Review n. 35 – *Italus Hortus* 25 (2), 2018: 37-49 doi: 10.26353/j.itahort/2018.1.3749

Meccanismi di adattamento a stress salino in arbusti ornamentali

Chiara Cirillo*, Veronica De Micco, Rosanna Caputo, Stefania De Pascale
Dipartimento di Agraria, Università di Napoli Federico II

Ricezione: 25 novembre 2018; Accettazione: 10 dicembre 2018

Adaptative mechanisms to saline stress in ornamental shrubs

Abstract. This review provides a description of morpho-anatomical, biochemical and physiological adaptive mechanisms implemented by ornamental plants to cope with salt stress. Ornamental nursery production is still highly water demanding, which roughly can match with limited availability of high quality irrigation water. Since the irrigation of ornamentals with saline or reclaimed waters may be an alternative, there is a strong need in increasing knowledge of the effects that salinity may exert on shrubs and perennial plants used as ornamentals. At high level of salinity, plants exhibit reductions in growth parameters such as dry biomass or leaf area due to osmotic- and ionic-induced stresses. Growth under saline conditions leads to uptake of Na^+ and Cl^- by plants, which can result in a nutritional imbalance due to the antagonism between nutrients and saline ions, with possible effects on the foliage. Salinity can affect water relations in plants and photosynthetic capacity by stomatal limitations. These negative effects can be counteracted by the plants through the accumulation of compatible solutes or osmolytes and the activation of the antioxidant machinery. Nevertheless, the performance of these mechanisms is sometimes not enough to avoid damage to the decorative and marketable value of ornamental species. In several plant species, the tolerance to NaCl is implemented through a series of adaptations to acclimate to salinity, including the increase in the root/canopy ratio and in the chlorophyll content, in addition to changes in the leaf anatomical traits. These changes allow plant to maintain the water status in order to limit water loss and protect the photosynthetic process, also preventing harmful effects of ion toxicity on leaves. Finally, we claim that, beside the opportunity of maximizing the sustainability of nursery production of ornamentals, a deeper knowledge of adaptive mechanisms to salinity of ornamental shrubs is still needed to achieve a better selection of species more suitable in landscaping and xeriscaping projects in arid and semi-arid areas of Mediterranean Basin.

Key words: osmotic stress, ionic stress, chlorophyll, photosynthesis, functional leaf traits.

Introduzione

Nell'area del bacino del Mediterraneo più del 40% dei suoli sono caratterizzati da elevati livelli di salinità e sodicità (Nedjimi, 2014), dovuti a fenomeni di intrusione dell'acqua marina nelle acque di falda utilizzate per l'irrigazione e alle scarse precipitazioni che determinano accumulo di sali nei suoli con l'effetto di generare nelle piante esposizioni giornaliere a stress di tipo iperosmotico (Maggio *et al.*, 2011).

La salinità riduce la capacità delle piante di assorbire acqua dal suolo (stress osmotico) e determina l'aumento della concentrazione di ioni quali Na^+ e Cl^- all'interno delle cellule che può superare le soglie di tossicità (stress ionico). Stress osmotico e ionico riducono l'espansione delle cellule e causano squilibri nutrizionali e stress ossidativi che influenzano la crescita, lo sviluppo e la sopravvivenza delle piante (Hasegawa *et al.*, 2000; Munns e Tester, 2008). L'entità del danno causato dipende non solo dalla concentrazione e dal grado di tossicità degli ioni coinvolti, ma anche dalla sensibilità delle piante che è specie-specifica, può variare in funzione dello stadio fenologico (Hasegawa *et al.*, 2000) ed è eventualmente influenzata dalla tecnica colturale (Colla *et al.*, 2010).

Sia sodio che cloro sono tossici se accumulati ad alte concentrazioni nel citoplasma e negli organelli cellulari (Tavakkoli *et al.*, 2010). Ai fini della tolleranza alla salinità da NaCl diviene cruciale, non solo limitare la quantità assoluta di sodio nel citosol, ma anche incrementare il rapporto tra potassio e sodio

*chiara.cirillo@unina.it

all'interno delle cellule (Shabala e Cuin, 2008). Infatti, il sodio riduce l'assorbimento di potassio e calcio, influenzando la regolazione stomatica, e sostituendosi al potassio in reazioni enzimatiche chiave. Anche ioni cloro in eccesso possono generare squilibri nutrizionali per la competizione con anioni fondamentali, quali il nitrato. Tuttavia, gli effetti tossici principalmente esplicati dal cloro riguardano la degradazione della clorofilla, che si manifesta con la riduzione di intensità della colorazione verde della foglia (indice SPAD), dovuta ad una elevata permeabilità delle membrane dei cloroplasti agli ioni Cl^-. che ne permette l'accumulo, fino a livelli tali da compromettere direttamente (danni alle membrane) o indirettamente (inibizione enzimatica), la fotosintesi (Tavakkoli *et al.*, 2010) . A ogni modo, le piante irrigate con acque saline attivano misure specifiche per minimizzare i danni: in particolare tendono a compartimentalizzare ioni tossici nei vacuoli rendendoli una sorta di osmoregolatori a basso costo e a sintetizzare metaboliti compatibili in grado di bilanciare osmoticamente il citosol. controllando così l'omeostasi tra ioni e acqua al fine di mantenere normale il turgore cellulare, riducendo lo stress ossidativo e riattivando la crescita (Hasegawa *et al.*, 2000). Inoltre, le piante tendono a modificare i tratti anatomici funzionali delle foglie, quali lo spessore e la densità del mesofillo, il rapporto tra parenchima a palizzate e spugnoso, così come la densità stomatica e le caratteristiche degli stomi, al fine di controllare la diffusione dei gas all'interno della lamina fogliare per meglio raggiungere i siti di carbossilazione (Acosta-Motos *et al.*, 2015a; Tattini *et al.*, 2006). Numerose specie agrarie sono state ampiamente studiate in condizioni di stress salino singolo o in combinazione con altri fattori di stress (Greenway e Munns, 1980; Parihar *et al.*, 2015). Di contro, ben pochi autori hanno concentrato la propria attenzione sugli effetti della salinità in specie ornamentali arbustive, spesso completamente dimenticate a dispetto della ampia gamma di livelli di tolleranza che caratterizzano molte di queste specie che, naturalmente presenti in areali costieri, hanno sviluppato peculiari combinazioni di tratti strutturali e fisiologici in grado di contrastare gli effetti di stress idrico, salino e da intensa radiazione solare (Tattini *et al.*, 2003; 2006). Conseguentemente, esse ci forniscono interessanti modelli di studio non solo per le rilevanti informazioni aggiuntive sui generali meccanismi di tolleranza nelle piante, ma anche perché restituiscono un utile *know-how* sulla loro adattabilità ad una utilizzazione nella gestione del paesaggio e del verde urbano (Acosta-Motos *et al.*, 2016; Cassaniti *et al.*, 2009; Cirillo *et al.*, 2014; Kumar *et al.*, 2017).

Componente osmotica e ionica dello stress salino

Lo stress salino può generare effetti diversi sulla crescita delle piante non solo se si considerano i due gruppi di piante glicofite e alofite, ma anche se si confrontano i meccanismi di risposta di piante appartenenti a specie diverse della stessa famiglia e genere, o addirittura a cultivar diverse nell'ambito della stessa specie. E' noto come l'effetto di controllo della crescita esercitato dalla salinità non sia un effetto diretto ma si esplichi attraverso l'influenza sul turgore cellulare, la fotosintesi e/o la regolazione dell'attività di specifici enzimi (Munns e Tester, 2008). Il modello ormai comunemente accettato per spiegare la complessità dello stress salino si articola in due fasi: la prima, in cui la crescita è ridotta come conseguenza di un abbassamento del potenziale idrico del suolo (fase osmotica), cui fa seguito una seconda, legata al rapido incremento della concentrazione salina nelle cellule, i cui vacuoli non sono più in grado di contenere i sali assorbiti (fase ionica), i cui effetti si manifestano con danni alle foglie che possono essere rapidamente portate a senescenza e morte. L'accumulo di sali prevalentemente nelle foglie più vecchie ne accelera la senescenza riducendo quindi l'apporto di carboidrati e ormoni alle zone meristematiche, con l'esito finale di una inibizione della crescita. Ne consegue che la limitazione alla crescita delle piante è generata anche da una riduzione nell'attività fotosintetica legata ad una riduzione dell'area fogliare totale, e da un eccessivo assorbimento di sali (Azza Mazher *et al.*, 2007).

