

Il controllo ormonale dell'attività vegetativa e produttiva negli alberi da frutto

Alessandro Botton¹, Vanina Ziosi², Anna Maria Bregoli², Guglielmo Costa^{2*} e Angelo Ramina¹

¹ Dipartimento di Agronomia Ambientale e Produzioni Vegetali, Università di Padova, viale dell'Università 16, 35020 Legnaro (PD)

² Dipartimento di Colture Arboree, Università di Bologna, viale Fanin 46, 40127 Bologna

Ricevuto: 15 gennaio 2007; accettato: 7 febbraio 2007

Hormonal control of vegetative and reproductive activity of fruit trees

Abstract. Plant growth and development, as well as the responses to environmental factors, are highly regulated by the complex and coordinated action of the five classical hormones: gibberellins (GAs), abscisic acid (ABA), cytokinins (CKs), auxins (IAA) and ethylene. In addition, some other molecules, such as brassinosteroids (BRs), polyamines (PAs), jasmonates (JAs) and salicylic acid (SA), and some polypeptide hormones have shown to be involved, both directly or indirectly, in such processes. The recent characterization of the main steps of hormone biosynthesis, perception and signal transduction allowed to tune up the use of chemicals, called "Plant Growth Regulators" (PGRs), to interfere with plant growth and development. In nursery conditions, CKs (i.e. 6-benzyladenine, 6-BA), auxins (i.e. 3-indolebutyric acid, IBA) and inhibitors of auxins polar transport (i.e. morphactin, 1-N-naphthylphthalamic acid, 2, 3, 5-triiodobenzoic acid) are used to control branching and morphogenesis during propagation and micropropagation. In open field conditions, PGRs are effective in controlling both vegetative and reproductive activity of fruit trees. The most widely used growth-retardant (i.e. chlormequat and mepiquat chlorides, triazoles, prohexadione-calcium) reduce internode length by blocking different steps of GAs biosynthesis. GAs and inhibitors of GAs biosynthesis are also employed to control phase transition and fruit set, whereas chemical thinning is usually performed by means of molecules that induce the drop of flower buds or fruitlets, such as hydrogen cyanamide, dinitro-orthocresol (DNOC), ammonium thiosulphate (ATS), naphthaleneacetic acid (NAA), BA, Carbaryl®, and 2-chloroethylphosphonic acid (CEPA). Inhibitors of ethylene biosynthesis (aminoethoxyvinylglycine, AVG) or action (1-methylcyclopropene, 1-MCP) are used in pre- and post-harvest phase, respectively, to slow down climacteric fruit ripening. PAs and JAs are also effective in modulating fruit ripening and improving

quality. Different developmental stages and the environmental conditions may determine different responses to the same levels of PGRs. As a consequence, a correct use of PGRs relies upon the deep comprehension of biochemical and biomolecular processes which regulate plant growth and development, and upon the complete elucidation of hormone biosynthesis and action.

Key words: flower and fruit thinning, fruit development, fruit ripening, growth regulators, plant hormones.

Introduzione

Lo sviluppo della pianta e la sua risposta agli stimoli ambientali sono regolati dall'interazione di un complesso di ormoni endogeni (fig. 1a-b), presenti nei tessuti vegetali a bassissime concentrazioni (ng/g di sostanza fresca). Ai cinque gruppi di ormoni "classici", gibberelline (GGAA), acido abscissico (ABA), citochinine (CK), auxine (IAA) ed etilene, si aggiungono ormoni di natura proteica recentemente scoperti e sostanze in grado di regolare la crescita come brassinosteroidi (BR), poliammine (PA), giasmonati (JA) e acido salicilico (SA).

Fino dalle prime scoperte sul ruolo degli ormoni nei processi di crescita e differenziamento, si è studiata la possibilità di controllare l'attività vegetativa e il ciclo riproduttivo delle piante per mezzo di "fitoregolatori", o "bioregolatori" o "regolatori di crescita" (*Plant Growth Regulators*, PGR). Essi sono sostanze organiche non nutritive che promuovono, inibiscono o comunque modificano i normali processi di sviluppo della pianta. Alcuni PGR sono molecole già presenti in natura (estratte da piante o artificiali), mentre altri sono molecole di neosintesi. In entrambi i casi, i PGR interferiscono con il quadro ormonale della pianta, alterandone aspetti della biosintesi e/o del meccanismo di azione, e possono quindi essere impiegati per controllare numerosi processi fisiologici.

*guglielmo.costa@unibo.it

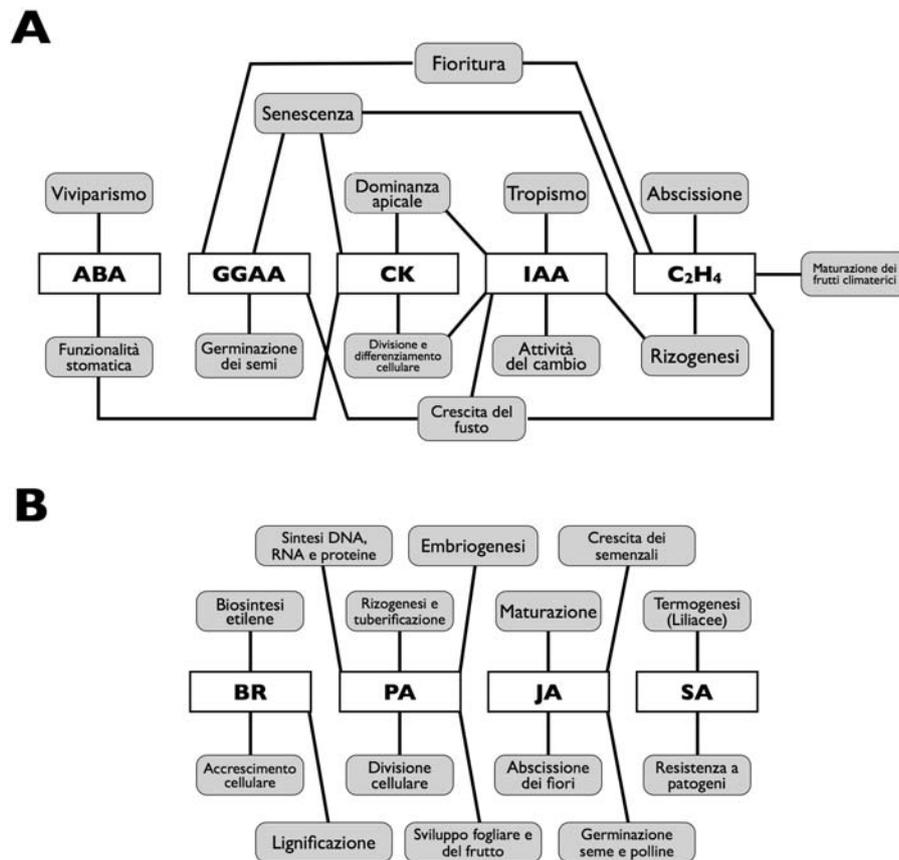


Fig. 1 - Principali processi fisiologici sui quali gli ormoni (A) e le sostanze di crescita (B) esercitano un'azione regolatrice. Nello schema sono riportati solo gli effetti più importanti (ABA=acido abscissico; GGAA=gibberelline; CK=citochinine; IAA=auxine; C₂H₄=etilene; BR=brassinosteroidi; PA=poliammine; JA=giasmonati; SA=acido salicilico).

Fig. 1 - Main physiological processes affected by plant hormones (A) and growth regulators (B). In the scheme, only the most important effects are reported (ABA=abscisic acid; GGAA=gibberellins; CK=cytokinins; IAA=auxins; C₂H₄=ethylene; BR=brassinosteroids; PA=polyamines; JA=jasmonates; SA=salicylic acid).

La presente *review* costituisce un aggiornamento sul ruolo svolto dagli ormoni e da alcune sostanze di crescita nei principali processi fisiologici delle piante arboree da frutto e sulle possibilità offerte dai PGR di controllarne lo sviluppo vegetativo e riproduttivo.

Biosintesi, metabolismo e ruolo biologico degli ormoni e delle principali sostanze di crescita

Le GGAA stimolano la germinazione dei semi, l'allungamento dei tessuti del fusto, la fioritura e ritardano la senescenza della foglia e del frutto (fig. 1a). Le GGAA sono acidi diterpenici sintetizzati da una diramazione della via dei terpenoidi: le prime tappe della loro biosintesi, infatti, comprendono la produzione di isopentenil-pirofosfato (IPP) e la sua conversione a geranylgeranyl-pirofosfato (GGPP). La prima reazione specifica della via di biosintesi delle GGAA è la trasformazione del GGPP in *ent*-kaurene (fig. 2), catalizzata da due cicli localizzate a livello del pla-

stidio. Successivamente, l'*ent*-kaurene è ossidato a C₁₉-GGAA attraverso una serie di tappe che, passando per la GA₁₂ aldeide, coinvolgono sia citocromo-P450 monossigenasi, situate a livello del reticolo endoplasmico, sia diossigenasi citoplasmatiche che dipendono dall' α -chetoglutarato. Il clonaggio di numerosi geni che codificano gli enzimi della biosintesi delle GGAA ha consentito di chiarire i meccanismi a *feedback* che regolano la formazione di GGAA biologicamente attive, ossia la carbossilazione in posizione 7 e la 13- β - e 3- β -idrossilazione. Le GGAA biologicamente attive possono essere disattivate attraverso varie reazioni come la 2- β -idrossilazione, la glicosilazione e la formazione di 2-chetoderivati (Hedden e Phillips, 2000).

