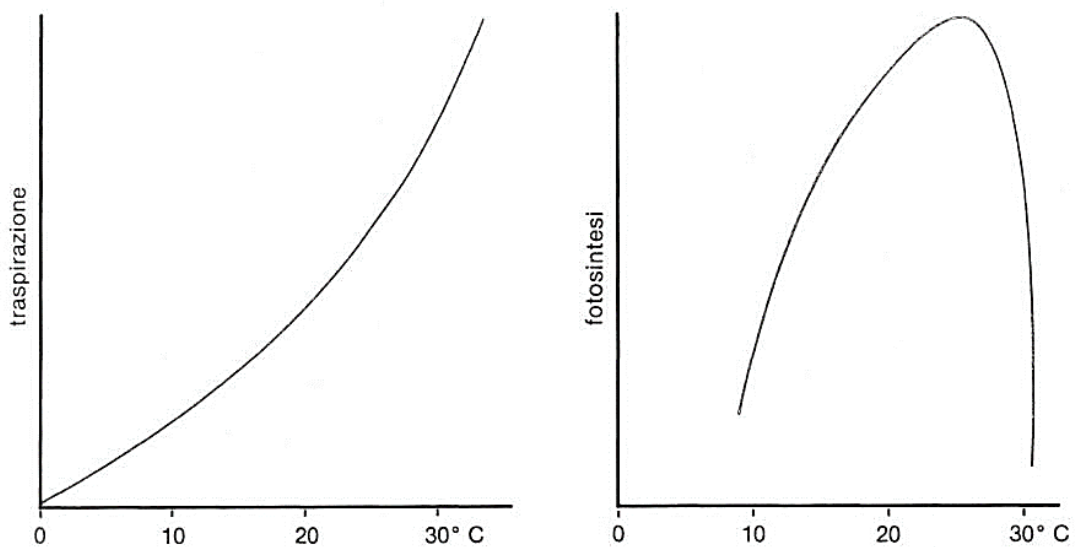


Figura 2-5 Variazioni della intensità della traspirazione (a sinistra) e della fotosintesi (a destra) in rapporto alla temperatura dell'ambiente (Baldini, 1986).

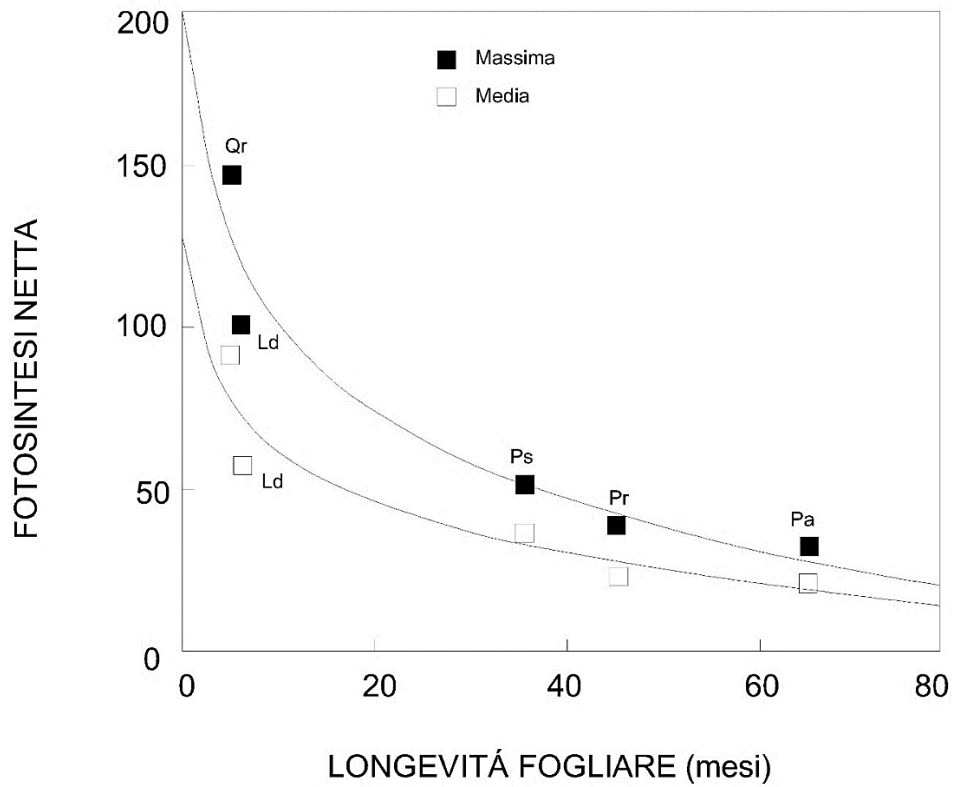


Figura 2-6 Fotosintesi netta in relazione alla longevità fogliare (mesi) per *Quercus rubra* (Qr), *Larix decidua* (Ld), *Pinus strobus* (Ps), *Pinus resinosa* (Pr) e *Picea abies* (Pa). All'aumentare della longevità fogliare la fotosintesi diminuisce (Gower, et al., 1993).

2.1.1 *Influenza della potatura sulla capacità fotosintetica e sull'età fogliare*

La potatura comprende numerose operazioni che vengono eseguite direttamente sullo scheletro o sulla chioma delle piante arboree per regolare la loro naturale capacità vegetativa e produttiva e conseguire il massimo rendimento economico.

In natura le foglie delle chiome degli alberi tendono ad occupare tutto lo spazio disponibile portando ad una chioma fitta e creando quindi zone di ombra, le foglie all'ombra vanno incontro nel tempo a senescenza e quindi alla morte. Una volta che le foglie si sono staccate i rami che le contenevano non servono più e la pianta si libera anche di questi. La caduta comporta lo sviluppo di uno strato di abscissione alla base del ramo, questo alla fine si rompe e consente al ramo di essere espulso. Si produce quindi un nuovo tessuto che cresce sul moncone lasciato dal ramo caduto, il processo prende il nome di *occlusione*. Il risultato di questo processo detto anche *autopotatura* è un nodo lasciato nel legno. L'autopotatura può durare da pochi anni fino a decine di anni a seconda della specie e delle condizioni pedoclimatiche e ha il fine di eliminare parti di pianta non efficienti.

