

Impiego dei fitoregolatori in viticoltura: potenzialità e problematiche

Alessandro Botton e Claudio Bonghi*

Dipartimento di Agronomia Ambientale e Produzioni Vegetali, Università di Padova

Ricezione: 27 dicembre 2011; Accettazione: 19 gennaio 2012

The use of plant bioregulators in viticulture: benefits and limitations

Abstract. The use of plant bioregulators to regulate physiological process occurring during plant growth and development may represent an important tool for growers. In viticulture, hormone treatments have been mainly addressed to the reproductive developmental cycle, taking into account that grapevine vegetative activity can be successfully controlled by training systems and agricultural practices. In this review we discuss the role of various hormones in the control of inflorescence development and berry growth and ripening. The control of these processes may have relevant implications for disease control in the vineyard considering that the susceptibility of different grape cultivars to *Botrytis* bunch rot, powdery mildew and downey mildew attacks is closely correlated with bunch architecture. The timing and the extent of ripening is of considerable scientific interest, but has also implications for the various grape industries (fresh market, winery logistic and processing, as well as grape withering). In viticulture several bioregulators can be used to regulate events of reproductive developmental cycle. However, the most important applications regard the use of gibberellins to modify inflorescence length and bunch architecture as well as berry size in seedless varieties, and abscissic acid, ethylene and brassinosteroids to improve quality traits of berries. Auxins can be mainly used as inhibitors of ripening; therefore, they can be applied to delay the vintage without significant changes of global quality of berries. A delayed ripening can be also achieved by spraying 1-methylcyclopropene, an inhibitors of ethylene action. The knowledge of these effects has been significantly improved in the last years thanks to the increasing availability of information concerning the molecular basis of hormone action. In the future, this information could be used to develop new strategies in the control of reproductive developmental cycle. In addition, crystallography X-ray is an important tool to elucidate the structure of plant hormone receptors and thus to select, from chemical libraries, small bio-

molecules able to interact with them. This is a crucial point to develop new molecules with a lower synthesis cost, which is often the main constraint on the introduction of new plant bioregulators.

Key words: bioregulators, plant growth regulators, hormones, reproductive developmental cycle, berry ripening, *Vitis vinifera*.

Introduzione

In viticoltura l'elevato numero di sistemi di allevamento, disponibili grazie alla plasticità fenotipica della specie (Louarn *et al.*, 2007), e la possibilità di modulare l'applicazione di tecniche colturali (come ad es. irrigazione, concimazione e defogliazione) hanno permesso di controllare l'attività vegetativa delle piante in modo efficiente. La regolazione, invece, del ciclo riproduttivo della vite è più complessa considerando che, come per altre specie frutticole, si estende su due anni (fig. 1), e che le prime cruciali fasi dello sviluppo dell'infiorescenza avvengono all'interno della gemma dormiente. Questa obiettiva difficoltà ha imposto la potatura invernale come principale strategia di regolazione dell'attività produttiva e la produzione per ceppo come parametro sintetico della qualità delle uve (Fregoni, 2005). Tuttavia, la disponibilità di oltre 30 tra ormoni e regolatori di crescita (Rademacher, 2010), anche noti con il termine complessivo di fitoregolatori o bioregolatori, consente di intervenire in maniera più mirata nelle varie fasi del ciclo riproduttivo partendo dal superamento della dormienza della gemma, passando per la regolazione dell'entità di fioritura e, in misura ancora non soddisfacente, dell'allegagione, fino al controllo dello sviluppo della bacca. In questa review verranno analizzati, alla luce degli ultimi sviluppi della ricerca, il ruolo degli ormoni nel ciclo riproduttivo della vite e, successivamente, per le sue fasi più critiche, le applicazioni più promettenti mettendone in luce vantaggi e criticità.