L'ABA è associato alla tolleranza alla disidratazione, alla soppressione del viviparismo e alla chiusura degli stomi indotta da stress idrici (fig. 1a). Analogamente alle GGAA, l'ABA è un prodotto della via biosintetica dei terpenoidi. Tuttavia, esso non è formato direttamente dal farnesil-pirofosfato, un pre-

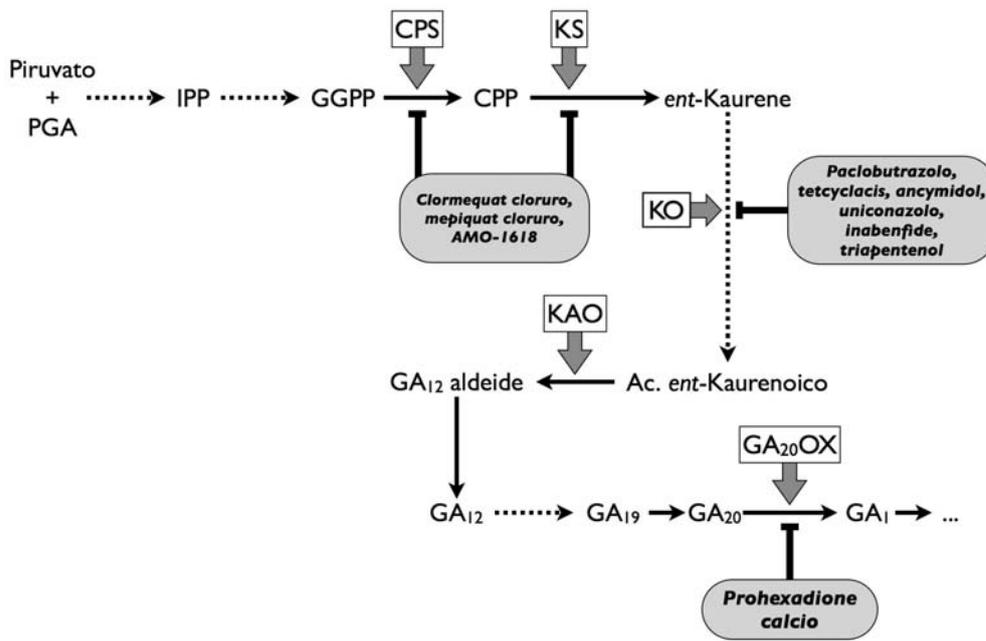


Fig. 2 - Biosintesi delle gibberelline e siti d'azione di alcuni ritardanti di crescita impiegati in frutticoltura (PGA= fosfogliceraldeide; IPP= isopentenil pirofosfato; GGPP=geranil-geranil pirofosfato; CPP= copalil pirofosfato; CPS= copalil pirofosfato sintasi; KS= *ent*-kaurene sintasi; KO= *ent*-kaurene ossidasi; KAO= acido *ent*-kaurenoico ossidasi; GA₂₀OX= GA₂₀ ossidasi).

Fig. 2 - Main steps of gibberellin biosynthesis and target sites of some growth retardants used on fruit trees (PGA= phosphoglyceraldehyde; IPP= isopentenyl pyrophosphate; GGPP=geranylgeranyl pyrophosphate; CPP= copalyl pyrophosphate; CPS= copalyl pyrophosphate synthase; KS= *ent*-kaurene synthase; KO= *ent*-kaurene oxidase; KAO= *ent*-kaurenoic acid oxidase; GA₂₀OX= GA₂₀ oxidase).

cursore a 15 atomi di carbonio, ma dalla xantofilla 9'-*cis*-neoxantina (fig. 3). Quest'ultima è un composto C₄₀ che va incontro ad ossidazione generando un intermedio C₁₅, la xantosina, che viene convertita ad ABA-aldeide e quindi ad ABA. L'ABA è metabolizzato ad acido faseico, diidrofaseico, e glucoside dell'acido diidrofaseico. Nonostante siano stati descritti fenotipicamente numerosi mutanti con biosintesi dell'ABA alterata o assente, i geni coinvolti nella biosintesi e nel metabolismo dell'ABA non sono ancora stati pienamente caratterizzati (Nambara e Marion-Poll, 2005).

Le CK, insieme alle auxine, promuovono la divisione ed il differenziamento cellulare. Esse, inoltre, ritardano la senescenza fogliare, sono coinvolte nel controllo della dominanza apicale e sembrano fungere da segnale a lunga distanza che coordina lo sviluppo della radice e della chioma in base alla disponibilità di azoto (fig. 1a). Il primo enzima della via biosintetica è l'isopenteniltransferasi (IPT), che sintetizza isopenteniladenosina-5'-monofosfato (iPMP) a partire da adenosina 5'-fosfato (ATP, ADP, AMP) e dimetilallilpirofosfato (DMAPP) (fig. 4). Dall'iPMP vengono poi sintetizzate, attraverso una serie di passaggi intermedi, isopenteniladenina, diidrozeatina e zeatina, la CK maggiormente attiva dal punto di vista biologico. In *Arabidopsis*, sono stati clonati sette geni IPT, diffe-

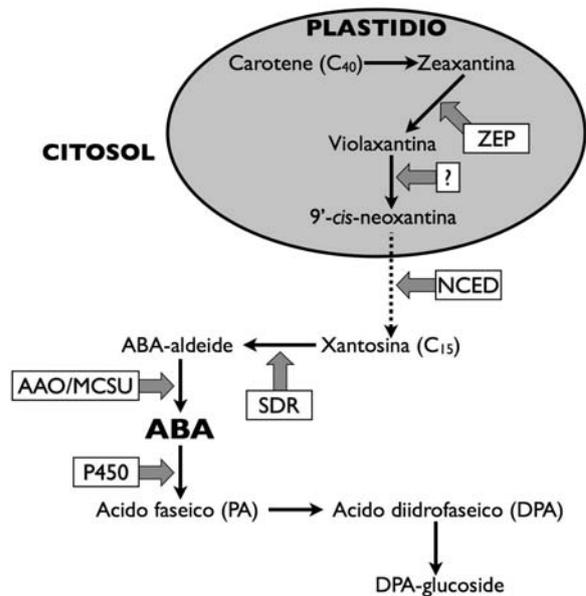


Fig. 3 - Principali tappe della via biosintetica dell'acido abscissico (ZEP= zeaxantina epossidasi; NCED= 9-*cis*-epossicarotenoide diossigenasi; SDR= alcol deidrogenasi/riduttasi; AAO= ABA-aldeide ossidasi; MCSU= MoCo solfatasi; P450= citocromo P450 monossigenasi).

Fig. 3 - Main steps of abscisic acid biosynthesis (ZEP= zeaxanthin epoxidase; NCED= 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase; SDR= short-chain alcohol dehydrogenase/reductase; AAO= ABA-aldehyde oxidase; MCSU= MoCo sulfurase; P450= cytochrome P450 monooxygenase).