L'operazione di potatura a differenza dell'autopotatura naturale può avere diversi scopi, esistono infatti numerose tecniche di potatura (potatura di allevamento, di produzione, di ringiovanimento, di riforma, di risanamento, ecc.) che vengono eseguite a seconda del risultato che si vuole ottenere.

La potatura influisce sia sulla capacità fotosintetica che sull'età fogliare oltre che su molti altri aspetti strettamente agronomici quali: la produzione di frutti, produzione di legno, l'agevolazione degli interventi colturali, il preservare la struttura arborea sana, la produzione di foglie e la qualità delle produzioni.

Forma di allevamento, ambiente ed età fogliare influiscono molto sulla produzione delle piante, la potatura è fondamentale per regolare l'attività vegetativa e quella riproduttiva, formare lo scheletro e indurre la produzione. Ad esempio, per colture sempreverdi come olivo e agrumi, in ambienti con elevata disponibilità di energia radiante, vengono usate principalmente forme a globo (forme in volume in cui la chioma è sviluppata sia in altezza, sia in lunghezza, sia in spessore), con una struttura scheletrica più o meno regolare e presenza di rami anche verso l'interno della chioma

che risulta perciò molto compatta, che spesso fa sì che i frutti non siano esposti a luce diretta. Mentre, per i fruttiferi decidui negli ultimi decenni si sono sviluppate forme di allevamento a parete in cui la pianta viene indirizzata principalmente in altezza in modo da contenere lo sviluppo in larghezza, di aumentare la densità di impianto, e per avere una intercettazione fogliare migliore, che si ripercuote in più produzione e maggiore qualità dei frutti, oltre che ad agevolare tutte le altre operazioni colturali. In genere per questo tipo di forme (fusetto, palmetta, controspalliere ecc.) sono necessarie delle strutture di sostegno.

Negli ultimi anni anche l'olivo è allevato in parete (oliveto superintensivo), ma per avere delle buone produzioni e delle piante sane, serve un controllo della crescita molto forte.

Un ambiente luminoso ottimale all'interno della chioma è quindi un fattore chiave nel determinare un'elevata efficienza produttiva prolungata nel tempo anche in relazione a disponibilità idriche diverse (Neri, et al., 2003). Va sottolineato che uno stress idrico comporta una maggiore mortalità per le foglie in ombra che hanno una minore disponibilità di fotosintetati per compensare lo stress attraverso la regolazione osmotica (Neri, et al., 2003).

È stato visto che la fotosintesi è influenzata anche dalla potatura, che spesso mostra incrementi temporanei (fotosintesi compensativa), la cui entità è solitamente correlata alla quantità di superficie fogliare rimossa (Fini.A, et al., 2015) (Poni & Giachino, 2000). Allo stesso tempo però, la rimozione della biomassa colpisce la pianta perché rimuove il tessuto fotosintetico e tutti i nutrienti all'interno di quel tessuto (soprattutto in caso di potatura verde). Inoltre, la rimozione di foglie e parti vegetative espone le altre foglie e parti di pianta interne a una luce solare più intensa. Questi tipi di effetti possono comportare cambiamenti nella morfologia fogliare e nella crescita di nuove foglie, al fine di compensare le perdite nutrizionali o una maggiore disponibilità di luce (Mahkee & Martin, s.d.). Le foglie prima esposte all'ombra con una bassa capacità fotosintetica diventeranno più efficienti, e diminuiranno la loro longevità (foglie esposte a pieno sole hanno una minore longevità fogliare *figura 2-7*) (Yamashita & Fujino, 1986). Poni & Giachino nel loro studio su vite hanno constatato che l'età della chioma e delle foglie è influenzata dalla potatura e che le viti non potate hanno avuto un invecchiamento della chioma più lento. inoltre suggeriscono che le

piante gravemente defogliate si “stancano” prima delle altre, dato che la fotosintesi compensativa è molto pronunciata.

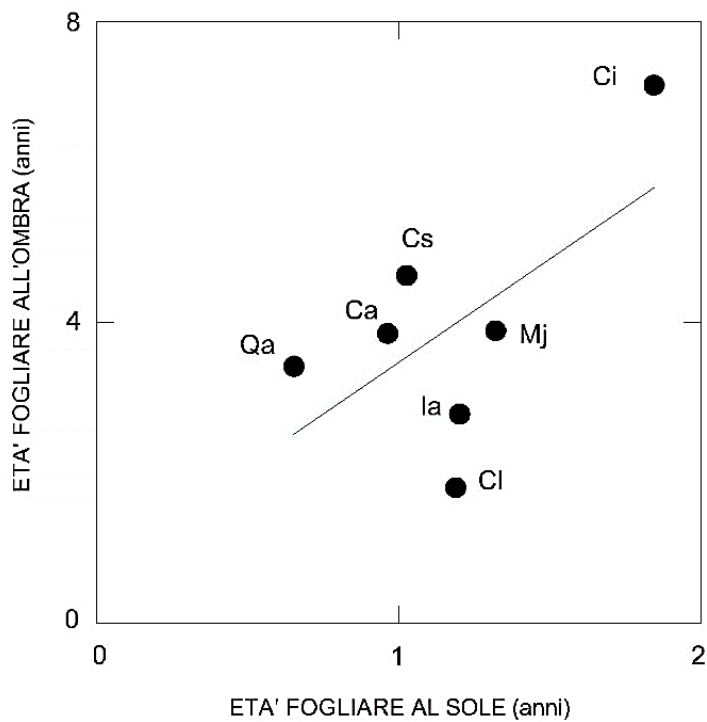


Figura 2-7 Durata della vita fogliare di specie sempreverdi ai margini della foresta (sole) e sottobosco (ombra) Cs, *Castanopsis sieboldii*; Qa, *Quercus acuta*; Ca, *Camelia japonica*; Cl, *Cleyera japonica*; Ci, *Cinnamomum japonicum*; Ia, *Illicium anisatum*; Mj, *Maesa japonica* (Hikosaka, 2005).