Adattamenti morfologici alla salinità

Ancor più che in altre specie coltivate, nelle piante ornamentali l'aspetto assume un'importanza prioritaria, in quanto il loro valore commerciale è determinato dal valore estetico. Piante caratterizzate da una buona distribuzione della chioma e da un'architettura che conferisce un *habitus* compatto sono molto più apprezzate sia dai vivaisti che dai consumatori (Álvarez e Sánchez-Blanco, 2013). Generalmente, il calo di valore ornamentale in risposta a stress salino viene definito in funzione dell'incidenza dei danni, rappresentati da clorosi e/o lesioni necrotiche, causati alle foglie prevalentemente dall'accumulo di ioni tossici in condizioni di salinità (Cassaniti *et al.*, 2009). In diverse specie ornamentali destinate a uso paesaggistico, la qualità delle piante è stata stabilita tenendo conto prevalentemente dei danni alle foglie (clorosi, necrosi, ecc), ma anche della crescita complessiva (sviluppo più o meno ridotto) su scala qualitativa (Acosta-Motos *et al.*, 2017b). Valdez-Aguilar *et al.*

(2011) in cinque specie ornamentali hanno utilizzato una scala da 1 (piante di scarsa qualità, con sviluppo molto ridotto e percentuale di danni fogliari superiore al 75%) a 5 (piante di ottima qualità, prive di lesioni o danni alle foglie) in cui la qualità delle piante era parametrizzata come funzione lineare di tre parametri indipendenti: la qualità delle piante controllo; la soglia di salinità, ossia il livello massimo di salinità in corrispondenza del quale non si osservavano riduzioni di qualità rispetto al controllo; e la pendenza, data dal grado di riduzione di qualità al crescere della salinità oltre la soglia.

Concentrazioni saline elevate nelle acque di irrigazione inducono una riduzione della crescita delle piante contenendo l'espansione fogliare (Munns e Tester, 2008), quindi modificando il rapporto tra parte aerea e apparato radicale (Valdez-Aguilar *et al.,* 2011). Cassaniti *et al.,* (2009) hanno definito il livello di tolleranza alla salinità di diverse specie ornamentali sulla base della riduzione del peso secco della parte aerea in condizioni di stress salino prolungato e hanno classificato le specie studiate rispetto a tale parametro. In effetti, la riduzione in peso fresco e peso secco osservata nei tessuti vegetali di piante sottoposte a stress salino è particolarmente marcata negli organi che costituiscono la parte epigea. In molti studi la riduzione in biomassa fresca e secca osservata è stata associata a una riduzione nel numero di foglie (tab. 1).

Altra risposta tipica allo stress salino è la riduzione dell'area fogliare totale. Infatti, la ridotta crescita fogliare è la prima risposta di glicofite esposte a stress salino (Munns e Termaat, 1986); essa può essere considerata proprio come un meccanismo di elusione, che minimizza le perdite di acqua per traspirazione. Cassaniti *et al.* (2009) hanno registrato che decrementi della biomassa secca della chioma e dell'area fogliare rappresantano, infatti, il primo effetto visibile della salinità sia in specie ornamentali sensibili che tolleranti, quali *Cotoneaster lacteus* e *Eugenia myrtifolia*, rispettivamente.

In diverse specie arbustive ornamentali è stato osservato un incremento della biomassa secca allocata nella parte ipogea a fronte di una riduzione della sostanza secca nella parte aerea, con un conseguente incremento del rapporto radici/chioma (tab. 1), che si suppone essere alla base di un controllo del rapporto *source/sink* funzionale a un migliore assorbimento di acqua e nutrienti in condizioni di stress. D'altro canto, l'aumento del rapporto radici/chioma può contribuire ad un accumulo di ioni tossici Na^+ e Cl^- all'interno dei tessuti dell'apparato radicale, limitandone la traslocazione verso la parte aerea delle piante e l'au-

Tab. 1 - Effetti dello stress salino sui parametri di crescita in specie arbustive ornamentali.
Tab. 1 - Effects of saline stress on growth parameters in ornamental shrubs.

Specie	Soglia salinità	Durata stress	Parametri	Bibliografia
Arbutus unedo	52 mM, 105 mM NaCl	16 settimane	PS totale, area fogliare, altezza pianta	Navarro *et al.,* 2007
Asteriscus maritimus	70, 140 mM NaCl	18 settimane	area fogliare, PS radici, PS parte aerea, PS fiori, RGR, NAR, LAR, LWR, SLA	Rodríguez *et al.,* 2005
Bougainvillea spectabilis	1, 40, 80 mM NaCl	16 settimane	PS foglie, PS fusti, numero foglie, area fogliare	Carillo *et al.,* 2019
Callistemon laevis	4 dS m^{-1} NaCl	10 mesi	PS foglie, area fogliare, PS fusti, PS radici, altezza pianta, R/S, compattezza	Álvarez e Sánchez-Blanco, 2015
Phillyrea latifolia L.	0, 80, 160, 240, 320 mM NaCl	5 settimane	RGR, R/S, PS germogli laterali	Tattini *et al.,* 2002
Euonymus japonica	4 dS m^{-1}, 17 dS m^{-1} NaCl	20 settimane	PS foglie, numero foglie, area fogliare totale, PS radici, lunghezza totale radici, R/S, valore ornamentale	Gómez-Bellot *et al.,* 2013a
Myrtus communis	2.0 dS m^{-1}, 5.0 dS m^{-1}, 10 dS m^{-1} RW o NaCl	12 settimane	PS foglie, PS fusti, PS radici, PS totale, R/S	Acosta-Motos *et al.,* 2016
Phlomis purpurea	NaCl 4 dS m^{-1}	26 settimane	numero foglie, area fogliare totale, altezza pianta, PS parte aerea, PS radici, R/S	Álvarez *et al.,* 2012
5 specie di arbusti ornamentali	0.6, 4, 6, 8, 12 dS m^{-1} NaCl + $CaCl_2$	26 settimane	qualità ornamentale, PS foglie,PS radici, R/S	Valdez-Aguilar *et al.,* 2011
12 specie di arbusti ornamentali	10 mM, 40mM, 70mM NaCl	17 settimane	percentuale di foglie necrotiche, RGR	Cassaniti *et al.,* 2009
Viburnum tinus	2.6 dS m^{-1} NaCl + 1.6 mg L^{-1} B	24 settimane	filloptosi, PS pianta, R/S	Bañón *et al.,* 2012
Metrosideros excelsas				
Viburnum lucidum	1, 200 mM NaCl	12 settimane	Numero di foglie, area fogliare, PS parte aerea, lunghezza germoglio apicale, lunghezza germogli laterali, altezza pianta. PS radici, R/S	Cirillo *et al.,* 2016
Callistemon citrinus				

mento di concentrazione nelle foglie (Munns e Termaat, 1986). Il controllo nell'assorbimento di acqua e nutrienti a livello radicale è legato anche a modificazioni anatomiche e morfologiche indotte dalla salinità. In *Callistemon citrinus* l'irrigazione con acque saline ha generato incrementi del diametro e della densità delle radici (Álvarez and Sánchez-Blanco, 2014), al pari di quanto rilevato per la stessa specie in condizioni di deficit idrico, a conferma del fatto che lo stress salino induce modifiche morfologiche dell'apparato radicale molto simili a quelle causato dallo stress idrico (Álvarez *et al.*, 2013). L'irrigazione salina con NaCl e con acque di riciclo di scarsa qualità, caratterizzate da una conducibilità elettrica elevata, ha causato effetti simili anche in piante di *Euonymus japonica* (Gómez-Bellot *et al.*, 2013a).

Tuttavia l'incremento del rapporto radici/chioma non sempre è stato rilevato, e in alcuni casi è stato addirittura registrato un decremento di tale rapporto (Franco *et al.*, 2011) indicando che le risposte sono molto variabili in funzione delle specie considerate, ma anche dell'intensità e della durata dello stress salino imposto. Gómez-Bellot *et al.*, (2013a) hanno riportato incrementi del rapporto radici/chioma in piante di *Euonymus japonica* irrigate con una soluzione di NaCl con una conducibilità elettrica (EC) di 4 dS m^{-1}, mentre in *Myrtus communis* un simile incremento è stato osservato in piante sottoposte a irrigazione con acque salinizzate con NaCl a EC di 8 dS m^{-1} per un mese (Acosta-Motos *et al.*, 2015a). In *Eugenia myrtifolia,* invece, solo in seguito a irrigazioni con EC più elevata (12 dS m^{-1}) è stato possibile osservare incrementi del rapporto radici/chioma (R/S) in un arco temporale comparabile (Acosta-Motos *et al.*, 2015b). Viceversa in piante di mirto quando l'irrigazione era condotta utilizzando acque riciclate con EC di 2 e 5 dS m^{-1} per un periodo di tre mesi non sono stati riscontrati effetti significativi su R/S (Acosta-Motos *et al.*, 2016). Piante della stessa specie irrigate con una soluzione contenente NaCl ad EC di 10 dS m^{-1} reagivano invece con un chiaro aumento della biomassa radicale (Acosta-Motos *et al.*, 2016).