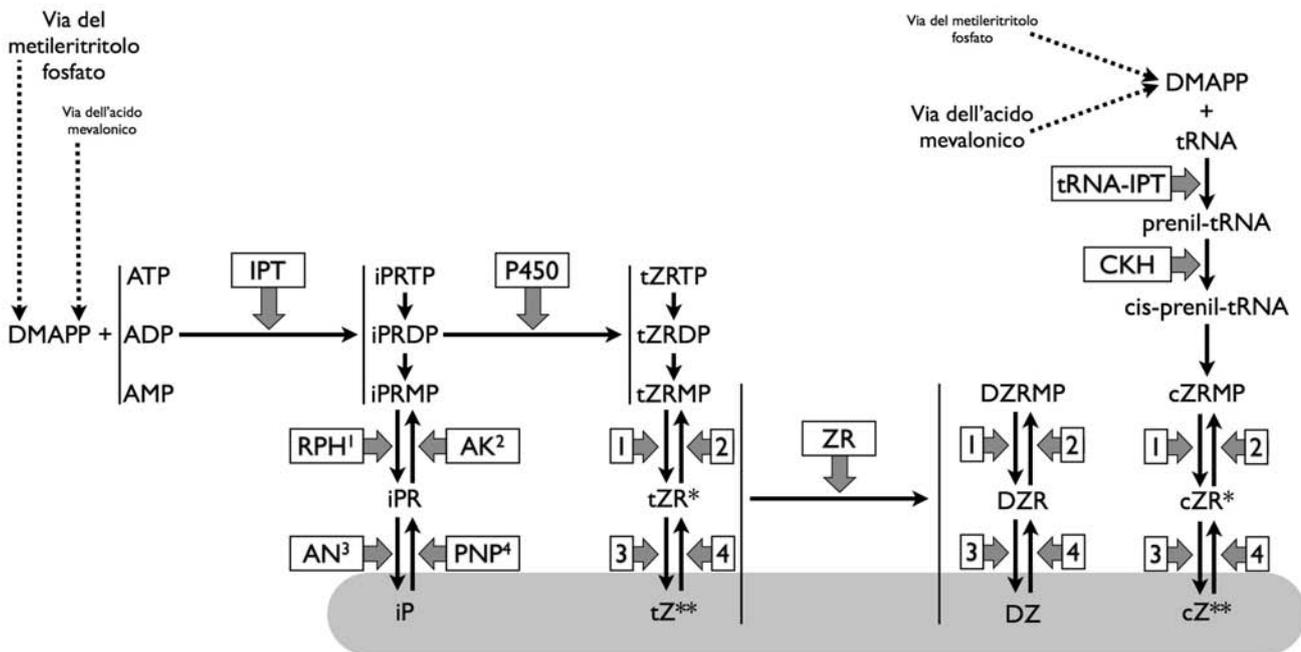


Fig. 4 - Biosintesi delle principali citochinine bioattive (DMAPP= dimetil allil pirofosfato; iPR= isopentenil riboside; iPRTP, iPRDP, iPRMP= iPR tri-, di-, mono- fosfato; iP= isopentenil adenina; tZ= *trans*-zeatina; tZR= tZ-riboside; tZRTTP, tZRDP, tZRMP= tZR tri-, di-, mono- fosfato; DZ= diidrozeatina; DZR= DZ riboside; DZRMP=DZR monofosfato; cZ= *cis*-zeatina; cZR= cZ riboside; cZRMP= cZR monofosfato; IPT= isopentenil trasferasi; RPH= ribonucleotide fosfoidrolasi; AK= adenosina kinasi; AN= adenosina nucleosidasi; PNP= purina nucleoside fosforilasi; P450= citocromo P450 monossigenasi; ZR= zeatina reductasi; CKH=CK *cis*-idrossilasi; *,**= interconvertibili tramite l'enzima zeatina *cis-trans* isomerasi).

Fig. 4 - Main steps of bioactive cytokinins biosynthesis (DMAPP= dimethylallyl-pyrophosphate; iPR= isopentenyl riboside; iPRTP, iPRDP, iPRMP= iPR tri-, bis-, mono- phosphate, iP= isopentenyl adenine; tZ=trans-zeatin; tZR= tZ riboside; tZRTTP, tZRDP, tZRMP=tZR tri-, bis-, mono- phosphate; DZ= dihydrozeatin; DZR=DZ riboside; DZRMP= DZR monophosphate; cZ= cis-zeatin; cZR= cZ riboside; cZRMP= cZR mono phosphate; IPT= isopentenyl transferase; RPH= ribonucleotide phosphohydrolyase; AK= adenosine kinase; AN= adenosine nucleosidase; PNP= purine nucleoside phosphorylase; P450= cytochrome P450 monooxygenase; ZR= zeatin reductase; CKH= CK *cis*-hydroxylase; *,**= interconvertible by zeatin *cis-trans* isomerase).

renzialmente localizzati nel plastidio, nel mitocondrio e nel citoplasma. Le CK sono metabolizzate attraverso l'idrogenazione, l'idrossilazione, la glicosilazione (catalizzata dalla CK glicosiltransferasi) e la rimozione (catalizzata dalla CK ossidasi) della catena laterale, oppure mediante glicosilazione o alanizzazione dell'anello purinico (Hwang e Sakakibara, 2006).

L'IAA controlla la divisione e la distensione cellulare, la dominanza apicale, i tropismi, l'allungamento del fusto, l'attività del cambio e la rizogenesi (fig. 1a). L'IAA è sintetizzato dal triptofano attraverso la via dell'indol-3-piruvato e dell'indol-3-acetaldeide (fig. 5a), ma può anche derivare dall'idrolisi dei coniugati IAA-glicosidici. Recentemente, la caratterizzazione di mutanti di mais e *Arabidopsis* incapaci di sintetizzare il triptofano ha permesso di dimostrare che è operativa anche una via triptofano-indipendente. Di particolare interesse sono i meccanismi molecolari che regolano il trasporto dell'auxina nella pianta. E' stato, infatti, dimostrato che l'IAA è l'unico ormone vegetale che presenta un trasporto polare, fenomeno di particolare interesse sia da un punto di vista biologico

generale, poiché può essere strettamente associato ai fenomeni di polarizzazione cellulare e di differenziamento, sia per le implicazioni pratiche che esso comporta. Il trasporto polare è stato spiegato sulla base della teoria chemiosmotica, ipotizzando inizialmente una distribuzione asimmetrica dei *carrier* di efflusso. Ulteriori indagini molecolari hanno consentito di isolare e caratterizzare geni che codificano per *carrier* di influsso (AUX1) e di efflusso (PIN), dimostrando anche la distribuzione asimmetrica ed opposta di tali proteine (fig. 5b) (Teale *et al.*, 2006).

L'etilene influenza l'accrescimento del fusto e della radice, lo sviluppo del fiore, la senescenza e l'abscissione dei diversi organi della pianta (fig. 1a). Precursore della biosintesi dell'etilene è la metionina, che, per azione della SAM sintasi, genera la S-adenosil metionina (SAM) (fig. 6). La SAM viene trasformata in acido 1-amminociclopropan-carbossilico (ACC) e in 5'-metil-tioadenosina (5'-MTA) dall'enzima ACC sintasi (ACS). L'ACC viene poi utilizzato come substrato dall'enzima ACC ossidasi (ACO), il quale ossida l'ACC ad etilene. Il 5'-MTA rigenera

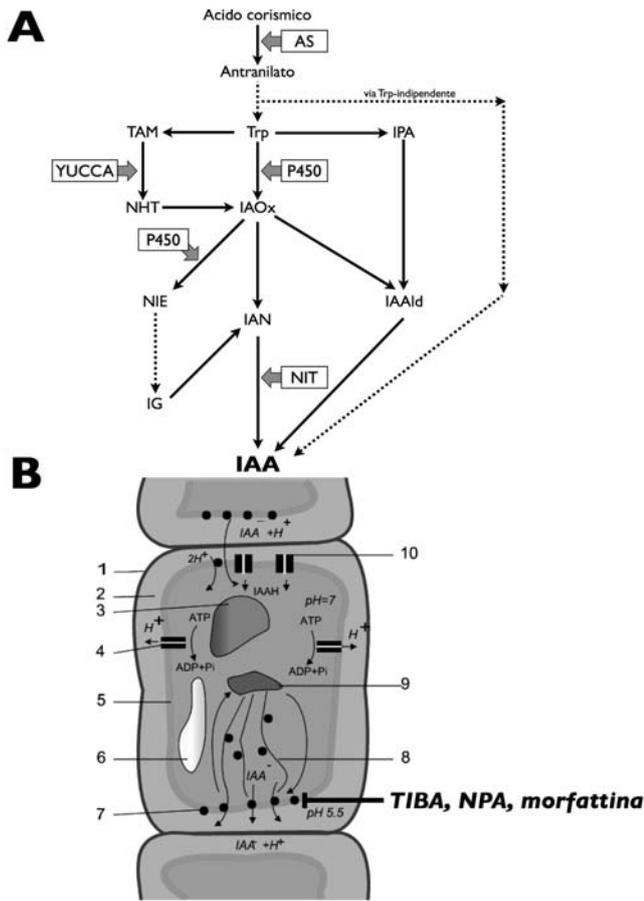


Fig. 5 - A) Passaggi principali della biosintesi dell'IAA (Trp= triptofano; TAM= triptamina; IPA= indol-3-piruvato; NHT= N-idrossil triptamina; IAOx= indol-3-acetaldoxima; NIE= 1-acinitro-2-indolil-etano; IAN= indol-3-acetonitrile; IAAld= indol-3-acetaldeide; IG=indole glucosinolato; IAA= acido indol-3-acetico; AS= antranilato sintasi; P450= citocromo P450 monossigenasi; YUCCA= flavina monossigenasi; NIT= nitrilasi). B) Modello del meccanismo di trasporto polare dell'auxina (IAA) nelle cellule vegetali e sito di azione dei composti chimici che interferiscono con tale meccanismo. Il TIBA, l'NPA e le morfattine si legano al carrier di efflusso e ne bloccano il funzionamento (1=parete cellulare; 2=apoplasto; 3=nucleo; 4=canale ionico H⁺; 5=membrana plasmatica; 6=vacuolo; 7=PIN1, carrier di efflusso dell'IAA; 8=filamenti di actina; 9=compartimento cellulare; 10=AUX1 carrier di influsso dell'IAA).

Fig. 5 - A) Main steps of IAA biosynthesis (Trp= tryptophan; TAM= tryptamine; IPA= indole-3-pyruvic acid; NHT= N-hydroxyl tryptamine; IAOx= indole-3-acetaldoxime; NIE= 1-acinitro-2-indolyl-ethane; IAN= indole-3-acetonitrile; IAAld= indole-3-acetaldehyde; IG=indole glucosinolate; IAA= indole-3-acetic acid; AS= anthranilate synthase; P450= cytochrome P450 monooxygenase; YUCCA= flavin monooxygenase; NIT= nitrilase) B) Model of auxin (IAA) polar transport in plant cells and the target site of chemicals interfering with it. TIBA, NPA and morphactin bind to efflux carriers and block the IAA polar transport (1=cell wall; 2=apoplast; 3=nucleus; 4= H⁺ ion channel; 5=plasmamembrane; 6=vacuole; 7=PIN1, IAA efflux carrier; 8= actin; 9=cellular compartment; 10=AUX1, IAA influx carrier).

metionina attraverso il ciclo di Yang. ACS ed ACO sono codificati da famiglie multigeniche i cui membri sono stati ampiamente studiati e caratterizzati. Mediante l'analisi funzionale di tali geni è stata dimostrata l'azione che l'etilene svolge nella regolazione della maturazione dei frutti climaterici (Golding *et al.*, 2005).