Capitolo 3

RIMOBILITAZIONE DEI NUTRIENTI DURANTE LA SENESCENZA FOGLIARE

La senescenza è la fase finale dello sviluppo fogliare, caratterizzato dalla fine della fotosintesi, dalla degradazione della clorofilla, proteine e macromolecole, e da un aumento nella produzione delle specie reattive dell'ossigeno (ROS). Le foglie ingialliscono a causa della scomparsa della clorofilla e molto spesso vengono in risalto altri pigmenti (carotenoidi, antociani e flavonoidi) già presenti nei tessuti, che nei nostri ambienti regala la caratteristica colorazione delle chiome in autunno (*figura 3-1*).

In molti casi è un fenomeno adattivo che ha reso alcune specie capaci di sopravvivere a condizioni ambientali avverse, ma tutte le foglie anche in specie sempreverdi vanno incontro ad una fase di senescenza.

La luce e la temperatura giocano un ruolo chiave nella senescenza, infatti, un'elevata illuminazione ad alta intensità può causare un danno fotossidativo e indurre la foglia alla senescenza (Siragusa, et al., 2006), (Juvany & S.Munnè-Bosch, 2013).

La morte della foglia è causata da una serie di cambiamenti a livello molecolare, cellulare, biochimico e fisiologico. Tuttavia, la foglia, prima di morire, svolge una funzione molto importante durante la senescenza fogliare, ed è la rimobilitazione dei nutrienti, che comprende non solo la rimobilitazione dei nutrienti essenziali da parte della pianta (azoto e fosforo), ma anche grandi quantità di carbonio in genere sotto forma di saccarosio. Questi elementi si andranno ad accumulare in organi di riserva, oppure verranno mobilitati verso organi riproduttivi, primordi fogliari o nuove foglie emergenti.

Completata la rimobilitazione dei nutrienti, la senescenza finirà il suo ciclo portando la foglia alla morte, che a seconda della specie può essere seguita velocemente o meno dall'abscissione come precedentemente descritto.

Nelle piante annuali con vita della foglia breve la senescenza è solitamente indotta dalla riproduzione, anche se altri fattori possono incidere.

Le foglie delle piante perenni hanno invece vita più lunga e la senescenza è modulata più fortemente dagli stimoli ambientali, anche se la riproduzione può influenzare (Juvany & S.Munnè-Bosch, 2013).

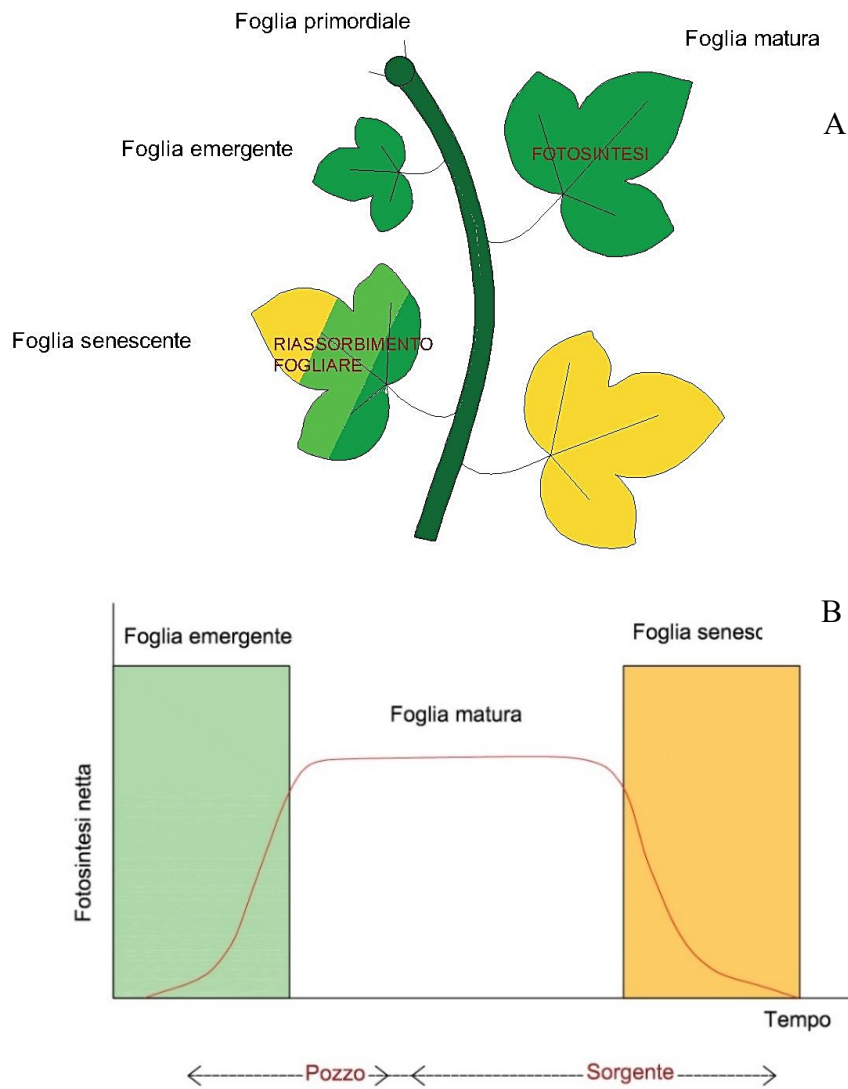


Figura 3-1 Interazione tra foglie emergenti e senescenti (A) e confronto dell'attività fotosintetica dalla foglia emergente a senescente (B) (Juvany, et al., 2013).

La fotosintesi nei diversi ambienti è controllata omeostaticamente attraverso il cambio delle foglie e dall'azoto nella chioma, una rapida diminuzione della fotosintesi, in genere, porta anche ad una rapida riduzione di azoto nella foglia, questa diminuzione dell'azoto che viene rimobilitato ha un effetto di accelerazione sulla senescenza fogliare (Hikosaka, 2003) (Mediavilla & Escudero, 2003).