Frequentemente nello studio degli effetti delle salinità sulla morfologia e la crescita delle piante si è fatto ricorso a diversi indici di crescita. Tra i più utilizzati rientrano il tasso di crescita relativa (RGR, *relative growth rate*), il tasso di assimilazione netta (NAR, *net assimilation rate*), il rapporto di area fogliare (LAR, *leaf area ratio*) e l'area fogliare specifica (SLA, *specific leaf area*). Proprio per studiare l'effetto del NaCl su 12 specie di arbusti ornamentali, Cassaniti *et al.*, (2009) hanno confrontato l'effetto generato nell'arco di un periodo di 120 giorni con soluzioni saline a 10, 40 e 70 mM. I risultati ottenuti hanno evidenziato una marcata dipendenza dell'effetto del sale sulla crescita dalla specie e dal livello di salinità utilizzato, portando alla classificazione degli arbusti rispetto alla riduzione osservata in RGR, in quattro gruppi: specie tolleranti, caratterizzate da una riduzione di RGR minore del 25%; specie moderatamente tolleranti, nelle quali la riduzione in RGR era compresa tra il 25 e 50%; specie moderatamente sensibili, con RGR ridotto dal 50 al 75%; specie sensibili in cui RGR diminuiva di più del 75%.

Mentre in alcuni casi è stata riscontrata una buona correlazione tra RGR e LAR, a indicare che il principale fattore limitante è rappresentato dall'espansione fogliare (Curtis e Lăuchli, 1986), in altri l'esistenza di una correlazione del RGR con il NAR e non con il LAR, ha evidenziato un diretto effetto dello stress salino sulla conduttanza stomatica e/o sull'efficienza del fotosistema (Rodríguez *et al.*, 2005).

Meccanismi di tolleranza correlati a relazioni idriche, scambi gassosi, e regolazione osmotica

Le modalità attraverso le quali le piante regolano l'idratazione cellulare rappresentano quella serie di comportamenti della pianta noti come relazioni idriche, con importanti conseguenze sui processi fisiologici e metabolici che ne determinano l'entità della crescita (Munns e Termaat, 1986; Munns e Tester, 2008). La vita delle piante si svolge, infatti contemporaneamente in due ambienti, il suolo e l'atmosfera, che non sempre sono coordinati tra loro. Mentre la domanda evapotraspirativa dell'atmosfera è praticamente continua, l'apporto idrico meteorico e/o irriguo può avvenire in maniera discontinua e talvolta insufficiente. Inoltre, gran parte dell'acqua assorbita dalle piante dal suolo, viene ceduta all'atmosfera mediante la traspirazione determinando così un flusso di acqua che va dalle radici alle foglie, secondo un gradiente di potenziale idrico. Le condizioni interne per le quali avviene l'assorbimento dell'acqua da parte dell'apparato radicale e il trasferimento alla chioma sono definite dalla traspirazione fogliare (Chavarria e dos Santos, 2010). A esercitare un controllo primario sulla traspirazione intervengono le aperture stomatiche, una traspirazione consistente non accompagnata da un adeguato approvvigionamento idrico a livello radicale, determina una perdita di turgore fogliare per progressiva disidratazione. L'entità della disidratazione può dipendere da molteplici fattori biologici (fase fenologica, tipo di organo, ecc), pedoclimatici (esposizione a radiazione incidente, temperatura dell'aria, intensità e frequenza delle precipitazioni, tipo di

suolo, contenuto idrico, ecc) e di gestione agronomica, e tra questi ultimi soprattutto la quantità e qualità delle acque di irrigazione. La traspirazione in condizioni di adeguato approvvigionamento idrico rappresenta il principale meccanismo che le piante utilizzano per garantire un adeguato controllo della temperatura delle foglie (Munns e Tester, 2008). Ne consegue che in condizioni di carenza idrica, a seguito della primaria risposta di chiusura stomatica, il processo traspirativo avviene in maniera ridotta e solo attraverso la cuticola, generando un incremento della temperatura a livello fogliare. Con la riduzione della conduttanza stomatica, l'attività fotosintetica viene limitata e la pianta manifesta una crescita ridotta regolata dalla presenza di riserve. Analogamente a quanto avviene in condizioni di carenza idrica, con l'aumento della salinità nell'area circostante le radici, il potenziale osmotico della soluzione circolante nel suolo decresce, riducendo la reale disponibilità di acqua per la pianta (Franco *et al.*, 2011). Inoltre, l'eccessiva concentrazione di ioni quali sodio e cloro nella soluzione circolante, causando una competizione nell'assorbimento radicale di elementi essenziali alla crescita determina fenomeni di squilibrio nutrizionale (Chavarria e dos Santos, 2012) A questi fenomeni che caratterizzano la componente osmotica e quella ionica dello stress salino, si aggiungono alterazioni metaboliche, che intervengono a livello ormonale, enzimatico e bichimico (Acosta-Motos *et al.*, 2017b; Munns e Tester, 2008), e inducono effetti più o meno marcati sulla crescita, lo sviluppo e talvolta la sopravvivenza delle piante (Álvarez *et al.*, 2012; Gomez-Bellot *et al.*, 2013a; Gomez-Bellot *et al.*, 2013b).

Mentre nel breve periodo le risposte allo stress idrico e allo stress salino appaiono molto simili, nel tempo esse tendono a diversificarsi (Álvarez e Sánchez-Blanco, 2014). Difatti non sempre piante risultate tolleranti alla salinità sono da considerare tolleranti anche alla carenza idrica e viceversa (Kefu *et al.*, 2003). E' noto infatti che meccanismi di tolleranza o di resistenza specifici intervengono in condizioni di salinità, che vanno dalla capacità di contenere la penetrazione dei sali nella pianta (nota come *salt exclusion*) alla possibilità di ridurre la concentrazione di ioni potenzialmente tossici all'interno delle cellule (compartimentalizzazione nei vacuoli). Mentre le specie alofite sono in grado di attuare entrambi i meccanismi, la gran parte delle glicofite manifestano una scarsa capacità di esclusione dei sali e quindi tendono ad accumulare ioni tossici nelle foglie (Munns, 2002).

Se si considera lo stato idrico delle piante, condizioni di stress salino o di stress idrico inducono entrambe fenomeni di disidratazione come dimostrato da un abbassamento del potenziale idrico fogliare (Álvarez *et al.*, 2012; Kumar *et al.*, 2017). In piante di siri siri (*Sesuvium portulacastrastum*) sottoposte a stress idrico e salino combinato (100 mM di NaCl e 25% della capacità di campo) confrontate con piante controllo e piante sottoposte a solo stress idrico o a solo stress salino, sono stati osservati i valori più negativi di potenziale idrico fogliare indicando come la disidratazione abbinata all'accumulo di specie ioniche contribuisca ulteriormente a ridurre il potenziale idrico fogliare (Slama *et al.*, 2008). In *Callistemon citrinus* allevato per periodi prolungati in condizioni di stress idrico (Álvarez e Sánchez-Blanco, 2013) o salino (Álvarez e Sanchez-Blanco, 2014), il potenziale idrico del fusto della pianta misurato a mezzogiorno è apparso essere un indicatore più sensibile del livello di stress idrico o salino, rispetto al potenziale idrico fogliare, generalmente più variabile.

La risposta delle piante allo stress osmotico causato da carenza idrica e/o salinità delle acque di irrigazione è fortemente condizionata anche dalla specie, pur nell'ambito dello stesso genere, e dalla tecnica di allevamento utilizzata. In piante di *Bougainvillea* spp. allevate a globo o a piramide sottoposte a diversi livelli di deficit idrico (100, 50 e 25% di ET) o a crescenti livelli di salinità delle acque di irrigazione (1, 40 e 80 mM di NaCl), sia il potenziale idrico totale che il potenziale osmotico fogliare decrescevano linearmente con l'aumentare dello stress imposto (Carillo *et al.*, 2019; Cirillo *et al.*, 2014), ma le piante evidenziavano un diverso livello di tolleranza allo stress a seconda della forma di allevamento adottata: in generale, le piante allevate a piramide erano in grado di rispondere in maniera più adeguata allo stress. In *Bougainvillea* lo stress idrico ha determinato quindi una serie di aggiustamenti anatomici a livello vascolare che in condizioni di adeguato apporto idrico consentono un aumento di efficienza della conduttività idraulica, mentre grazie alla presenza di fasci vascolari con trachee molto frequenti ma lume ridotto che riescono a rimanere attivi anche in condizioni di stress idrico prolungato permettono alle piante di prevenire fenomeni di embolismo (Cirillo *et al.*, 2017).