I BR sono fattori essenziali che stimolano la divisione e la distensione cellulare, la tolleranza allo stress, il differenziamento del sistema vascolare, lo sviluppo della foglia e la fotomorfogenesi (fig. 1b). Mutanti con alterata biosintesi e sensibilità ai BR manifestano severe alterazioni della crescita e ridotta fertilità. Il brassinolide, il BR biologicamente più attivo, è sintetizzato dal campesterolo. Numerosi geni coinvolti nella via di biosintesi dei BR sono stati attualmente caratterizzati (Choe, 2006).

Le PA sono coinvolte nella sintesi di DNA, RNA e proteine e in numerosi processi di crescita e sviluppo, tra cui la proliferazione e il differenziamento cellulare, la morfogenesi, l'embriogenesi, lo sviluppo di fiori, semi e frutti, la maturazione e la senescenza (fig. 1b). La putrescina (Pu), la spermidina (Sd) e la spermina (Sm) sono sintetizzate a partire dall'arginina e dall'ornitina. La sintesi di Sd e Sm richiede la presenza di un gruppo aminopropilico derivato dalla SAM; pertanto, può esserci competizione tra la biosintesi delle PA e dell'etilene, qualora la concentrazione della SAM sia limitante. Le PA sono ossidate dalle diammino- e dalle poliammino-ossidasi, che agiscono, rispettivamente, sulle ammine primarie (terminali) e secondarie. Inoltre, le PA possono essere coniugate ad acidi idrossicinnammici quali l'acido paracumarico, l'acido ferulico e l'acido caffeico (Kakkar e Sawhney, 2002).

I JA sono associati alla resistenza a malattie, inibiscono la germinazione del seme e del polline, la crescita dei semenzali e stimolano l'abscissione dei fiori e la maturazione dei frutti (fig. 1b). Essi sono sintetizzati dall'acido α -linolenico; il primo enzima specifico e il maggior punto di controllo della via biosintetica è l'allene-ossido sintasi (AOS), che catalizza la conversione dell'acido 13(S)-idroperossilinoilenico ad acido 12,13(S)-epossilinoilenico. L'acido giasmonico è metabolizzato a prodotti idrossilati, glicosilati e coniugati degli aminoacidi (Wasternack e House, 2002).

Il SA è coinvolto nella resistenza all'attacco dei patogeni e nella termogenesi (fig. 1b). Esso viene sintetizzato dall'acido *trans*-cinnamico attraverso una ramificazione della via di biosintesi dei fenilpropanoidi e metabolizzato a SA-glucoside e ad estere glicosidico dell'acido 2,5-diidrobenczoico (Shah, 2003).

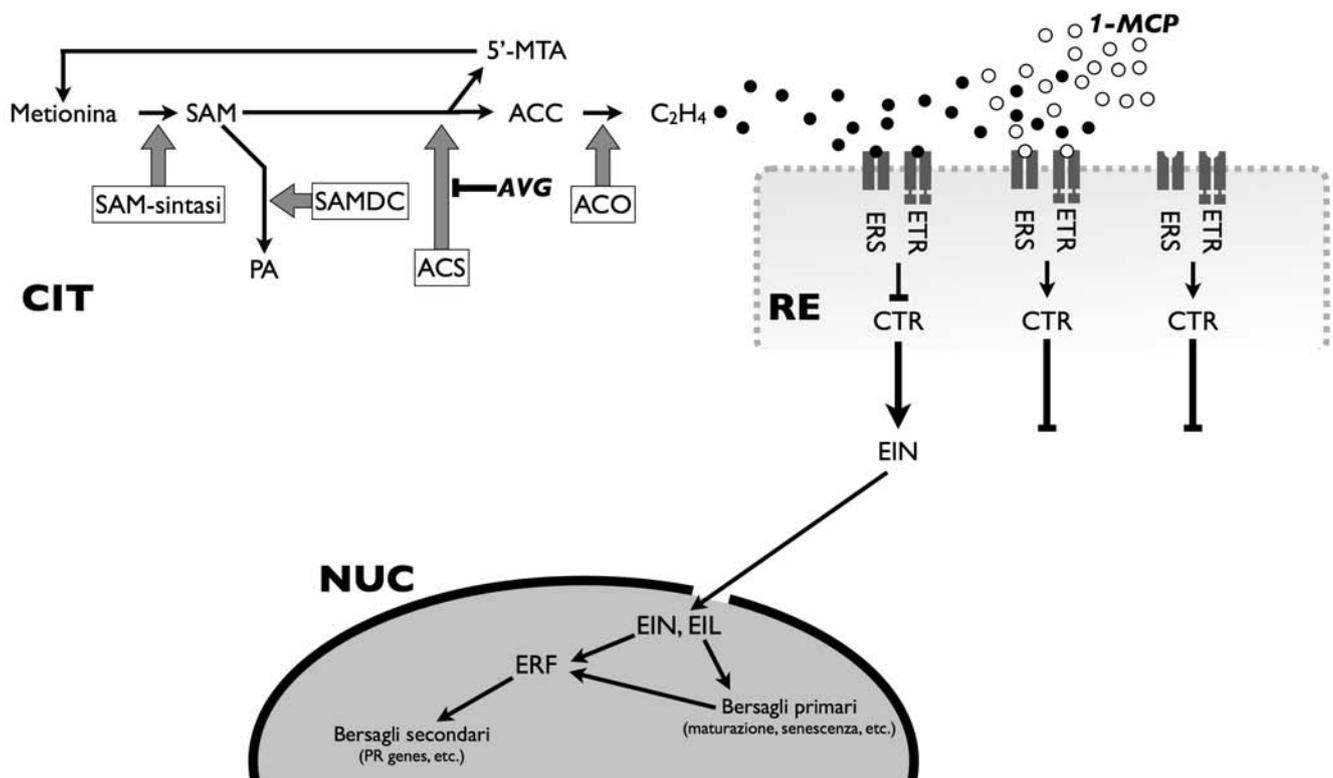


Fig. 6 - La biosintesi dell'etilene, localizzata a livello citoplasmatico, può essere bloccata con l'aminoetossivinilglicina (AVG). L'etilene, agganciandosi a recettori presenti nel reticolo endoplasmatico, disattiva la proteina CTR, effetto negativo della catena di trasduzione del segnale ormonale. L'1-metilciclopropene (1-MCP) compete con l'etilene legandosi ai recettori bloccandone l'azione (CIT=citoplasma; RE=reticolo endoplasmatico; NUC=nucleo; SAM= S-adenosil metionina; PA=poliammine; SAMDC=SAM decarbossilasi; ACC= acido 1-aminociclopropan-carbossilico; MTA=5'-metil-tioadenosina; ACS=ACC sintasi; ACO=ACC ossidasi).
 Fig. 6 - Ethylene biosynthesis occurs in the cytoplasm and can be blocked by aminoethoxyvinylglycine (AVG). Ethylene by binding to its receptors in the endoplasmic reticulum (RE), deactivates CTR, a negative effector of the hormone signal transduction pathway. 1-methylcyclopropene (1-MCP) competes with ethylene and blocks the hormone action (CIT=cytoplasm; RE=endoplasmic reticulum; NUC=nucleus; SAM= S-adenosyl methionine; PA=polyamines; SAMDC=SAM decarboxylase; ACC= 1-aminocyclopropane-carboxylic acid; MTA=5'-methyl-thioadenosine; ACS=ACC synthase; ACO=ACC oxidase).

Meccanismi della catalisi ormonale

L'azione degli ormoni si esplica attraverso la loro interazione con recettori specifici. Il complesso ormone-recettore determina l'attivazione di vie trasduttive che agiscono sulla trascrizione di geni specifici (*hormone responsive genes*) o su meccanismi di regolazione della funzionalità proteica.

L'etilene è il primo ormone per il quale sono stati individuati i recettori ed elementi della catena di trasduzione del segnale. I recettori dell'etilene sono simili ai recettori batterici a due componenti: sono, infatti, costituiti da una proteina di membrana con funzioni recettoriali, a cui è associato un dominio con attività istidina-autochinasi, e da una proteina citoplasmatica con un dominio aspartato-fosforilasi denominata "regolatore di risposta". Nel caso dell'etilene, i due domini sono presenti nella stessa proteina per cui si parla di "recettore ibrido", ossia dotato di entrambe le attività. I recettori dell'etilene sono codi-

ficati da una famiglia multigenica suddivisa in due sottofamiglie, l'una comprendente i geni ETR1 ed ERS1 e l'altra i geni ETR2, EIN4 e ERS2. Questi cinque geni codificano proteine accomunate da un dominio ammino-terminale che lega l'ormone e un dominio istidina-autochinasi, coinvolto nella trasduzione del segnale. Alcuni membri hanno anche un dominio *receiver* all'estremità carbossi-terminale, assente nelle proteine ERS (Guo e Ecker, 2004).