La senescenza ha un impatto importante sull'agricoltura, specialmente in quelle colture in cui la resa è migliorata da periodi di crescita più lunghi, perché una senescenza anticipata causata da stress ambientali o da fattori interni della pianta può portare alla compromissione della produzione (Xiangquiang, et al., 2013).

La foglia, quindi, prima di cadere durante la senescenza rimobilita gran parte dei suoi elementi costitutivi. Le piante generalmente riassorbono circa la metà del totale di azoto (N) e fosforo (P) originariamente investito nelle foglie, questa efficienza di riassorbimento può variare dallo 0 al 90% a seconda dall'habitat e della specie. È stato visto che generalmente N e P vengono riassorbiti in modo più efficiente in habitat a bassa fertilità, suggerendo la teoria che un riassorbimento efficace è un meccanismo per ridurre al minimo la perdita di nutrienti (Zimka, 1975). Inoltre, (Brian & Melgar, 2018) in un esperimento di due anni su pescheto hanno riscontrato che le condizioni climatiche (soprattutto il clima autunnale e la disponibilità di acqua) possono influenzare la senescenza anticipandola o ritardandola, modificando le tempistiche e le quantità di riassorbimento dei vari nutrienti.

Questo fenomeno può essere sfruttato anche nei piani concimazione delle colture, in particolare quelle arboree, sfruttando la capacità delle foglie di assorbire nutrienti (concimazione fogliare) e poi traslocarle verso altre parti della pianta al momento della senescenza.

La concimazione fogliare ha tanti vantaggi, primo tra tutti la sua velocità di efficacia, data dalla velocità in cui gli elementi vengono assorbiti e rimobilitati verso altre foglie, fiori o frutti, oppure, verso organi di riserva quali ad esempio le gemme. Essa, quindi, può essere considerata non solo una tecnica di soccorso in grado di soddisfare particolari richieste in particolari fasi fenologiche, ma anche una tecnica per la gestione ordinaria dei nutrienti in un arboreto al fine di limitare sprechi e rischi di inquinamento dati da concimazioni al suolo (Toselli, et al., 2009).

Su vite è stato visto che questa rimobilitazione può essere sfruttata con una concimazione post raccolta a base di urea di qualche chilo per ettaro (trattamento fogliare). Il fine è quello di aumentare le riserve di azoto nelle gemme, sfruttando appunto la rimobilitazione delle foglie che vanno incontro a senescenza, alle gemme che si stanno formando, per avere un'ottima ripresa vegetativa in primavera, la cui prima fase è a carico delle riserve della gemma.

Se la foglia cade prima che la fase di senescenza sia finita la rimobilitazione non è completa e quindi nella foglia caduta si troveranno una quantità di elementi maggiore. In autunno le foglie di melo si assottigliano e cadono per colpa del vento, nelle foglie cadute per colpa del vento c'è una quantità di nutrienti maggiore rispetto a quelle che cadono normalmente nei giorni di calma (Chapin & Moilanen, 1991).

Quindi, defogliazioni dovute ad agenti biotici ed abiotici come vento, erbivori, danni da raccolta e altro, possono arrecare degli squilibri nel pool di nutrienti di una pianta, dovuti alla mancata rimobilitazione.

3.1 Efficienza d'uso dell'azoto

L'azoto ha un ruolo chiave nella morfologia e funzionalità della foglia, perché rientra nella composizione di molte molecole di sintesi.

Il contenuto di azoto dovrebbe essere più alto nelle foglie della pianta riceventi il più alto livello di radiazione, in genere corrispondente con gli apici. Inoltre, esso viene rimobilitato da zone (foglie) che ricevono basse quantità di risorse come ad esempio foglie all'ombra, a zone in cui ci sono grandi risorse a disposizione. È stato visto, che c'è una rimobilitazione dalle foglie più basse che hanno meno o nessun potenziale per il futuro accumulo di carbonio, a quelle nella parte superiore della chioma (Chapin & Moilanen, 1991).

Questo meccanismo di mobilitazione è una strategia messa in atto dalle piante proprio perché l'azoto è un elemento molto importante che in alcuni casi può diventare elemento limitante della crescita; quindi, invece di aspettare che la foglia caduta sul

terreno, si mineralizzi e renda disponibili i nutrienti, la pianta ne preleva quanto più possibile prima che essa cada (*figura 3-2*).

Le foglie con alta efficienza fotosintetica sono correlate ad un alto contenuto di azoto fogliare, dato che l'alto contenuto di azoto fogliare è dato dalla presenza di grandi quantità di enzimi fotosintetici (Di Matteo, et al., 2007).

La concentrazione di azoto per unità di massa fogliare è generalmente correlata negativamente con l'aumentare dell'età fogliare (Mediavilla & Escudero, 2003) (*figura 1-3 A-B*).

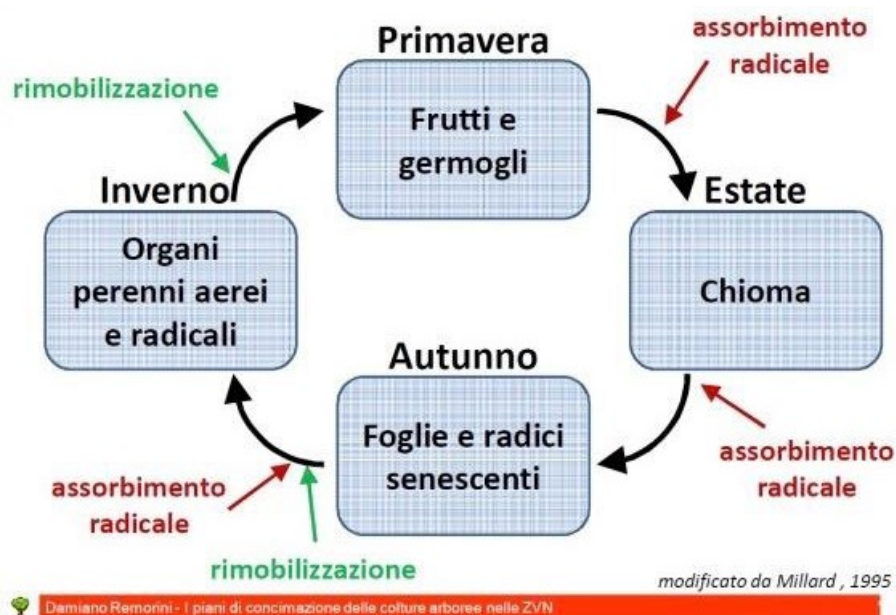


Figura 3-2 Ciclo interno dell'azoto in piante decidue.