Altra caratteristica delle piante sottoposte a stress salino è un aumento della resistenza idraulica a livello radicale, osservata in piante di *Euonymus japonica* e *Phlomis purpurea* in corrispondenza di livelli più bassi in potenziale idrico fogliare (Álvarez *et al.*, 2012; Gómez-Bellot *et al.*, 2013b).

La salinità determina anche una riduzione della conduttanza stomatica e della traspirazione in molte specie (Bañón *et al.*, 2012; Carillo *et al.*, 2019; Gómez-Bellot *et al.*, 2013b), con la diretta conse-

guenza di contenere la traslocazione e l'accumulo di ioni tossici nei tessuti fogliari. Diversi studi recenti hanno confermato, infatti, che proprio la chiusura degli stomi nelle fasi iniziali di applicazione dello stress salino contribuisce alla riduzione dell'accumulo di ioni tossici nelle foglie (Kerstiens *et al.*, 2002).

Tra i meccanismi di risposta allo stress salino, la regolazione stomatica appare essere tra quelli più sensibili anche a condizioni di stress di breve periodo (Greenway e Munns, 1980). La riduzione in conduttanza stomatica rappresenta un meccanismo adattativo volto a far fronte all'eccesso di sali riducendone il trasporto alle foglie e ad aiutare un incremento in longevità mantenendo i sali a livelli sub-tossici per un periodo di tempo più lungo di quanto accadrebbe se la traspirazione non fosse ridotta (Munns e Termaat, 1986).

In numerose specie ornamentali è stata osservata una significativa riduzione della conduttanza stomatica in condizioni di salinità (tab. 2), con conseguenti effetti negativi sul livello di fotosintesi netta. Il declino in fotosintesi netta oltre che dipendere da una limitazione stomatica può essere causato anche da fenomeni di foto-inibizione o innalzamenti della resistenza del mesofillo fogliare che diventano prevalenti in condizioni di stress severo o prolungato (Flexas *et al.*, 2004), e che possono condurre al manifestarsi di danni permanenti. La riduzione della fotosintesi netta prolungata nel tempo che si verifica in presenza di salinità, oltre che alla chiusura stomatica sono da attribuire a una riduzione nel contenuto fogliare in pigmenti fotosintetici e a diversi altri fattori di limitazione non stomatica concorrenti, quale a esempio una riduzione della concentrazione di proteine di tipo enzimatico (Gómez-Bellot *et al.*, 2013b). Riduzioni della fotosintesi netta sono state riscontrate in molte specie arbustive ornamentali in condizioni di salinità, da moderata a elevata, in funzione della sensibilità/tolleranza delle specie studiate (Acosta-Motos *et al.*, 2017b; García-Caparrós e Lao, 2018). Un buon indicatore fisiologico della tolleranza alla componente osmotica dello stress salino è l'efficienza intrinseca d'uso dell'acqua (WUEi), data dal rapporto tra fotosintesi netta e conduttanza stomatica e (Pn/gs) (Chaves *et al.*, 2004). In piante di *Phlomis purpurea* sottoposte a trattamenti di irrigazione salina entrambi i parametri decrescevano in maniera simile (Álvarez *et al.*, 2012), mentre piante di *Callistemon citrinus* ed *Eugenia myrtifolia* salinizzate hanno evidenziato un incremento della WUEi durante gran parte del ciclo di coltivazione, in quanto risultavano in grado di mantenere soddisfacenti livelli di Pn, nonostante la riduzione della gs (Acosta-Motos *et al.*, 2017a; Álvarez e Sánchez-Blanco, 2014). In *Bouganivillea spectabilis* sottoposta a livelli crescenti di salinità dell'acqua di irrigazione, la WUEi cresceva linearmente al crescere del livello di salinità (Carillo *et al.*, 2019). Munns e Tester (2008) avevano già riscontrato risposte simili

Tab. 2 - Effetti dello stress salino sulle relazioni idriche e sugli scambi gassosi fogliari in specie arbustive ornamentali.
Tab. 2 - Effects of saline stress on water relations and leaf gas exchange in ornamental shrubs.

Specie	Soglia salinità	Durata stress	Effetti	Bibliografia
Arbutus unedo	0-105 mM NaCl	16 settimane	abbassamento del potenziale idrico fogliare e del potenziale osmotico	Navarro *et al.,* 2007
Phlomis purpurea	1-4 dS m^{-1}	26 settimane	abbassamento del potenziale osmotico	Álvarez *et al.,* 2012
Bougainvillea spectabilis	2.0, 6.5 e 11 dS m^{-1}	16 settimane	abbassamento del potenziale idrico fogliare, del potenziale osmotico, della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Carillo *et al.,* 2019
Callistemn laevis	0.8-4 dS m^{-1}	10 mesi	riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Álvarez e Sánchez-Blanco, 2015
Callistemon citrinus	0.8-4 dS m^{-1}	13 mesi	riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Álvarez e Sánchez-Blanco, 2014
Eugenia myrifolia	0.3-12 dSm^{-1}	30 giorni	riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Acosta-Motos *et al.,* 2015b
Euonynus japonica	0.9-4 dS m^{-1}	20 settimane	riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Gómez-Bellot *et al.,* 2013b
Viburnum tinus				
Callistemon citrinus	1, 200 mM NaCl	12 settimane	riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Cirillo *et al.,* 2016
Viburnum lucidum				
Myrtus communis	0, 200 mM NaCl	8 settimane	abbassamento del potenziale idrico fogliare e del potenziale osmotico, riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Tattini *et al.,* 2006
Pistacia lentiscus				
Myrtus communis	0.8, 2, 5, 10 dS m^{-1} RW o NaCl	12 settimane	abbassamento del potenziale idrico fogliare e del potenziale osmotico, riduzione della conduttanza stomatica e della fotosintesi netta	Acosta-Motos *et al.,* 2016

che suggerivano come nelle piante sottoposte a stress salino a fronte di una riduzione della conduttanza stomatica, il tasso di fotosintesi netta per unità di area fogliare spesso si riduca in maniera meno che proporzionale o addirittura rimanga invariato.

Un altro meccanismo di tolleranza allo stress salino è legato alla capacità delle piante di accumulare e compartimentalizzare ioni tossici e/o sintetizzare soluti compatibili (Greenway e Munns, 1980). Quando esposte alla salinità, le piante tendono a bilanciare il proprio potenziale idrico attraverso perdite di acqua, che causano un abbassamento del potenziale osmotico e del potenziale di turgore (Hasegawa *et al.*, 2000): un processo di aggiustamento osmotico cui contribuiscono oltre che ioni inorganici accumulati e compartimentalizzati, soluti organici osmoticamente attivi sintetizzati ex-novo, e modifiche della elasticità delle pareti cellulari (Nedjimi, 2014) e della permeabilità del plasmalemma (Munns e Tester, 2008). Solo se il grado di turgore cellulare viene recuperato, la crescita delle piante può riprendere (Munns e Tester, 2008). Tra i composti che agiscono da osmoliti compatibili nel meccanismo di regolazione osmotica delle piante, rientrano vari tipi di carboidrati (saccarosio, sorbitolo, glicerolo, mannitolo, ecc) (García-Caparrós *et al.*, 2016), composti azotati (proteine, betaina, glutammato, glicina, prolina, putrescina, ecc) (Acosta-Motos *et al.*, 2015b; 2016), e acidi organici (malato, ossalato, ecc). Piante sottoposte a stress salino idrico manifestano aggiustamenti osmotici, modifiche dell'elasticità delle pareti cellulari (Nedjimi, 2014; Tattini *et al.*, 2002), riduzioni del contenuto idrico relativo (RWC, *relative water content*) volti a minimizzare gli effetti negativi della salinità attraverso un controllo del turgore fogliare. In piante di *Arbutus unedo* sottoposte a stress osmotico e ionico Navarro *et al.* (2007) hanno verificato che il meccanismo di aggiustamento osmotico era associato anche a una riduzione dell'elasticità delle pareti cellulari che contribuiva a mantenere un soddisfacente livello di turgore cellulare.