* claudio.bonghi@unipd.it

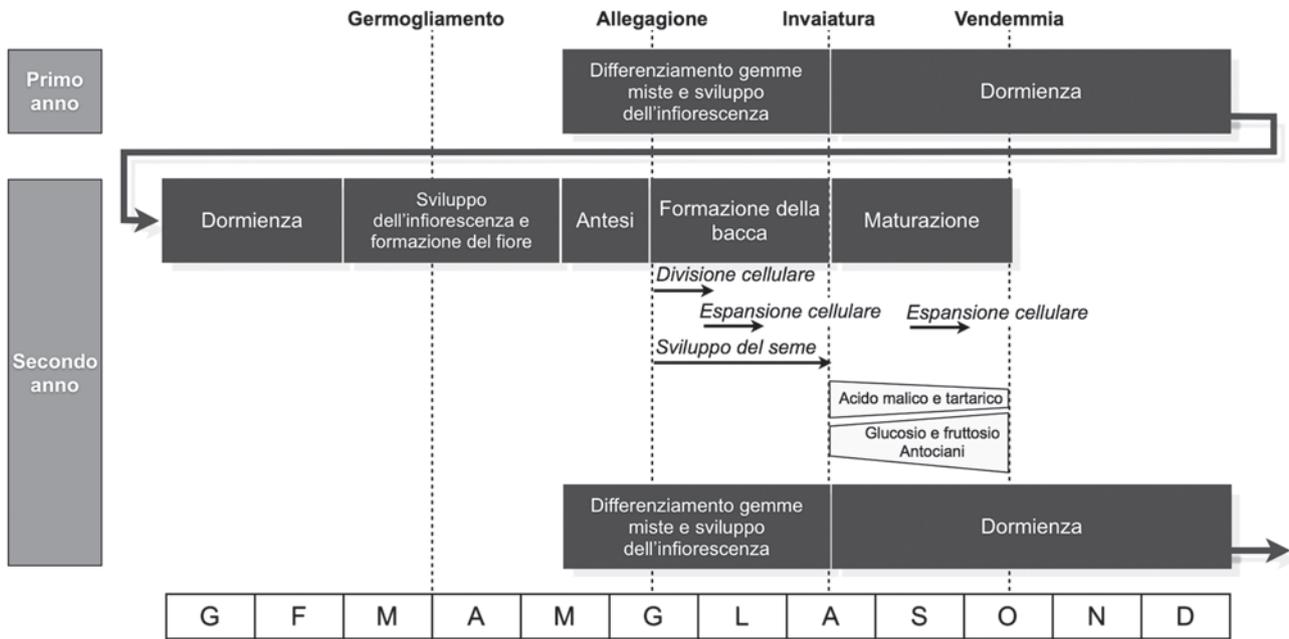


Fig. 1 - Ciclo riproduttivo biennale della vite, con indicazioni riguardanti la differenziazione e sviluppo delle infiorescenze e dei fiori, la fioritura, le diverse fasi di sviluppo della bacca e l'andamento del rapporto zuccheri/acidi. L'inizio e la fine degli stadi fenologici e della raccolta possono variare in maniera anche significativa in relazione all'areale di coltivazione, all'andamento stagionale, al genotipo e alle pratiche culturali adottate.

Fig. 1 - Two years grapevine reproductive cycle showing inflorescence and berry developmental phases, and sugar/acids ratio evolution. The start and the end of the different phenological phases can vary significantly in relation to the cultivation area, seasonal climate, genotypes, and cultural practices adopted.

Il ciclo riproduttivo della vite e la sua regolazione ormonale

Il ciclo riproduttivo della vite

Nelle regioni temperate il ciclo riproduttivo della vite si completa in due consecutive stagioni di crescita, separate da un periodo di dormienza (fig. 1). In primavera, infatti, la schiusura della gemma ibernante porta alla formazione di un germoglio avente foglie alterne, opposte alle quali si formano 1-2 infiorescenze nella parte basale del germoglio e viticci nelle porzioni mediana e apicale dello stesso. All'ascella della foglia si formerà, inizialmente, una gemma pronta che potrà svilupparsi dando origine ad un germoglio anticipato o femminella e, successivamente, una gemma mista che attraverserà un periodo di dormienza prima di sviluppare il germoglio uvifero nella stagione successiva. In quest'ultima, già nelle prime fasi di sviluppo, si riconoscono un cono gemmario principale che darà origine al germoglio (asse principale) e due o più coni secondari (gemme di controcchio) che si sviluppano solo in caso di mancato sviluppo dell'asse principale, dando luogo a germogli sterili o comunque scarsamente produttivi. Il meristema dell'asse primario, dopo aver prodotto 3 o 4 primordi fogliari, inizia a differenziare primordi fogliari e, in posizione opposta ad essi, primordi indifferenziati. Solamente i primi due o tre di