3.1.1 *Bilancio nutrizionale delle piante arboree*

Gli organi di accrescimento (germogli e frutti) sono dei centri di richiamo e di utilizzazione delle sostanze nutritive disponibili. Sussiste però una sostanziale differenza tra germogli e frutti: i germogli anche se inizialmente sono eterotrofi, con il passare dei giorni diventano autonomi dal punto di vista trofico, quando le loro foglie iniziano a fotosintetizzare e a trasferire i metaboliti prodotti. Mentre, i frutti partecipano solo in misura molto limitata al processo fotosintetico rappresentando quindi voci sostanzialmente passive del bilancio nutritivo di una pianta.

I germogli e quindi le foglie, una volta soddisfatte le proprie esigenze nutrizionali, quelle dei frutti e quelle del processo di induzione antogena, possono contribuire anche alla costituzione delle riserve (in alcuni casi si può parlare anche di ricostituzione delle riserve).

Nel bilancio nutrizionale delle piante arboree è possibile quindi individuare una fase di consumo (passiva), cui partecipano tutti gli organi in via di sviluppo, e una fase attiva, di elaborazione, svolta dall'apparato fogliare.

Si deduce che il carico di frutti è correlato al carico di foglie, e che negli alberi giovani, in attivo accrescimento, l'assetto metabolico è in grado di fare fronte solo alle esigenze dell'attività vegetativa. Una pianta adulta, invece, riesce a sostenere anche l'impegno metabolico connesso con l'attività riproduttiva (Valli & Corradi, 2016) (Baldini, 1986).

3.1.1.1 *Effetto delle concimazioni in relazione all'età fogliare*

La longevità fogliare, la concentrazione di azoto nei tessuti, lo SLA e la senescenza fogliare sono correlati fra loro, è intuibile quindi che le concimazioni e la disponibilità di nutrienti possono influenzare tutti questi parametri. In ecosistemi naturali, la durata della vita delle foglie è evolutivamente modulata in relazione alla disponibilità di nutrienti del loro habitat. Le specie con fogliame più longevo sono più comuni su suoli poco fertili (correlativamente si hanno anche capacità fotosintetiche inferiori, concentrazioni di N fogliare inferiore e basso SLA), mentre specie con fogliame meno longevo (alto SLA, alta capacità fotosintetica ed alte concentrazioni di N nei tessuti) sono tipiche di suoli ricchi di nutrienti (Reich, et al., 1995) (Knops & Reinhart, 1999) (Reich & Walters, 1992) (Scalon, et al., 2017).

I nutrienti sono quindi, un fattore importante che può influenzare la produttività delle piante, poiché l'uomo può influire sulla disponibilità di nutrienti attraverso la concimazione, è importante capire come l'aggiunta di macro e microelementi possa incidere sulle foglie e sulla loro funzionalità e durata di vita.

Ad esempio, K è importante perché è tra i principali soluti coinvolti nei processi osmoticamente guidati e contribuisce al trasporto come portatore di carica, nelle cellule è localizzato principalmente nel vacuolo.

Ci sono diversi studi che dimostrano che una concimazione potassica (K) aumenta l'area fogliare delle piante incrementando sia l'area media delle singole foglie che la longevità fogliare e conferendo un maggiore turgore cellulare (Battie-Laclau, et al., 2013) (Laclau, et al., 2008).

Anche se è noto che la salinità del suolo ha un effetto negativo sulla crescita delle piante, è stato notato che una concimazione con piccole quantità di sodio (Na) può in alcune colture migliorare la resa produttiva e potrebbe essere un'alternativa a fertilizzanti potassici (Battie-Laclau, et al., 2013). I risultati di questo lavoro sperimentale infatti mostrano che applicazioni di K e Na hanno aumentato l'area fogliare, la longevità delle foglie e il turgore cellulare. Tuttavia, la risposta al Na è risultata inferiore rispetto a quella del K, probabilmente per un effetto positivo della funzione osmotica di Na, che non ha però la stessa abilità del K nella ripartizione del carbonio e nel mantenimento dell'integrità della parete cellulare.

La fertilizzazione azotata non sembra invece avere effetto importante sulla longevità fogliare, in uno studio di (Laclau, et al., 2008) è stato dimostrato che aggiunte di azoto al terreno non influenzano molto la durata di vita delle foglie. In generale però, le concentrazioni di azoto sono maggiori in foglie con breve durata di vita fogliare che in quelle con durata più lunga, quindi, piante con longevità fogliare inferiore richiedono in genere dosi di azoto maggiore. È importante ricordare che l'azoto è un fattore limitante della crescita cellulare, per avere una buona produzione sia di foglie che di frutti la pianta richiede azoto.

I nutrienti vengono assorbiti dalle piante tramite l'acqua, quest'ultima può diventare condizionante in alcuni ambienti in cui è carente. Inoltre, per evitare problemi di lisciviazione e perdita di elementi una tecnica che permette di fornire gli elementi necessari è la concimazione fogliare, come già detto, gli elementi assorbiti direttamente dalle foglie vengono subito traslocati c'è quindi un'azione di pronto effetto, e non solo, perché parte di essi vengono accumulati negli organi di riserva.