Fotosintesi, pigmenti fotosintetici e fluorescenza della clorofilla

Lo stress salino può influenzare la fotosintesi attraverso effetti di breve e/o lungo periodo: nel primo caso attraverso fenomeni di limitazione stomatica, che causano una riduzione dell'assimilazione netta di CO_2, mentre nel secondo caso lo stress influenza la fotosintesi prevalentemente mediante l'accumulo di sali tossici nei tessuti fogliari più giovani (Munns e Tester, 2008) e la riduzione della concentrazione in pigmenti clorofilliani (Parihar *et al.*, 2015). Di conseguenza il crollo del tasso di fotosintesi netta (Pn) può essere dovuto a una riduzione della conduttanza stomatica (gs), e/o a limitazioni di tipo non stomatico, quali alterazioni del trasporto elettronico e/o inibizioni dell'attività degli enzimi coinvolti nel Ciclo di Calvin (es. Rubisco, PECP, glicer-aldeide-3-fosfato deidrogenasi, ecc.) (Chaves *et al.*, 2004; Parihar *et al.*, 2015). Mentre la regolazione della chiusura stomatica rappresenta il meccanismo più rapido di controllo dello stato idrico della pianta riducendo la traspirazione, una adeguata regolazione del processo fotosintetico può contribuire a minimizzare la formazione di ROS nel PSII (Parihar *et al.*, 2015). Inoltre, Ashraf e Harris (2013) suggeriscono come il contenuto in clorofilla possa essere considerato un marcatore biochimico del grado di tolleranza manifestato dalle piante allevate in condizioni di salinità, in quanto i livelli di clorofilla tendono a decrescere in piante sensibili e a restare invariati o addirittura a crescere in piante tolleranti. In effetti, mentre piante di *Myrtus communis* irrigate con soluzioni di NaCl a EC crescente da 4 a 8 dS m^{-1} per due settimane non evidenziavano alcuna variazione nel contenuto fogliare in clorofilla (Acosta-Motos *et al.*, 2015a), piante di *Eugenia myrtifolia* nelle medesime condizioni sperimentali evidenziavano un chiaro incremento della concentrazione delle clorofille nelle foglie (Acosta-Motos *et al.*, 2015b). L'entità della degradazione delle clorofille è funzione dell'intensità e della durata dello stress salino imposto. In piante di *Nerium oleander* sottoposte a irrigazione salina con soluzioni contenenti NaCl a concentrazioni molto elevate (200, 400 e 800 mM), per periodi di 15 e 30 giorni, Kumar *et al.*, (2017) hanno osservato che la riduzione del contenuto in clorofilla a avveniva a 15 giorni dall'inizio del trattamento salino solo in presenza delle concentrazioni più elevate (400 e 800 mM), mentre dopo 30 giorni anche le piante allevate a 200 mM di NaCl manifestavano degradazione della clorofilla a. Una risposta diversa è stata invece riscontrata per la clorofilla b la cui concentrazione fogliare nel brevissimo periodo non è stata in alcun modo influenzata dal livello di salinità e dopo un mese di trattamenti si è ridotta solo nei trattamenti estremi (400 e 800 mM NaCl) a indicare comunque una buona tolleranza dell'oleandro allo stress salino. Questo tipo di risposta sembra sia dovuto all'effetto combinato dell'inibizione di enzimi come Rubisco e PEP carbossilasi, coinvolti nella biosintesi delle clorofille e dell'attivazione di specifiche clorofillasi, attive nella degradazione di questi pigmenti (Santos, 2004).

L'uso di fluorimetri portatili per la misura della fluorescenza della clorofilla ha reso questa tecnica di

rapida applicazione negli studi di eco-fisiologia vegetale, permettendo di ottenere importanti informazioni sullo stato del fotosistema II (Maxwell e Johnson, 2000). In condizioni di salinità frequentemente è stato riscontrato un decremento dei parametri correlati al *quenching* fotochimico (Fv/Fm, Y(II) e qP), e del trasporto elettronico (ETR), ma talvolta sono stati evidenziati anche incrementi nei parametri di quenching non fotochimico [qN, NPQ, Y(NPQ)] (Acosta-Motos *et al.*, 2015a; Acosta-Motos *et al.*, 2015b). Questo tipo di risposta delle piante allo stress salino causato da NaCl, che si esplica attraverso una riduzione dell'efficienza del PSII e un aumento del quenching non fotochimico rappresenta un meccanismo di adattamento finalizzato a garantire la dissipazione di energia in eccesso. In alcune specie è stato possibile riscontrare che solo nelle cultivar tolleranti alla salinità questo meccanismo si attiva; di contro, nelle cultivar sensibili, a una riduzione di Fv/Fm, Y(II), qP ed ETR si associava una contemporanea riduzione dei parametri di quenching non fotochimico (Parishar *et al.*, 2015). In piante di *Bougainvillea*, genere tollerante, allevate a globo e a piramide in condizioni crescenti di salinità (1, 40 e 80 mM di NaCl), Carillo *et al.*, (2019) hanno riportato come un'interessante influenza sulla capacità di adattamento allo stress salino sia esercitata proprio dalla forma di allevamento utilizzata. Difatti a fronte di un generale decremento di ETR in condizioni di salinità, indipendente dal livello, le piante allevate a globo riducevano linearmente l'ETR all'aumentare della salinità, mentre le piante allevate a piramide e sottoposte al livello salino più elevato non mostravano modifiche dell'ETR ed evidenziavano un incremento significativo di NPQ rispetto al trattamento controllo, confermando, in accordo con i parametri morfologici e fisiologici, la maggiore tolleranza alla salinità di piante allevate a piramide rispetto a quelle allevate a globo. Le modifiche a carico dell'efficienza del PSII che avvengono in piante sottoposte a stress salino sono fortemente dipendenti dalla severità dello stress, sia in termini di intensità che di durata. Piante di *Eugenia myrtifolia* soggette a stress salino (12 dS m^{-1} di NaCl) già dopo 15 giorni dall'imposizione dello stress mostravano riduzioni di qP e Y(II) associate a incrementi dei parametri di quenching non fotochimico. Le stesse piante sottoposte a medesime misurazioni a 30 giorni dall'inizio della prova mostravano un recupero in qP e Y(II) e una riduzione in NPQ, indicando un processo adattativo alle condizioni di stress (Acosta-Motos *et al.*, 2015b). Invece, in piante di *Myrtus communis* allevate in condizioni di stress salino (4 e 8 dS^{-1} di NaCl), nelle prime due settimane sono state osservate solo riduzioni della Pn dovute a limitazioni di tipo stomatico, mentre solo 30 giorni dopo l'inizio dell'imposizione dello stress sono state riscontrate riduzioni in qP e Y(II) con concomitante aumento dei livelli dei parametri non fotochimici (Acosta-Motos *et al.*, 2015a), indicando come la specie, l'entità e la durata dello stress salino siano determinanti nell'induzione di maccanismi adattativi che interessano l'efficienza del PSII.

Modificazioni nell'anatomia fogliare

Recentemente è notevolmente aumentata la necessità di studiare in maniera più approfondita i meccanismi coinvolti nelle risposte ai principali stress abiotici che influenzano il comportamento delle piante ornamentali utilizzate in ambienti complessi come quelli urbani. In particolare lo studio delle modificazioni indotte nell'anatomia delle foglie in condizioni di stress abiotico, incluso quello salino (Acosta-Motos *et al.*, 2015a; b, Carillo *et al.*, 2019; Fernández-García *et al.*, 2014), ha dato un notevole contributo nella comprensione delle risposte adattative messe in atto da piante arbustive utilizzate a fini ornamentali. L'analisi delle modifiche nell'anatomia fogliare di piante sottoposte a stress salino prevede la quantificazione dei tratti anatomici funzionali (tra cui: spessori dei parenchimi del mesofillo e delle epidermidi, dimensione e forma delle cellule dei vari tessuti, frequenza e dimensioni di tricomi, ghiandole e stomi) che influenzano la regolazione degli scambi gassosi in quanto correlabili anche al livello di xeromorfismo fogliare (De Micco e Aronne, 2012).

L'osservazione al microscopio ottico di sezioni sottili di foglie di corbezzolo ha evidenziato modifiche anatomiche associate allo stress salino applicato (Navarro *et al.*, 2007). In particolare nel confronto tra piante controllo e piante sottoposte a salinità non sono emerse differenze nella dimensione delle cellule del primo strato del tessuto a palizzata, mentre le cellule del secondo strato del medesimo tessuto risultavano crescere in dimensione all'aumentare dei livelli di salinità applicati (0, 52 e 105 mM di NaCl). Inoltre gli autori riportavano anche una consistente riduzione degli spazi intercellulari nel parenchima spugnoso in entrambi i trattamenti salini rispetto al controllo, in concomitanza con una riduzione osservata nella conduttanza stomatica e del mesofillo. In piante di henné (*Lawsonia inermis*) irrigate con soluzioni a elevata concentrazione salina, Fernández-García *et al.*, (2014) hanno riscontrato un incremento del rapporto tra massa e area fogliare (LSM, *leaf specific mass*), sia a livelli bassi che alti di salinità. Queste modificazioni

si associavano inoltre a un aumento dello spessore della lamina fogliare, suggerendo che l'accresciuto spessore e l'aumentato LSM rappresentassero per la pianta un meccanismo adattativo volto a massimizzare il potenziale fotosintetico in condizioni di stress.