Per quanto riguarda le CK, è stata individuata una proteina (AHK4/WOL/CRE1) che presenta delle caratteristiche strutturali simili ai recettori dell'etilene. AHK4/WOL/CRE1 è una proteina di membrana con una porzione ammino-terminale con funzioni recettoriali ed un dominio istidina-autochinasi che attiva una catena trasduttiva basata sul trasferimento di un gruppo fosfato e sulla rilocalizzazione delle proteine che compongono tale catena (Hwang e Sakakibara, 2006).

Più recentemente, è stata individuata una proteina

solubile (TIR1) con funzioni recettoriali dell'IAA. Essa è un componente del sistema E3 di poliubiquitinizzazione coinvolto nella degradazione delle proteine AUX/IAA (Teale *et al.*, 2006).

Analogamente all'IAA, anche per le GGAA è stato isolato un recettore solubile (GID1) che attiva il complesso E3 di poliubiquitinizzazione. In questo caso, la degradazione è a carico delle proteine GAI, che funzionano come effettori negativi della trascrizione dei geni che rispondono alle GGAA (Ueguchi *et al.*, 2005).

Per quanto riguarda l'ABA, anche se sono noti elementi della catena di trasduzione del segnale, non è stata ancora individuata la proteina recettoriale, la cui localizzazione sembra essere a livello citoplasmatico (Razem *et al.*, 2006).

I fitoregolatori in frutticoltura

I PGR hanno diversi impieghi nei frutteti e nei vivai. In quest'ultimi, i PGR vengono utilizzati prevalentemente per stimolare la formazione di germogli laterali (*branching*) e per controllare la morfogenesi nella propagazione per talea e nella micropropagazione. Per quanto riguarda la formazione di germogli laterali, è noto che il fenomeno è controllato dalla dominanza apicale, in cui sono coinvolte IAA e CK. I meccanismi di controllo che spiegano la dominanza apicale sono diversi e si basano sul trasporto auxinico, sullo stato interno della gemma e su meccanismi a *feedback*. Da un punto di vista genetico, è stata individuata una serie di geni potenzialmente responsabili del SMS (*Shoot Multiplication Signal*) ed i cui prodotti potrebbero interferire con la polarità del trasporto auxinico e la distribuzione delle CK provenienti dall'apparato radicale tra il meristema apicale del fusto ed i meristemi ascellari (Dunn *et al.*, 2006).

Per controllare la dominanza apicale mediante PGR si possono adottare due differenti strategie. La prima consiste nell'agire sulla sintesi o sulla traslocazione delle auxine mediante cimanti chimici, ossia molecole dotate di effetto fitotossico o causticante sui meristemi apicali, oppure ad azione inibitrice del trasporto polare delle auxine. Il cimante chimico più noto è l'idrazide maleica, un isomero strutturale dell'uracile che inibisce la divisione cellulare bloccando la sintesi di RNA a livello del nucleolo (Marcano *et al.*, 2004). Inibitori del trasporto polare delle auxine sono, invece, l'acido 9-fluorenolcarbossilico (morfatina), l'acido 1-N-naftilftalamico (NPA) e l'acido 2,3,5-triodobenzoico (TIBA) (fig. 5b), che bloccano il funzionamento di PIN1 (Geldner *et al.*, 2001). Recentemente, sono stati ottenuti interessanti risultati

anche con la ciclanilide, un presunto inibitore del trasporto polare delle auxine che induce la formazione di germogli laterali in melo e ciliegio (Elfving e Visser, 2006). La seconda strategia consiste, invece, nel trattare con CK sintetiche (6-benziladenina, 6-BA), che stimolano direttamente lo sviluppo delle gemme laterali senza alterare la funzionalità dei meristemi apicali.

Per quanto concerne l'impiego di PGR nella propagazione agamica, è noto che elevate concentrazioni di auxine inducono la formazione di radici laterali ed avventizie stimolando la divisione, la distensione e il differenziamento di specifici gruppi di cellule localizzati, rispettivamente, a livello del periciclo o del cambio cribro-vascolare. A tale scopo, vengono effettuati trattamenti localizzati alla base della talea con acido α -naftalenacetico (NAA) o acido 3-indolbutirrico (IBA). Attualmente, l'IBA è il formulato più diffuso, poiché induce la formazione di un maggior numero di radici con uno sviluppo più equilibrato (Ludwig-Muller, 2000). Nella micropropagazione, la formazione di radici e di germogli da espianti e da callo viene influenzata agendo sul rapporto tra la concentrazione di auxine e CK presenti nel mezzo di coltura. Spostando il rapporto a favore delle CK si facilita la produzione di germogli; successivamente, dopo aver separato i germogli, si stimola la loro radicazione con auxine.

Nei frutteti i PGR sono utilizzati per controllare l'equilibrio vegeto/produttivo degli alberi. Gli interventi che possono essere messi in atto a tale scopo non sono tra loro alternativi ma complementari e debbono essere diversamente combinati secondo le specifiche finalità che si perseguono. Ciò rende indispensabile la conoscenza dei meccanismi singoli ed interattivi che regolano i diversi processi legati all'attività vegetativa e riproduttiva dell'albero (fig. 7).

Controllo dell'attività vegetativa

In condizioni di campo, il controllo dell'attività vegetativa dell'albero si esplica prevalentemente nel contenimento dello sviluppo della chioma, che può influire negativamente sulla transizione di fase e sullo sviluppo del frutto. A tale scopo possono essere impiegati PGR definiti 'ritardanti di crescita' o 'branchizzanti', che inibiscono la crescita internodale, mantenendo inalterato il numero di nodi. Ad eccezione dell'acido 2-cloroetilfosfonico (CEPA), che rilascia etilene e interferisce con il trasporto polare delle auxine, tutti i ritardanti di crescita interferiscono con la biosintesi delle GGAA, che, agendo a livello del meristema sub-apicale, controllano la lunghezza del-

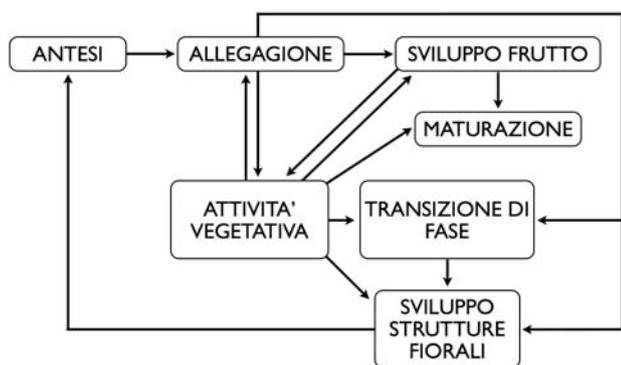


Fig. 7 - Interazioni tra attività vegetativa e diverse fasi del ciclo di fruttificazione. E' da ricordare che nel caso dei fruttiferi il ciclo di fruttificazione coinvolge due stagioni di crescita.

Fig. 7 - Interactions between vegetative activity (root and shoot growth) and different stages of flower and fruit development. It has to be pointed out that in fruit trees the reproductive cycle involves two subsequent growing seasons.

l'internodo. I brachizzanti possono agire a livelli differenti della via biosintetica delle GGAA. Il cloromequat cloruro (CCC), il mepiquat cloruro e l'AMO-1618 bloccano la ciclizzazione del GGPP e la sua successiva trasformazione a *ent*-kaurene (fig. 2). I triazoli (tetcyclacis, ancymidol, paclobutrazolo, uniconazolo, inabenfide, triapentenol) inibiscono l'ossidazione dell'*ent*-kaurene ad acido *ent*-kaurenoico (Sembdner *et al.*, 1980). La daminozide (SADH), invece, inibisce la 3 β -idrossilazione e quindi la conversione dalle forme inattive (GA_{20}) a quelle attive (GA_1) (Rademacher, 1993). Attualmente, nessun brachizzante sopra citato può essere impiegabile nel nostro Paese. La SADH, che veniva utilizzata su melo, è stata bandita alla fine degli anni '80 a causa del suo effetto mutageno. Il paclobutrazolo, particolarmente efficace sulle drupacee, non è mai stato registrato in Italia, mentre ne è consentito l'uso nel Regno Unito ed in Spagna. Il CCC, che ha fornito ottimi risultati sul pero, è stato

ritirato dalla ditta produttrice per l'elevato livello di residui nei frutti trattati. Da una recente indagine, infatti, è emerso che il periodo di tempo necessario affinché la frutta prodotta rispetti i limiti residuali imposti dall'UE (0,05 mg CCC kg⁻¹) è mediamente di 4 anni in caso di applicazioni singole e di ben 6 anni in caso di applicazioni ripetute.