Contestualizzare una concimazione tenendo conto dell'età fogliare e dei fenomeni di riassorbimento è difficile, ma in relazione all'aumento dei costi dei concimi è importante avere un'efficienza di concimazione e assorbimento massima. Quando i terreni sono molto fertili a causa anche di un'eccessiva concimazione e si riscontrano quantità di nutrienti elevate nei tessuti, il costo del riassorbimento fogliare dei nutrienti può superare il costo di assorbimento dei nutrienti dal suolo e l'efficienza del riassorbimento può diminuire (*figura 3-3*). Le piante possono rispondere alla ridotta disponibilità di nutrienti aumentando l'efficienza di riassorbimento, e diminuendo la quantità di elementi presenti nelle foglie cadute, aumentando ulteriormente la resistenza della lettiera alla decomposizione, favorendo anche la formazione di humus e sostanza organica nel terreno (Lajtha, 1987).

Potrebbe essere utile quindi non abituare la pianta ad avere a disposizione troppi quantitativi di elementi nutritivi così da stimolare essa ad avere un buon riassorbimento fogliare.

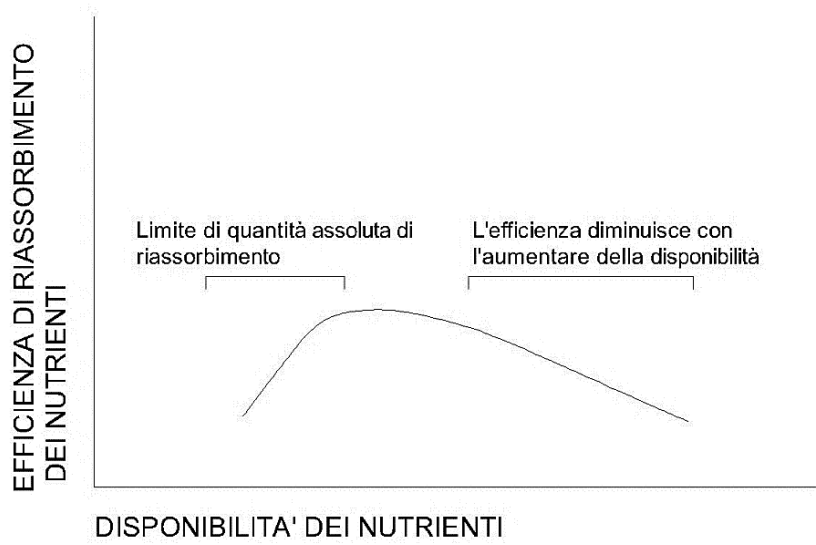


Figura 3-3 modello della relazione tra disponibilità di nutrienti ed efficienza di riassorbimento. All'aumentare delle concentrazioni di nutrienti nei tessuti, all'inizio la quantità di riassorbimento aumenta, ma poi i livelli diminuiscono (Lajtha, 1987).

CONCLUSIONI

Le considerazioni fatte in questo studio, suggeriscono che l'età fogliare si ripercuote molto sulla produzione e sulla gestione della chioma da parte della pianta. L'età delle foglie è influenzata da diversi fattori quali: genetica, ambiente, clima, disponibilità di nutrienti, disponibilità di acqua, tecniche di gestione delle piante e del suolo.

È noto che l'età fogliare media è maggiore nelle piante sempreverdi in confronto alle decidue, questa differenza è data principalmente dal clima della zona di origine delle specie, e quindi dalle differenti strategie evolutive adottate per far cadere le foglie nei periodi sfavorevoli o trattenerle in quelli favorevoli. In particolare, vanno sottolineate le diverse strategie in relazione all'aumento di resistenza per superare i periodi avversi.

Alcuni aspetti sono legati all'età fogliare indipendentemente dal fatto che la specie sia decidua o sempreverde, ad esempio con l'aumento dell'età fogliare la struttura fogliare diventa più complessa a prescindere se la pianta sia sempreverde o decidua. Altri invece sono legati in modo specifico alle due categorie, ad esempio le piante decidue sono caratterizzate da una ciclicità stagionale cioè ogni anno nella stagione sfavorevole perdono le foglie per poi ricostituirle.

Un altro fattore rilevante è quello della cenosi cioè l'insieme di specie animali e specie vegetali che vivono in un determinato ambiente. Le piante possono competere e interagire tra di loro, possono farsi ombra e possono rispondere ai predatori animali, sviluppando diverse strategie. Le foglie in ombra hanno una vita fogliare maggiore di quelle esposte al sole, quelle esposte al sole hanno una vita inferiore ed una capacità fotosintetica maggiore fino ad un certo optimum. La risposta delle piante ai predatori può portare a rinforzare la foglia ad ispessirla e ad aumentare di conseguenza la sua vita fogliare media, di contro altre piante preferiscono avere un rinnovo fogliare veloce, che permette in caso di attacco da predatori di compensare la perdita con nuove foglie strutturalmente meno complesse.

La capacità fotosintetica è un fattore correlato all'età fogliare, in quasi tutte le specie c'è tipicamente un rapido aumento del tasso fotosintetico fino ad un livello massimo (massima espansione fogliare) per poi avere un graduale declino fino alla senescenza. Quest'ultima non è un fattore da sottovalutare, in quanto appunto con la senescenza (fase finale dello sviluppo fogliare) si ha la fine della fotosintesi, la degradazione della clorofilla, delle proteine e delle altre macromolecole e la produzione di specie reattive dell'ossigeno che porteranno la foglia alla morte. La foglia prima di morire avvia un processo di rimobilitazione dei nutrienti, di particolare interesse per quanto riguarda il bilancio nutrizionale delle piante, in quanto in defogliazioni dovute ad altre cause i nutrienti non vengono rimobilitati. La senescenza potrebbe essere sfruttata nelle piante decidue per aumentare le riserve a carico delle gemme (in vite già viene sfruttata anche da un punto di vista tecnico).