Carillo *et al.,* (2019) hanno riportato che in piante di *Bougainvillea spectabilis* allevate a globo e a piramide irrigate con acque con salinità crescente, l'anatomia delle foglie delle piante sottoposte a stress salino aveva subito modificazioni che in qualche modo supportano le risposte fisiologiche osservate in entrambe le forme di allevamento. A una riduzione nella traspirazione è corrisposto un incremento degli spazi intercellulari e dell'incidenza di tessuto a palizzata sul totale dello spessore del mesofillo (fig. 1). L'incremento del rapporto tra tessuto a palizzata e tessuto spugnoso associato all'aumento degli spazi intercellulari conferma, come osservato anche in *Myrtus communis, Eugenia myrtifolia, Euonymus japonica e Viburnum tinus* (Acosta-Motos *et al.*, 2015a; b; Gómez-Bellot *et al.*, 2013b), che essi rappresentano tratti adattativi delle piante volti a far fronte alla salinità attraverso un miglioramento della diffusività della CO_2 nel mesofillo al fine di compensare le limitazioni stomatiche della fotosintesi indotte dallo stress imposto (Acosta-Motos *et al.*, 2015a; Tattini *et al.*, 2016). L'incremento dello spessore del tessuto a palizzata indotto nelle piante allevate a piramide già in condizioni di salinità moderata (40 mM NaCl), potrebbe indicare una diversa allocazione delle risorse in condizioni di stress, mirata a investire maggiormente in tessuti deputati ai processi di assimilazione (Fernández-García *et al.*, 2014) rispetto alle piante allevate a globo, a parità di livello di salinità applicato. Inoltre le due forme di allevamento (globo e piramide) rispetto alla struttura fogliare sono sembrate in grado di indurre una differente modalità di regolazione degli scambi gassosi. Sebbene in entrambe le

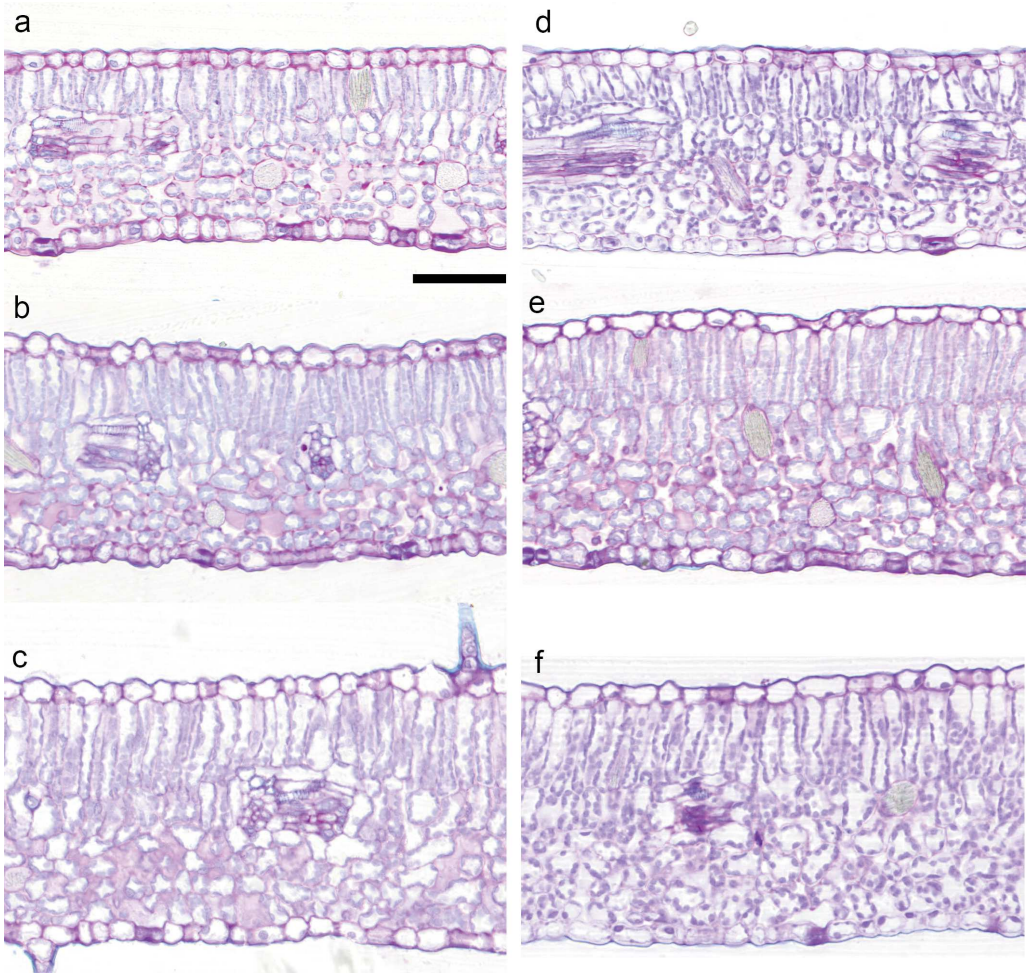

Fig. 1 - Sezioni trasversali di lamine fogliari di piante di *Bougainvillea spectabilis*, allevate a globo (a-c) o a piramide (d-f) e sottoposte a differenti livelli di salinità da NaCl: 1 mM (a, d), 40 mM (b, e) e 80 mM (c, f), viste al microscopio ottico a luce trasmessa. Le immagini sono tutte allo stesso ingrandimento. La barra di riferimento è pari a 100 µm.

Fig. 1 - Transmitted light microscopy views of cross sections of leaf lamina of Bougainvillea spectabilis *plants trained to globe- (a-c) or pyramid- shape (d-f) and subjected to different salinity levels due to NaCl: 1 mM (a, d), 40 mM (b, e) and 80 mM (c, f). Images are at the same magnification; bar is 100 µm.*

forme essa si esplicasse attraverso modifiche dei tratti del mesofillo, nelle piante allevate a piramide appariva evidente anche un miglioramento del controllo a livello stomatico, poiché quando sottoposte a stress salino tali piante, a fronte di una invariata frequenza degli stomi, mostravano invece una riduzione della dimensione delle cellule di guardia e della rima stomatica (Carillo *et al.*, 2019). Una simile risposta di adattamento a livello stomatico, consentendo un più rapido controllo del meccanismo di apertura/chiusura degli stomi, può essere considerato un vantaggio in condizioni di stress (Raven, 2014). Comparabili effetti morfo-fisiologici erano stati precedentemente osservati in tre diverse specie di *Bougainvillea* allevate a globo e a piramide in condizioni di stress idrico (Cirillo *et al.*, 2014). I parametri frequenza stomatica e dimensione degli stomi sono spesso inversamente correlati, come dimostrato in piante di *Bougainvillea spectabilis* allevate a globo in cui alla diminuzione della frequenza stomatica indotta dalla salinità corrisponde un aumento delle dimensioni degli stomi stessi (fig. 2) (Carillo *et al.*, 2019). Una risposta univoca dei parametri stomatici non è individuabile, in quanto la variazione di tali tratti è specie-specifica come evidenziato anche in figura 2 per *Viburnum lucidum* e *Callistemon citrinus* che mostrano rispettivamente un aumento o effetti non significativi della salinità sulla frequenza stomatica (comunicazione personale). Questa variabilità delle risposte è dovuta al fatto che l'adattamento a livello strutturale non è ascrivibile all'azione di singoli tratti, ma a una strategia di armonizzazione di tutti i tratti anatomici funzionali che in ultima analisi, agendo in maniera additiva e/o sinergica determinano il grado di plasticità di una specie.