Recentemente, è stato registrato per le pomacee il prohexadione-calcio (Regalis®), un nuovo acilcicloesadione che, analogamente al SADH, inibisce la conversione GA_{20}/GA_1 . Nel melo, due applicazioni di principio attivo a concentrazioni variabili tra 75 e 150 g ha⁻¹ hanno fornito i migliori risultati in diverse cultivar. Nel pero, invece, il vigore della combinazione cultivar/portinnesto sembra essere un fattore discriminante. Nella cv 'Abate Fétel' su differenti portinnesti, applicazioni singole o ripetute di Regalis®, a varie concentrazioni, hanno ridotto lo sviluppo vegetativo senza influenzare i livelli produttivi e la qualità dei frutti (tab. 1). Trattamenti multipli a basso dosaggio (50 ppm) sono risultati preferibili ad un'applicazione singola a dosi elevate (125 ppm), poiché inducono effetti più duraturi senza influire negativamente sul ritorno di fioritura. Nella combinazione vigorosa 'Williams'/'Kirkensaller', invece, il Regalis® produce deboli effetti sulla crescita vegetativa anche a dosi elevate (Rademacher e Kober, 2003; Costa *et al.*, 2004a). Un interessante risvolto applicativo del Regalis® è emerso da recenti indagini, le quali hanno dimostrato che tale molecola modifica il metabolismo dei composti fenolici agendo sulla sintesi di composti normalmente assenti come il luteoforolo, che possiede un'attività anti-microbica simile a quella delle fitoalessine. Il suo accumulo potrebbe spiegare l'efficacia del Regalis® nel controllo di alcuni agenti patogeni come *Erwinia amylovora* (Spinelli *et al.*, 2005) e *Venturia inaequalis* (Costa *et al.*, 2004b).

Tab. 1 - Lunghezza finale dei germogli, produzione per albero e peso medio dei frutti di pero (cv Abate Fétel) in seguito a trattamenti con prohexadione-Ca. I dati sono espressi come percentuale dei valori del controllo non trattato. Modificato da: Costa *et al.*, 2004a
Tab. 1 - Final shoot length, fruit production and average fruit weight in pear cv. Abate Fétel as affected by prohexadione-Ca sprays. Percentage data (100= untreated control) are reported. Modified from: Costa *et al.*, 2004a

Anno	Portinnesto	Concentrazione (ppm)	Lunghezza germogli (%)	Produzione (%)	Peso medio frutti (%)
1998	BA29	50 x 4	95,5	98,7	106,6
1999	BA29	125 x 1	84,4	-	104,5
	BA29	125 x 2	87,8	-	109,7
	BA29	250 x 2	77,9	-	117,5
2000	BH/ Cot C	50 x 4	64,9	111,2	104,6
	BH/ Cot C	125 x 3	71,8	103,7	108,2
2001	BH/Cot C	50 x 4	69,1	88,2	107,5
	BH/Cot C	125 x 3	57,6	88,5	99,2

Controllo dell'attività riproduttiva

Transizione di fase

La transizione del meristema apicale del fusto dalla fase vegetativa a quella riproduttiva avviene di norma nella tarda primavera o nell'estate dell'anno precedente l'antesi ed è influenzata da fattori esterni ed interni all'albero (Gur *et al.*, 1993). Nelle specie frutticole a foglia caduca, la transizione di fase è controllata dalla luce che agisce come intensità stimolando reazioni del tipo HIR (*High Irradiance Reaction*). In fragola e in ribes, la luce agisce invece come fotoperiodo, mentre negli agrumi e nell'olivo la transizione di fase è controllata dalla temperatura (Serçe e Hancock, 2005; Tan e Swain, 2006). La transizione di fase può essere controllata per via esogena agendo sul metabolismo delle GGAA: nelle specie frutticole a foglia caduca, infatti, la loro applicazione inibisce tale fenomeno, mentre l'impiego di inibitori della loro biosintesi lo stimola (Basak e Rademaker, 2000). Bisogna tuttavia prestare attenzione perché l'uso di GGAA esogene e di brachizzanti nella pratica frutticola viene effettuato anche per perseguire scopi differenti. Per esempio, le GGAA possono essere utilizzate in fioritura per stimolare l'allegagione, e tale loro azione può interferire negativamente con la transizione di fase. Al contrario, l'impiego di brachizzanti può indurre un eccesso nel ritorno di fioritura.

Allegagione

I PGR possono essere utilizzati per stimolare l'allegagione e la crescita del frutto. Per quanto attiene all'allegagione, in particolare nelle specie che presentano una naturale tendenza alla partenocarpia, vengono applicate GGAA e IAA esogene, da sole o in combinazione, ed il trattamento ormonale può, in alcuni casi, sopperire a disturbi gravi che si verificano nel corso dell'impollinazione e fecondazione (Retamales *et al.*, 1998; Deckers e Schoofs, 2002). Occorre tuttavia ricordare che i frutti partenocarpici presentano forma e caratteristiche qualitative inferiori a quelli che derivano da un processo fecondativo normale.

Diradamento

Nelle diverse specie frutticole, un eccessivo numero di frutti, compatibile con la necessità di sostenere lo sviluppo di un numero di semi adeguato a garantire la sopravvivenza della specie, determina produzioni di scarsa qualità. È quindi necessario ridurre il numero di frutti presenti sull'albero al fine di ottenere produzioni che siano commercialmente valide. Tale obiettivo, a seconda delle diverse colture, viene perseguito in modo differente.

Nella vite e nel kiwi, la carica produttiva viene di norma regolata con la potatura, attraverso cui si limita il numero di gemme per ettaro al disotto di livelli critici, che variano in rapporto alla specie, alla tipologia di prodotto ed ai disciplinari di produzione (Costa *et al.*, 1995; Intrieri *et al.*, 1999). Nelle altre specie frutticole, caratterizzate da epoche di antesi più precoci e quindi più esposte al pericolo di gelate primaverili, si preferisce regolare la carica produttiva intervenendo sulla cascola delle gemme a fiore, dei fiori o dei frutticini. L'intervento sulle gemme a fiore può essere effettuato con sostanze come l'idrogeno cianammide (Dormex[®]) che, negli ambienti più meridionali di coltura, interrompono la dormienza, mentre, in quelli più settentrionali, inducono una cascola delle gemme a fiore (Costa *et al.*, 2000). Nelle zone più meridionali di coltura, l'intervento diradante sui fiori può essere effettuato con l'impiego di sostanze che esercitano una azione caustica sulle strutture fiorali. Il trattamento può essere impiegato sia utilizzando concentrazioni diverse di principio attivo, sia intervenendo a stadi differenti dell'antesi (30% di fiori aperti, piena fioritura, fine fioritura), tenendo conto che, in linea generale, l'effetto diradante è tanto più intenso quanto più precocemente viene effettuato l'intervento. I principi attivi che possono essere utilizzati sono i dinitro ortocresoli (DNOC), le ammine di acidi grassi insaturi a catena lunga (Armothin[®]) e l'ammoniotiosolfato (ATS) (Fallahi, 1997; Byers *et al.* 2003).

Nelle condizioni più settentrionali di coltura, la carica dei frutti viene regolata intervenendo sui frutticini attraverso il diradamento. Tale operazione di potatura può essere effettuata manualmente, meccanicamente o chimicamente. Il diradamento chimico è sicuramente quello più vantaggioso da un punto di vista economico. È necessario tuttavia ricordare che, mentre è oramai una realtà consolidata per alcune varietà di melo (cultivar del gruppo Golden), esso presenta alcuni problemi nel caso delle cultivar di più recente introduzione (gruppo Gala, Fuji e Pink Lady). I principi attivi utilizzati sulle pomacee sono diversi e comprendono l'NAA e la sua ammide (NAD), la BA, il Carbaryl[®] ed il CEPA. Possono essere effettuati trattamenti singoli o ripetuti dello stesso principio attivo o combinazioni di principi attivi diversi. Risultati soddisfacenti possono essere raggiunti con trattamenti effettuati in post-fioritura con NAD e/o NAA o con BA, fino ad una dimensione del frutticino centrale di 12-14 mm. Nelle cultivar di melo più "difficili da diradare" può essere utilizzato il CEPA (Wertheim *et al.*, 2000; Bregoli *et al.*, 2005). Nel pesco, nonostante un'abbondante sperimentazione, il diradamento chimico è scarsamente applicato (Byers

et al., 2003). La sperimentazione ha preso in considerazione quasi esclusivamente il CEPA, che si è dimostrato dotato di buona capacità diradante. I problemi sono legati ai pericoli di sovradiradamento nei quali si può incorrere nel tentativo di perseguire un risultato ottimale. Per ovviare a ciò è stato proposto il diradamento chimico integrato e/o una strategia ad interventi multipli (Costa *et al.*, 2003).

Interventi di fitocosmesi sui frutti

Alcune applicazioni dei PGR sono volte a stimolare in modo diretto lo sviluppo dei frutti, a migliorarne la forma, la colorazione dell'epidermide e a controllarne la rugginosità. La crescita dei frutti viene stimolata con trattamenti a base di IAA, GGAA e/o CK. L'effetto di IAA e GGAA si esplica prevalentemente sulla distensione cellulare mentre le CK possono stimolare la citochinesi. È interessante l'azione combinata che la miscela di GA₄/GA₇ e BA (Promalin®) esercita sulla lunghezza relativa dei frutti appartenenti al gruppo delle Delicious: essa, infatti, stimola la citochinesi nella estremità calicina del frutto contribuendo a determinarne un maggiore allungamento. Questo formulato, inoltre, è in grado di controllare la rugginosità dell'epidermide dei frutti di 'Golden delicious' (Costa *et al.*, 1986). Nel kiwi, il CPPU (forclorfenuron), una CK sintetica, e l'acido 3,5,6 triclorofenossipropionico (Maxim®), un'auxina sintetica, inducono una maggiore pezzatura dei frutti con effetti che possono variare in rapporto alla specie (fig. 8): infatti, mentre i frutti di *Actinidia deliciosa* rispondono ad entrambi i principi attivi, quelli di *Actinidia chinensis* sono influenzati positivamente solo dalle auxine (Costa *et al.*, 1997; Fabbroni *et al.*, 2006). Nel melo, la colorazione dell'epicarpo può essere stimolata da PGR quali CEPA e applicati in pre-raccolta (fig. 9). Effetti analoghi sono anche riportati nel caso di applicazioni di altri formulati (amminoacidi o promotori di crescita).