Ma anche per impostare un buon piano di concimazione che tenga conto dei nutrienti rimobilitati e della possibilità che essi possano essere rimobilitati, considerando non solo le asportazioni dovute alla produzione della coltura, ma anche ad asportazioni fogliari o di parti di pianta, che non hanno effettuato la senescenza.

La potatura, di conseguenza, va ad influire sulle asportazioni sia per le specie sempreverdi che decidue, con essa si rimuovono parti di pianta, con una conseguente influenza sulla capacità fotosintetica (fotosintesi compensativa), sull'età fogliare (esposizione delle foglie alla luce) e sulla disponibilità di nutrienti (rimozione di organi di riserva come ad esempio gemme).

Nelle pratiche agronomiche diventa quindi sempre più importante prendere in considerazione l'età fogliare e la fisiologia fogliare, in quanto essa è correlata a diversi fattori di natura intrinseca ed estrinseca e va ad influenzare le capacità produttive delle piante.

Sono necessari quindi ulteriori studi per capire bene le diverse correlazioni ed influenze a livello pratico di campo, anche in relazione alle possibilità di migliorare le prestazioni delle piante in condizioni caratterizzate da maggior frequenza di picchi estremi (cambiamenti climatici).

BIBLIOGRAFIA

- Acherly, D. & Bazzaz, F., 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, pp. 101:289-298.
- Aducci, P. & Camoni, L., 2011. Fotosintesi. *Nutrirsi*, Volume 10, pp. 6-9.
- Aregentati, D., 2020. Come le foglie su un albero. *osservatorio filosofico permanente sull'attualità*.
- Axerold, D., 1966. origin of deciduos and evergreen habits in temperate forests.. *Evolution*, pp. 20:1-15.
- Baldini, E., 1986. *Arboricoltura generale*. s.l.:s.n.
- Barber, N. A. & Marques, R. J., 2011. Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology*, 92(3), pp. 699-708.
- Battie-Laclau, P. et al., 2013. Influence of potassium and sodium nutrition on leaf area components in Eucalyptus grandis trees. *Plant Soil*, Volume 371, pp. 19-35.
- Brian, F., Hicks & Chabot, 1982. The ecology of leaf life spans. *Ecology & Systematics*, pp. 13:229-59.
- Brian, T. & Melgar, J., 2018. Variable Fall Climate Innfluences Nutrient Resorption and Reserve Storage in Young Peach Trees. *Frontiers in Plant Science*, Volume 9.
- Cannon, I. W. a. K., 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low.nutrient, sclerophyll flora. *Funcional Ecology*, Volume 15, pp. 351-359.
- Chabot & Hicks, 1982. the ecology of leaf life spans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, pp. 13: 229-259.
- Chapin, F. S. & Moilanen, L., 1991. Nutritonial controls over nitrogen and phosphorus resorption from alaskan birch leaves. *Ecology Society of American*, 72(2), pp. 709-715.

- Coley, P., 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, pp. 74: 531-536.
- Di Matteo, G. D., Angelis, P. D. & Mugnozza, G. S., 2007. Variazioni ecofisiologiche in tre cedui mediterranei disposti lungo un gradiente altimetrico. *Forest*, 4(3), pp. 310-323.
- Donovan, L. et al., 2011. the evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(2), pp. 88-95.
- Ewers, F. W. & Schmid, R., 1981. Longevity of Needle Fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone Pine) and Other North American Pines. *Oecologia*, Volume 51, pp. 107-115.
- Fini, A., et al., 2015. Effects of different pruning methods on an urban tree species: a four-year-experiment scaling down from the whole tree to the chloroplasts. *Urban Forestry & Urban Greening*, Volume 14, pp. 664-674.
- Freeland, R., 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *PLANT PHYSIOLOGY*, pp. 685-690.
- Goethe, 1817. *Gli scritti scientifici*. s.l.:s.n.
- Gower, S. T., P.B., R. & Y., S., 1993. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology*, pp. 12, 327-345.
- Hikosaka, K., 2003. A model of dynamics of leaves and nitrogen in a plant canopy: an integration of canopy photosynthesis, leaf life span, and nitrogen use efficiency. *The American Naturalist*, Volume 162, p. no. 2.
- Hikosaka, K., 2005. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*, Volume 35, pp. 521-533.
- Intrieri, C., Poni, S., Silvestroni, O. & Filippetti, I., 1992. Leaf age, leaf position and photosynthesis potted grapevines. *Adv. Hort. Sci*, Volume 6, pp. 23-27.

- Juvany, M., Muller, M. & Munné-Bosch, S., 2012. Leaves of Field-Grown Mastic Trees Suffer Oxidative Stress at two Extremes of their Lifespan. *Journal of Integrative Plant Biology*, 54(8), pp. 584-594.
- Juvany, M. & S.Munné-Bosch, M. M. a., 2013. Photo-oxidative stress in emerging and senescing leaves: a mirror image?. *Juornal of Experimental Botany*, Volume 64, pp. 3087-3098.
- Kikuzawa, K., 1983. Leaf survival of woody plants in deciduos broad-leaved forest. 1. Tall trees. *I. Tall trees*, Volume 61, pp. 2133-2139.
- Knops, J. & Reinhart, K., 1999. Specific Leaf Area Along a Nitrogen Fertilization Gradient. *The American Midland Naturalist*, Volume 144, pp. 265-272.
- Kriedemann, P., Kuewer, W. M. & Harris, J. M., 1970. Leaf age and photosynthetic in *Vitis vinifera* L.. *Journal Article*, Volume 9, pp. 97-104.
- Laclau, J. et al., 2008. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantions. *Tree Physiology*, Volume 29, pp. 111-124.
- Lajtha, K., 1987. Nutrient reabsorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentata*. *Biogeochemistry*, Volume 4, pp. 265-276.
- Mahkee, D. & Martin, C., s.d. Leaf morphology of four landscape taxa in response to irrigation volume and pruning frequency. *Plant Biology*.
- Matsuki, S. & Koike, T., 2006. Comparison of leaf life span, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. *Annals of Botany*, Volume 97, pp. 813-817.
- Mediavilla, S. & Escudero, A., 2003. Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independet of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist*, Volume 159, pp. 203-211.