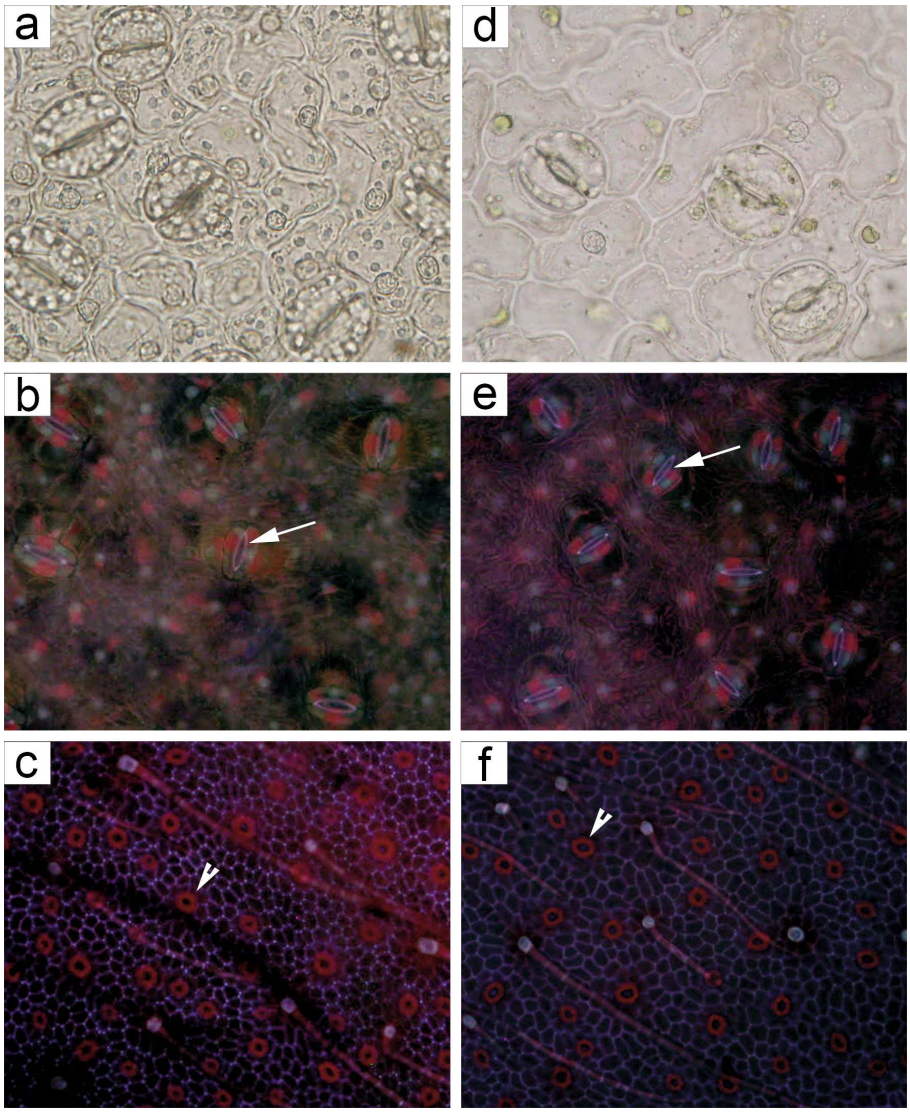

Fig. 2 - Microfotografie al microscopio ottico a luce trasmessa (a, b) ad epi-fluorescenza (c-f) di epidermidi di foglie di piante di *Bougainvillea spectabilis* (a, b), *Viburnum lucidum* (c, d) e *Callistemon citrinus* (e, f) controllo (a, c, e) e sottoposte a stress salino (b, d, f).
Fig. 2 - Transmitted light (a, b) and epi-fluorescence (c-f) microscopy views of epidermal tissues of leaves of Bougainvillea spectabilis *(a, b),* Viburnum lucidum *(c, d) and* Callistemon citrinus *(e, f); control (a, c, e) and salt stressed (b, d, f).*

Conclusioni

A causa dell'accresciuta competizione per acque di buona qualità, il ricorso a acque saline, di scarto e di scarsa qualità nelle aree aride e semiaride del bacino del Mediterraneo può sostenere la fattibilità di una progettazione e gestione del verde basata sull'uso di specie arbustive ornamentali caratterizzate da tolleranza alla salinità, oltre che consentirne una coltivazione più sostenibile in vivaio.

Pur considerando che, data la solubilità e la diffusione del cloruro di sodio, molte specie vegetali ad uso ornamentale diffuse ed acclimatate nelle area Mediterranea hanno sviluppato meccanismi di adattamento alla salinità da NaCl, è incontrovertibile che lo stress salino induce riduzioni nella crescita, squilibri nutrizionali, cambiamenti nelle relazioni idriche e nei processi fotosintetici che ne possono inficiare il valore ornamentale. La selezione di specie limitatamente sensibili o tolleranti alla salinità andrebbe quindi effettuata proprio rispetto al valore estetico delle stesse, con la conseguente necessità di individuare tra i parametri correlati alla tolleranza allo stress salino quelli più facilmente misurabili e direttamente legati al valore ornamentale.

L'adattamento morfologico alle condizioni di salinità, che si manifesta con riduzioni della crescita della parte aerea accompagnati talvolta da incremento o invariabilità nella crescita dell'apparato radicale, genera una modifica del rapporto tra biomassa secca radicale e aerea. La riduzione della dimensione della chioma, dovuta a diminuzione della superficie fogliare totale per ridimensionamento del ritmo di crescita ma spesso anche alla emissione di nuove foglie di dimensione ridotta, associata ad un sufficiente sviluppo dell'apparato radicale consente alle piante di controllare le perdite di acqua per traspirazione e mantenere un ritmo di approvvigionamento idrico e nutrizionale adeguato. Tra gli adattamenti di tipo anatomico e istologico osservati a carico di tessuti fogliari in condizioni di stress salino, quelli che interessano la frequenza e la dimensione degli stomi concorrono a rendere le piante tolleranti in grado di regolare in maniera più efficiente il proprio stato idrico attraverso, ad esempio, la formazione di foglie con stomi di minori dimensioni la cui apertura/chiusura appare più rapida. Inoltre, le specie tolleranti rispondono alla salinità con un aumento dello spessore della lamina fogliare, spesso dovuto a un incremento dello spessore del parenchima a palizzata, che insieme a un maggiore volume di spazi intercellulari nel mesofillo tende a compensare almeno in parte la limitazione di tipo stomatico della fotosintesi.

La conoscenza approfondita dei meccanismi adottati dalle piante ornamentali per adattarsi alle condizioni di stress salino può permettere non solo di individuare adeguatamente specie adatte a una proficua utilizzazione nella progettazione di giardini xerici e nel recupero di aree verdi in contesti complessi come quelli urbani e periurbani in ambiente Mediterraneo. ma anche di adottare tecniche di coltivazione vivaistica in grado di massimizzare la sostenibilità del processo produttivo e la qualità delle produzioni, e contemporaneamente.

Riassunto

La tolleranza alla salinità nelle piante si realizza attraverso una serie di meccanismi adattativi che permettono una graduale acclimatazione alle condizioni di stress. I meccanismi utilizzati si esplicano a vari livelli: biochimico, fisiologico, anatomico e morfologico. Essi vanno dall'aggiustamento osmotico, alle variazioni nel contenuto in pigmenti clorofilliani, a cambiamenti nei tratti anatomici fogliari funzionali che concorrono a limitare stress osmotici e di tossicità ionica, all'aumento del rapporto radici/chioma. Si riportano i risultati relativi alle risposte adattative osservate in specie arbustive ornamentali utilizzabili nella progettazione di giardini xerici e nel recupero di aree verdi in contesti urbani e periurbani in ambiente mediterraneo.

Parole chiave: stress osmotico, stress ionico, clorofilla, fotosintesi, anatomia fogliare.

Bibliografia

Acosta-Motos J.R., Díaz-Vivancos P., Álvarez S., Fernández-García N., Sánchez-Blanco M.J., Hernández J.A., 2015a. *NaCl-induced physiological and biochemical adaptative mechanism in the ornamental* Myrtus cummunis *L. plants*. J. Plant Physiol., 183: 41–51.

Acosta-Motos J.R., Díaz-Vivancos P., Álvarez S., Fernández-García N., Sánchez-Blanco M.J., Hernández J.A., 2015b. *Physiological and biochemical mechanisms of the ornamental* Eugenia myrtifolia *L. plants for coping with NaCl stress and recovery.* Planta, 242: 829–846.

Acosta-Motos J.R., Hernández J.A., Álvarez S., Barba-Espín G., Sánchez-Blanco M.J., 2017a. *Long-term resistance mechanisms and irrigation critical threshold showed by* Eugenia myrtifolia *plants in response to saline reclaimed water and relief capacity*. Plant Physiol. Biochem., 111, 244–256.

Acosta-Motos J.R., Ortuño M.F., Álvarez S., López-Climent M.F., Gómez-Cadenas A., Sánchez-Blanco M.J., 2016. *Changes in growth, physiological parameters and the hormonal status of* Myrtus communis *L. plants irrigated with water with different chemical compositions*. J. Plant Physiol., 191, 12–21.

Acosta-Motos J.R., Ortuño M.F., Bernal-Vicente A., Díaz-Vivancos P., Sánchez-Blanco M.J., Hernández J.A., 2017b. *Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms.*

Agronomy, 7, 18.

Álvarez S., Gómez-Bellot M.J., Castillo M., Bañón S., Sánchez-Blanco M.J., 2012. *Osmotic and saline effect on growth, water relations, and ion uptake and translocation in* Phlomis purpurea *plants*. Environ. Exp. Bot. 2012, 78, 138–145.

Álvarez S., Sánchez-Blanco M.J., 2013. *Changes in growth rate, root morphology and water use efficiency of potted* Callistemon citrinus *plants in response to different levels of water deficit.* Sci. Hort., 156, 54–62.