Controllo della maturazione

La maturazione è una sindrome geneticamente determinata caratterizzata da complessi eventi molecolari e biochimici che culminano in modificazioni importanti del colore, dell'aroma, del sapore e della tessitura del frutto. Nei frutti climaterici, l'inizio della maturazione è segnato da un incremento della biosintesi di etilene, che controlla larga parte della sindrome (Golding *et al.*, 2005).

La maturazione può essere controllata intervenendo con inibitori della biosintesi dell'etilene come l'amminoetossivinilglicina (AVG, formulato commerciale: Retain®) o con inibitori del suo meccanismo di

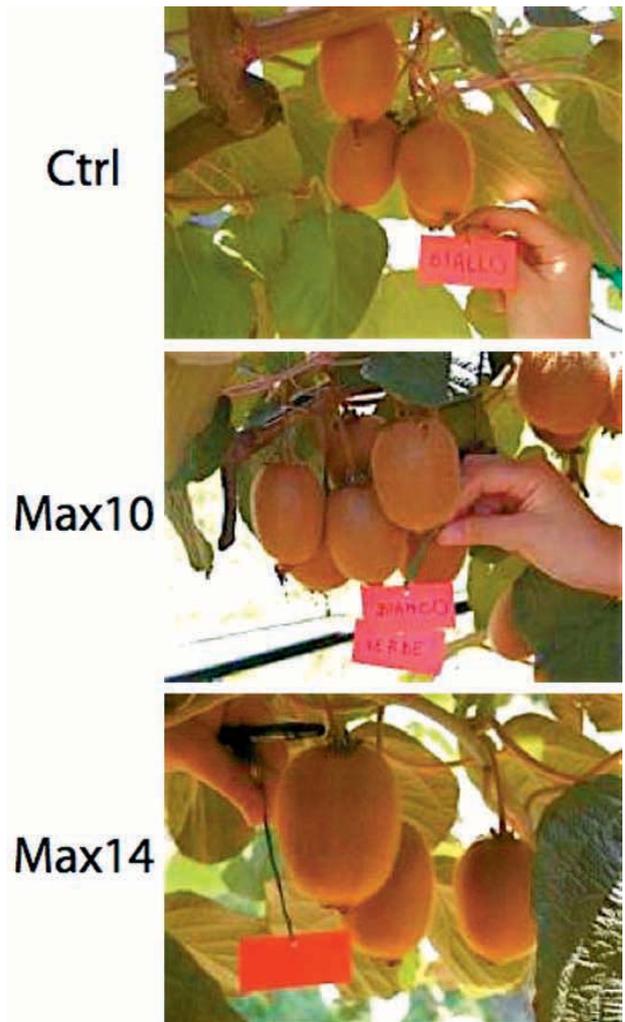


Fig. 8 - Effetto di un'auxina sintetica (acido 3,5,6 triclorofenossipropionico, prodotto commerciale Maxim®), applicata 70 giorni dopo la piena fioritura alla concentrazione di 10g/ha (Max10) e 14g/ha (Max14), sulla pezzatura dei frutti di *Actinidia* (cv Hayward) (Ctrl=frutti di controllo, non trattati).
Fig. 8 - Effect of a synthetic auxin (3,5,6 trichloropropionic acid, commercial product Maxim®), applied 70 days after the full bloom at 10g/ha (Max10) and 14g/ha (Max14), on the final kiwifruit size (cv Hayward) (Ctrl=control fruits, not treated).

azione come l'1-metilciclopropene (1-MCP) (fig. 6). Il Retain® è un inibitore dell'ACS, l'enzima chiave della via biosintetica dell'etilene, che se applicato in pre-raccolta, ritarda l'insorgere della sindrome di maturazione e riduce eventuali cascole pre-raccolta (Greene, 2005; Ziosi *et al.*, 2006). L'uso del 1-MCP, molto efficace nelle pomacee, è limitato alla fase di post-raccolta poiché il principio attivo in fase gassosa può essere applicato solo in ambiente confinato (Watkins, 2006).

Altri fitoregolatori, quali PA e JA, applicati in fase di pre- o post-raccolta, controllano la maturazione e, in alcuni casi, si sono dimostrati efficaci nel migliorare alcune caratteristiche organolettiche dei frutti (Valero *et al.*, 2002; Costa *et al.*, 2006; Ziosi *et al.*, 2006).



Fig. 9 - Trattamenti con propil-diidrogiasonato (PDJ) alla concentrazione di 10 ppm effettuati su alberi di melo (cv Fuji) in un'applicazione singola (1X, 155 giorni dalla piena fioritura) e ripetuta (2X, 155 e 165 giorni dalla piena fioritura) stimolano lo sviluppo della colorazione di superficie (Ctrl=alberi di controllo, non trattati).

Fig. 9 - Treatments with propyl-dihydrojasmonate (PDJ) at 10 ppm, performed on apple trees (cv Fuji) in a single (1X, 155 days after full bloom) or double (2X, 155 and 165 days after full bloom) application, stimulate skin colour development (Ctrl=control trees, not treated).

Considerazioni conclusive

Gli effetti esercitati dai PGR dipendono dalla capacità che essi hanno di alterare il quadro ormonale endogeno ed il meccanismo di azione dei differenti ormoni vegetali, poiché la catalisi ormonale dipende sia dal livello dell'ormone sia dal complesso recettoriale attraverso cui l'ormone stesso esplica il suo meccanismo d'azione. Un uso corretto dei PGR, quindi, non può prescindere da una conoscenza approfondita delle vie biosintetiche dei fitormoni e del loro meccanismo di azione.

Bisogna, inoltre, tenere presente che gli ormoni vegetali esplicano un'azione pleiotropica per cui lo stesso ormone è in grado di controllare differenti processi fisiologici così come la regolazione di uno stesso processo può coinvolgere l'azione contemporanea o sequenziale di ormoni differenti. Un esempio che rende conto della pluralità di effetti cui può sortire un trattamento ormonale è rappresentato dalle GGAA che fungono da agenti alleganti e contemporaneamente inibiscono la transizione di fase vegetativa/riproduttiva.

È necessario, infine, considerare che l'azione dell'ormone è controllata da fattori interni all'albero ed ambientali. Per quanto riguarda i primi è da ricordare lo stadio di sviluppo ontogenetico, per cui lo stesso ormone applicato in momenti diversi della ontogenesi può determinare effetti opposti. E' il caso dell'azione

di promozione dell'abscissione che le auxine esplicano se applicate in fase precoce di sviluppo del frutto, e la loro azione anticascia in fase di pre-raccolta. I fattori ambientali al momento del trattamento vanno anch'essi considerati in quanto possono influire in modo determinante sulla quantità di principio attivo che viene assorbito dall'albero.

A fronte delle considerazioni sopra riportate, appare evidente che un uso corretto dei PGR implica una buona conoscenza delle basi fisiologiche dei processi che si intende controllare e della natura chimica dei principi che si utilizzano. È chiaro inoltre che difficilmente il loro uso sarà scevro di effetti collaterali anche indesiderati e che quest'ultimi dovranno sempre essere considerati nel valutare l'opportunità dell'intervento. Va, infine, ricordato che l'uso dei PGR potrà compensare solo in parte errori tecnici commessi al momento della messa in opera o nel corso della gestione dell'impianto.

Riassunto

Un insieme di ormoni endogeni regola in maniera coordinata l'accrescimento delle piante e la risposta agli stimoli ambientali. Oltre alle gibberelline, l'acido abscissico, le citochinine le auxine e l'etilene, altre sostanze come le poliammine, i giasmonati, i brassinosteroidi e l'acido salicilico sono in grado di regolare la crescita e lo sviluppo, sia direttamente, che inte-

ragando con i principali ormoni. Recentemente sono stati sintetizzati nuovi composti chimici in grado di controllare in maniera mirata e precisa l'attività vegetativa e riproduttiva delle più importanti specie da frutto e la qualità complessiva dei frutti in pre- e post-raccolta. Ulteriori ricerche si rendono tuttavia necessarie per approfondire la comprensione dei processi biochimici e molecolari che regolano la crescita e lo sviluppo delle piante, e quindi mettere a punto nuove strategie che concilino le esigenze ambientali e di sicurezza alimentare con la necessità di mantenere alti livelli quali-quantitativi della produzione frutticola.

Parole chiave: diradamento, maturazione, ormoni, regolatori di crescita, sviluppo del frutto.