- Mediavilla, S., Garcia-ciudad, A., Garcia-Criado, B. & Escudero, A., 2008. Testing the correlations between leaf life span and leaf structural reinforcement in 13 species of european mediterranean woody plants. *Functional Ecology*, Volume 22, pp. 787-793.
- Miller, C. N. J., 1977. Mesozoic conifers. *Bot. Rev.*, pp. 43: 217-280.
- Mooney, H. & Gulmon, S., 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience*, Volume 32, pp. 137-144.
- Neri, D., Battistelli, R. & G., A., 2003. Effects of low-light intensity and temperature on photosynthesis and traspiration of *Vigna sinensis* L.. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, Volume 11, pp. 17-24.
- Neri, D., Castagnoli, S., Poni, S. & Corelli, L., 2003. Diversified response to drought of light exposed and shaded leaves of potted grapevine, peach and pear trees.. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, Volume 11, pp. 5-15.
- Niinemets, U., 2018. leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: a meta.analysis. *J Plant Res.*, pp. 129(3): 313-338.
- Poni, S. & Giachino, E., 2000. Growth, photosynthesis and cropping of potted grapevenis (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon) in relation to shoot trimming. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, Volume 6, pp. 216-226.
- Rajashekar, C. & Lafta, A., 1996. Cell-wall changes and cell tension in response to cold acclimation and exogenous abscisic acid in leaves and cell cultures.. *Plant Physiology*, pp. 111:605-612.
- Reich, P., Koike, T., Gower, S. & Schoettle, A., 1995. Causes and Consequences of Variation in Conifer Leaf Life-Span. *Ecophysiology of Coniferous Forest*.
- Reich, P., Uhl, C., Walters, M. & Ellsworth, a. D., 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, Volume 86, pp. 16-24.
- Reich, P. & Walters, M., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(3), pp. 365-392.

- Reich & Walters., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems.. *Ecological Monographs*, 62(3), pp. 365-392.
- Reich, Walters & Ellsworth., 1991. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass for area, and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell and Environment*, pp. 14:251-259.
- Scalon, M., Haridasan, M. & Franco, A., 2017. Influence of long-term nutrient manipulation on specific leaf area and leaf nutrient concentrations in savanna woody species of contrasting leaf phenologies. *Plant Soil*, Volume 421, pp. 233-244.
- Siragusa, M., Michele, R. D., Carra, A. & Carimi, F., 2006. Aspetti cellulari, fisiologici e molecolari della senescenza nelle piante. *Italus Hortus*, 13(4), pp. 74-83.
- Toselli, M., Scudellari, D. & Abadia, V. F. e. J., 2009. La nutrizione fogliare delle colture arboree da frutto. *Italus Hortus*, 16(1), pp. 45-54.
- Ungaretti, G., 1918. *Soldati*. s.l.:s.n.
- Valli, R. & Corradi, C., 2016. *Coltivazioni arboree*. s.l.:rizzoli education.
- Vasseur, F. et al., 2012. A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters*.
- Wright, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, p. 428.
- Xiangqiang, K. et al., 2013. Gene expression profiles deciphering leaf senescence variation between early- and late-senescence cotton lines. *Plos One*, Volume 8.
- Yamashita, T. & Fujino, A., 1986. Effects of pruning of young and old shoots on ribulose biphosphate carboxylase and other constituents in leaves of mulberry tree (*Morus alba* L.). *Sericultural Experiment Station*, Volume 37, pp. 1836-1841.
- Zhen-Zhu, C. Y.-T. a. X., 2014. Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38(10), pp. 1135-1153.

Zimka, A. S. a. J., 1975. Methods of studyng forest ecosystemes: leaf area, leaf production and whitfrawal of nutrient from leaves of trees.. *Ekologia Polska*, Volume 23, pp. 637-648.

Zufferey, V., Murisier, F. & Schultz, H., 2000. A model analysis of the photosynthesis response of *Vitis vinifera* L. evs Riesilind and Chasselas in the field: interaction of age, light and temperature. *Vitis*, 39(1), pp. 19-26.

RINGRAZIAMENTI

Vorrei dedicare qualche riga a tutti coloro che mi sono stati vicini in questo percorso di crescita personale e professionale.

Grazie al Prof. Davide Neri, per la disponibilità e professionalità dimostrata, per i suggerimenti, per la passione, l'entusiasmo e le conoscenze trasmesse.

Alla Dott.ssa Veronica Giorgi, per avermi guidato nella stesura di questo lavoro, per la grande disponibilità e tempestività ad ogni richiesta e per tutti i consigli dati.

Ai miei genitori Enzo e Pina per il sostegno, per i sacrifici e per tutto quello che fate ogni giorno. Siete i pilastri della famiglia di sani valori e principi.

Ai miei fratelli Nicola, Domenico e Damiano, lo studio, i consigli, le battute, le risate, i lavori, con voi diventa tutto più bello.

Alla mia ragazza Virginia per il supporto datomi ogni giorno, per esserci sempre, per i momenti di spensieratezza, per gli incoraggiamenti e per gli aiuti, grazie di essere al mio fianco.

A nonno Domenico che nonostante la lontananza ha saputo e sa trasmettermi tanto.

Ai miei nonni che non ci sono più... nonna Giacinta, nonna Maria, nonno Nicola e nonno Cosimo grazie per avermi trasmesso questa passione, la coltura della dedizione.

Grazie a tutti i miei zii e i miei cugini per essermi stati vicini, e per avermi appoggiato lungo questo cammino.

A tutti i miei amici per gli studi fatti insieme, per le lunghe chiacchierate e per tutti i momenti di sconsideratezza e leggerezza.

Grazie a tutti coloro che mi sono stati vicini e che hanno aiutato il mio percorso formativo, nel fare esperienze, nel raccontarmi aneddoti, nel darmi nozioni, nell'offrirmi consigli, nel farmi arrabbiare e nel farmi sorridere grazie a tutti.