Álvarez S., Sánchez-Blanco M.J., 2014. *Long-term effect of salinity on plant quality, water relations, photosynthetic parameters and ion distribution in* Callistemon citrinus. Plant Biol., 16, 757-764.

Álvarez S., Sánchez-Blanco M.J., 2015. *Comparison of individual and combined effects of salinity and deficit irrigation on physiological, nutritional and ornamental aspects of tolerance in* Callistemon laevis *plants.* J. Plant Physiol., 185: 65-74.

Ashraf M., Harris P.J.C., 2013. *Photosynthesis under stressful environments: An overview*. Photosynthetica, 51: 163-190.

Azza Mazher A.M., Fatma El-Quesni E.M., Farahat M.M. 2007. *Responses of ornamental plants and woody trees to salinity.* World J. Agric. Sci., 3: 386-395.

Bañón S., Miralles J., Ochoa J., Sánchez-Blanco M.J., 2012. *The effect of salinity and high boron on growth, photosynthetic activity and mineral contents of two ornamental shrubs*. Hort. Sci., 39: 188-194.

Carillo P., Cirillo C., De Micco V., Arena C., De Pascale S., Rouphael Y., 2019. *Morpho-anatomical, physiological and biochemical adaptive responses to saline water of* Bougainvillea spectabilis *Willd. trained to different canopy shapes*. Agric. Water Manag., 212: 12-22.

Cassaniti C., Leonardi C., Flowers T.J., 2009. *The effects of sodium chloride ornamental shrubs*. Sci. Hortic., 122: 586-593.

Chavarria G., Dos Santos H.P. 2012. *Plant water relations: Absorption, transport and control mechanisms.* InTechOpen, 5: 105-132.

Chaves M.M., Osorio J., Pereira J.S. 2004. *Water use efficiency and photosynthesis. In Water Use Efficiency,* In Bacon M., Ed., Plant Biology, Blackwell Publishing (Oxford, UK): 42–74.

Cirillo C., De Micco V., Rouphael Y., Balzano A., Caputo R., De Pascale S., 2017. *Morpho-anatomical and physiological traits of two Bougainvillea genotypes trained to two shapes under deficit irrigation*. Trees (31): 173-187.

Cirillo C., Rouphael Y., Caputo R., Raimondi G., De Pascale S., 2014. *The influence of deficit irrigation on growth, ornamental quality, and water use efficiency of three potted Bougainvillea genotypes grown in two shapes.* HortScience 49: 1284-1291.

Cirillo C., Rouphael Y., Caputo R., Raimondi G., Sifola M.I., De Pascale S., 2016. *Effects of high salinity and the exogenous application of an osmolyte on growth, phosynthesis and mineral composition in two ornamental shrubs*. J. Hortic. Sci. Biotechnol., 91: 14–22.

Colla G., Rouphael Y., Leonardi C., Bie Z., 2010. *Role of grafting in vegetable crops grown under saline conditions.* Sci. Hort. 127: 147-155.

Curtis P.S., Läuchli A., 1986. *The role of leaf area development and photosynthetic capacity in determining growth of kenaf under moderate salt stress*. Aust. J. Plant Physiol., 18: 553-565.

De Micco V., Aronne G., 2012. *Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought*. In: Aroca R., Ed., Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features, Springer-Verlag (Berlin Heidelberg, Germany): 37-62.

Fernández-García N., Olmos E., Bardisi E., García-De La Garma J., López-Berenguer C., Rubio-Asensio J.S., 2014. *Intrinsic water use efficiency controls the adaptation to high salinity in a semi-arid adapted plant, henna (*Lawsonia inermis *L.).* J. Plant Physiol., 171: 64-75.

Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D., 2004. *Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants.* Plant Biol., 6: 269-279.

Franco J.A., Bañón S., Vicente M.J., Miralles J., Martínez-Sánchez J.J., 2011. *Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions—A review*. J. Hortic. Sci. Biotechnol., 86: 543-556.

García-Caparros P., Lao, M.T., 2018. *The effects of salt stress on ornamental plants and integrative cultivation practices.* Sci. Hortic., 241: 430-439.

García-Caparros P., Llanderal A., Pestana M., Correia P.J., Lao M.T., 2016. *Tolerance mechanisms of three potted ornamental plants grown under moderate salinity.* Sci. Hortic., 201: 84-91.

Greenway H., Munns R., 1980. *Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes*. Ann. Rev. Plant Physiol., 31(1): 149-190.

Gómez-Bellot M.J., Álvarez S., Castillo M., Bañón S., Ortuño M.F., Sánchez-Blanco M.J., 2013a. *Water relations, nutrient content and developmental responses of Euonymus plants irrigated with water of different degrees of salinity and quality*. J. Plant Res., 126: 567-576.

Gómez-Bellot M.J., Álvarez S., Bañón S., Ortuño M.F., Sánchez-Blanco M.J., 2013b. *Physiological mechanisms involved in the recovery of euonymus and laurustinus subjected to saline waters.* Agric. Water Manag., 128: 131-139.

Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J., 2000. *Plant cellular and molecular responses to high salinity.* Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 51: 463-499.

Kefu Z., Hai F., San Z., Jie S., 2003. *Study on the salt and drought tolerance of* Suaeda salsa *and* Kalanchoe claigremontiana *under iso-osmotic salt and water stress*. Plant Sci., 165: 837-844.

Kerstiens G., Tych W., Robinson M.F., Mansfield T.A., 2002. *Sodium-related partial stomatal closure and salt tolerance of* Aster tripolium. New Phytol., 153: 509-515.

Kumar D., Al Hassan M., Naranjo M.A., Agrawal V., Boscaiu M., Vicente O., 2017. *Effects of salinity and drought on growth, ionic relations, compatible solutes and activation of antioxidant systems in oleander (*Nerium oleander *L.)*. PLoS One 12: 9.

Maggio A., De Pascale S., Fagnano M., Barbieri G., 2011. *Saline agriculture in Mediterranean environments.* Ital. J. Agron., 6: 36–43..

Maxwell K., Johnson G.N., 2000. *Chlorophyll fluorescence: A practical guide*. J. Exp. Bot., 51: 659-668.

Munns R., Termaat A., 1986. *Whole plant response to salinity*. Aust. J. Plant Physiol, 13: 143-160

Munns R., Tester M., 2008. *Mechanisms of salinity tolerance*. Annu. Rev. Plant Biol., 59: 651-681.

Navarro A., Bañon S., Olmos E., Sánchez-Blanco M.J., 2007. *Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of* Arbutus unedo *plants.* Plant Sci., 172, (3): 473-480.

Nedjimi B., 2014. *Effects of salinity on growth, membrane permeability and root hydraulic conductivity in three saltbush species*. Biochem. Syst. Ecol., 52: 4-13.

Parihar P., Singh S., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M., 2015. *Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review.* Environ. Sci. Pollut. Res. 22: 4056.

Raven J.A., 2014. *Speedy small stomata?* J. Exp. Bot., 65, (6):1415-1424.

Rodríguez P., Torrecillas A., Morales M.A., Ortuño M.F., Sánchez-Blanco M.J., 2005. *Effects of NaCl salinity and water stress on growth and leaf water relations of* Asteriscus

maritimus *plants*. Environ. Exp. Bot., 53: 113-123.

SANTOS C.V., 2004. *Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves*. Sci Hort., 103: 93-99.

SHABALA S., CUIN T.A., 2008. *Potassium transport and plant salt tolerance*. Physiol. Plant., 133: 651-669.

SLAMA, I., GHNAYA, T., SAVOURÉ, A., ABDELLY, C. 2008. *Combined effects of long-term salinity and soil drying on growth, water relations, nutrient status and proline accumulation of* Sesuvium portulacastrum. C. R. Biol., 331, 442–451.

TATTINI M., MONTAGNI G., TRAVERSI M.L., 2002. *Gas exchange, water relations and osmotic adjustments in* Phillyrea latifolia *grown at various salinity concentrations*. Tree Physiol., 22: 403-412.

TATTINI M., REMORINI D., PINELLI P., AGATI G., SARACINI E., TRAVERSI M.L., MASSAI R. 2006. *Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to root zone salinity stress and high solar radiation in two Mediterranean evergreen shrubs,* Myrtus communis *and* Pistacia lentiscus. New Phytol., 170: 779-794.

TAVAKKOLI E., RENGASAMY P., MCDONALD G.K., 2010. *High concentrations of Na+ and Cl− ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress.* J. Exp. Bot., 61: 444-4459.

VALDEZ-AGUILAR L.A., GRIEVE C.M., RAZAK-MAHAR A., MCGIFFEN M., MERHAUT D.J., 2011. *Growth and ion distribution is affected by irrigation with saline water in selected landscape species grown in two consecutive growing-seasons: Spring-summer and fall-winter*. HortScience, 46: 632–642.