Bibliografia

- BASAK A., RADEMACHER W., 2000. *Growth regulation of pome and stone fruit trees by use of prohexadione-Ca*. Acta Hort., 514: 41-50.
- BREGOLI A.M., FABBRONI C., VANCINI R., COSTA G., 2005. *Report on apple fruit thinning trials carried out at the Bologna University in 2004*. Riunione "EUFRIN Fruit Thinning Working Group", Ullesvang (Norvegia), 17-21 Febbraio. Planteforsk Grønnskunnskap@ 9, 105C: 1-7 www.planteforsk.no.
- BYERS R., COSTA G., VIZZOTTO G., 2003. *Flower and Fruit Thinning of Peach and Other Prunus*. Horticult. Rev., 28: 351-392.
- CHOE S., 2006. *Brassinosteroid biosynthesis and inactivation*. Physiol. Plant., 126: 539-548.
- COSTA G., BIASI R., SUCCI F., MISEROCCHI O., 1986. *Influenza del Promalin sulle caratteristiche quantitative e qualitative della produzione nella cv. Golden Delicious*. La Coltura del melo verso gli anni '90. Cordenons (PN) 18-20 Dicembre: 425-433.
- COSTA G., BREGOLI A.M., VIZZOTTO G., 2003. *La regolazione della carica dei frutti nel pesco: analisi del processo e possibili soluzioni*. Atti IV Convegno Nazionale sulla Peschicoltura Meridionale, Campobello di Licata - Agrigento, 11-12 Settembre: 52-61.
- COSTA G., FOSCHI S., MINGUZZI A., PRONI R., 2000. *La strategia ad 'interventi multipli' per il diradamento chimico del pesco*. Atti XXIV Convegno Peschicolo, Cesena: 71-76.
- COSTA G., SABATINI E., SPINELLI F., ANDREOTTI C., 2004a. *Prohexadione-Ca controls vegetative growth and cropping performance in pear*. Acta Hort. 653:127-132.
- COSTA G., SPINELLI F., SABATINI E., RADEMACHER W., 2004b. *Incidence of scab (Venturia inaequalis) in apple as affected by different plant bioregulators*. Acta Hort., 653: 133-137.
- COSTA G., SUCCI F., MORIGI M., BIASI R., GALLIANO A., VITTONI F., 1995. *Effetti della carica di gemme e del diradamento dei frutti su quantità e qualità della fruttificazione di Hayward (Actinidia deliciosa)*. Frutticoltura, 4: 59-62.
- COSTA G., SUCCI F., QUADRETTI R., MORIGI M., MISEROCCHI O., 1997. *Effect of CPPU and pollination on fruiting performance, fruit quality and storage life of kiwifruit (cv Hayward)*. Acta Hort., 444: 467-472.
- COSTA G., ZIOSI V., COSTA F., BREGOLI A.M., 2006. *Effects of exogenous application of jasmonates and 1-methylcyclopropane (1-MCP) for pre- and post- harvest control of peach and apple fruit ripening*. 27th International Horticultural Congress, Seoul, 3-19 agosto (in stampa).
- DECKERS T., SCHOOF H., 2002. *Improvement of fruit set on young pear trees cultivar Conference with gibberellins*. Acta Hort., 596: 735-744.
- DUNN A.E., FERGUSON B.J., BEVERIDGE C.A., 2006. *Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms?* Plant Physiol., 142: 812-819.
- ELFVING D.C., VISSER D.B., 2006. *Cyclanilide induces lateral branching in sweet cherry trees*. HortSci., 41: 149-153.
- FABBRONI C., COSTA F., BREGOLI A.M., COSTA G., 2006. *Effect of auxin on fruit morphogenesis: physiological and molecular aspects in kiwifruit ripening*. 6th International Kiwifruit Symposium Rotorua, New Zealand, 21-24 February (in stampa).
- FALLAHI E., 1997. *Application of endothalic acid, pelargononic acid, and hydrogen cyanamide for blossom thinning in apple and peach*. Hort.Tech., 7: 395-399.
- GELDNER N., FRIML J., STLERHOF Y.D., JÜRGENS G., PALME K., 2001. *Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking*. Nature, 413:425-428.
- GOLDING J.B., EKMAN J.H., MCGLOSSON W.B., 2005. *Regulation of fruit ripening*. Stewart Postharvest Review, 3:5.
- GREENE D.W., 2005. *Time of aminoethoxyvinylglycine application influences preharvest drop and fruit quality of 'McIntosh' apples*. HortSci., 40: 2056-2060
- GUO H., ECKER J.R., 2004. *The ethylene signalling pathway: new insights*. Curr. Op. Plant Biol., 7: 40-49.
- GUR A., HARCABI E., BREUER-MIZRAHI A., 1993. *Control of peach flowering with gibberellins*. Acta Hort., 329: 183-186.
- HEDDEN P., PHILLIPS A.L., 2000. *Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes*. Trends Plant Sci., 5: 523-530.
- HWANG I., SAKAKIBARA I., 2006. *Cytokinin biosynthesis and perception*. Physiol. Plant., 126, 528-538.
- INTRIERI C., PONI S., COLUCCI E., GIOVANNINI P., LIA G. 1999. *Confronto poliennale tra GDC e cordone libero nel vitigno Sangiovese alla stessa densità d'impianto e con tre diversi carichi di gemme*. Rivista di Viticoltura e di Enologia, 1: 59-73.
- KAKKAR R.K., SAWHNEY V.K., 2002. *Polyamines research in plants-a changing perspective*. Physiol. Plant., 116: 281-292.
- LUDWIG-MULLER J., 2000. *Indole-3-butyric acid in plant growth and development*. Plant Growth Regul., 32: 219-230.
- MARCANO L., CARRUYOB I., DEL CAMPOB A., MONTIEL X., 2004. *Cytotoxicity and mode of action of maleic hydrazide in root tips of Allium cepa L*. Envir. Res., 94: 221-226.
- NAMBARA E., MARION-POLL A., 2005. *Abscisic acid biosynthesis and catabolism*. Annu. Rev. Plant Biol., 56:165-185.
- RADEMACHER W., 1993. *On the mode of action of acylcyclohexadiones. A new type of plant growth retardant with possible relationships to daminozide*. Acta Hort., 329: 31-34.
- RADEMACHER W., KOBER R., 2003. *Efficient use of prohexadione-ca in pome fruits*. Eur. J. Hort. Sci., 68: 101-107.
- RAZEM F.A., BARON K., HILL R., 2006. *Turning on gibberellin and abscisic acid signalling*. Curr. Op. Plant Biol., 9: 454-459.
- RETAMALES J., RIVAS A., PINTO M., 1998. *A novel mixture of gibberellins can replace both GA3 and CPPU on Thompson Seedless grapes*. Acta Hort., 463: 219-224.
- SEMBDNER G., GROSS D., LIEBISCH G.W., SCHNEIDER G., 1980. *Biosynthesis and metabolism of plant hormones*. In: Hormonal regulation of development I, molecular aspects of plant hormones. J. MacMillan ed., Springer-Verlag, Berlin, 281-298.
- SERÇE S., HANCOCK J.F., 2005. *The temperature and photoperiod regulation of flowering and runnering in the strawberries, Fragaria chiloensis, F. virginiana, and F. x ananassa*. Sci. Hort., 103(2): 167-177.
- SHAH J., 2003. *The salicylic acid loop in plant defence*. Curr. Op. Plant Biol., 6: 365-371.

- SPINELLI F., SPEAKMAN J.B., RADEMACHER W., HALBWIRTH H., STICH K., COSTA G., 2005. *Luteoforol, a flavan 4-ol, is induced in pome fruits by prohexadione-Ca and shows phytoalexin-like properties against Erwinia amylovora and other plant pathogens.* Eur. J. Plant Pathol., 111: 1-10.
- TAN F.C., SWAIN S.M., 2006. *Genetics of flower initiation and development in annual and perennial plants.* Physiol. Plant., 128: 1-8.
- TEALE W.D., PAPONOV I.A., PALME K., 2006. *Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development.* Nature Rev. Mol. Cell Biol., 7: 847-859.
- UEGUCHI-TANAKA M., ASHIKARI M., NAKAJIMA M., ITOH H., KATOH E., KOBAYACHI M., CHOW T., HSING Y.C., KITANO H., YAMAGUCHI I., MATSUOKA M., 2005. *Gibberellin insensitive dwarf1 encodes a soluble receptor for gibberellin.* Nature, 437: 693-698.
- VALERO D., MARTÍNEZ-ROMERO D., SERRANO M., 2002. *The role of polyamines in the improvement of the shelf life of fruit.* Trends Food Sci. Technol., 13: 228-234.
- WASTERNAK C., HOUSE B., 2002. *Jasmonates and octadecanoids: signals in plant stress responses and development.* Progr. Nucl. Acid Res. Mol. Biol., 72: 165-221.
- WATKINS C.B., 2006. *The use of 1-methylcyclopropene (1-MCP) on fruits and vegetables.* Biotechnology Advances, 24: 389-409.
- WERTHEIM S.J., 2000. *Developments in the chemical thinning of apple and pear.* Plant Growth Reg., 31: 85-100.
- ZIOSI V., BREGOLI A.M., BONGHI C., FOSSATI T., BIONDI S., COSTA G., TORRIGIANI P., 2006. *Transcript levels of ethylene perception and biosynthesis genes as altered by putrescine, spermidine and aminoethoxyvinylglycine (AVG) during the course of ripening in peach fruit (Prunus persica L. Batsch).* New Phytol., 172: 229-238.