questi, a seconda del vitigno e delle condizioni ambientali, possono differenziarsi successivamente in infiorescenze mentre i successivi producono solo viticci (Srinivasan e Mullins, 1981). Lo sviluppo dell'asse dell'infiorescenza si concluderà nella prima stagione con la formazione di alcune ramificazioni laterali che conferiranno la tipica struttura a racemo. L'anno successivo, quando le condizioni ambientali (luce e temperatura) sono adatte, si assiste alla ripresa dell'attività di crescita dell'infiorescenza con lo sviluppo di ulteriori ramificazioni che danno la classica forma conica del grappolo. Successivamente, da ogni meristema dell'infiorescenza si differenzia un dicasio di tre o quattro fiori. Il fiore terminale è quello che si sviluppa per primo, poi seguono i laterali ed infine i più basali. Lo sviluppo del fiore si avvia quando la gemma inizia a rigonfiarsi e l'asse principale del rachide ad allungarsi. I fiori della vite sono organizzati in 4 verticilli fiorali il cui sviluppo segue una direzione basipeta (per maggiori dettagli vedi Srinivasan e Mullins, 1981). **E' importante tener conto che la dimensione e la struttura dell'infiorescenza sono essenzialmente determinate dal tempo che intercorre tra l'inizio della differenziazione dell'asse dell'infiorescenza e l'antesi.** Infatti, dopo la fioritura gli eventi di crescita per divisione e distensione cellulare del rachide sono quasi del tutto insignificanti (Shavrukov *et al.*, 2004).

Lo sviluppo della bacca è stato già ampiamente descritto da vari autori (Coombe, 1992; Ollat *et al.*, 2002). Brevemente, la bacca è composta da un epicarpo, in cui si accumulano composti fenolici (antociani e flavonoli) responsabili della colorazione, un mesocarpo, in cui le cellule sono specializzate nell'accumulo di zuccheri (glucosio e fruttosio), acidi (malico e tartarico) ed acqua, e un endocarpo che circonda la zona locale in cui si trovano i vinaccioli. Lo sviluppo delle bacche avviene secondo una dinamica a doppia sigmoide con due fasi di intensa crescita separate da una fase con ridotta crescita durante la quale avviene il viraggio del colore (invasatura). Nella prima fase di sviluppo (fase erbacea) l'accrescimento della bacca avviene sia per divisione che per distensione cellulare, con un picco dell'attività mitotica circa 8 giorni dopo l'antesi; la fase erbacea termina 30-40 giorni dopo la fioritura. Il processo di divisione cellulare è quindi il principale fattore di crescita della bacca nei primi 15 giorni dopo l'antesi mentre successivamente la crescita della bacca è dovuta principalmente alla distensione cellulare. Nella fase erbacea si ha il raggiungimento del più elevato peso fresco dei vinaccioli e la sintesi e immagazzinamento nelle bacche di una gran quantità di acidi organici, anche se con dinamiche diverse tra acido malico ed acido tartarico. Vengono accumulati inoltre grandi quantità di acidi idrossicinnamici nel mesocarpo e nella buccia; questi acidi sono precursori di fenoli volatili e sono coinvolti nel cambio di colore della bacca (Ollat *et al.*, 2002). Sempre alla fine di questa fase il contenuto di zuccheri è pari al 2% circa (con un 70-80% di questo costituito da glucosio) (Ollat *et al.*, 2002). La fase erbacea si conclude all'inizio del periodo di stasi della curva a doppia sigmoide ed è accompagnata dalla diminuzione di clorofilla e dell'assunzione di un aspetto traslucido della bacca (Fregoni, 2005).

Con l'invasatura si ha l'inizio della seconda fase di accrescimento delle bacche, che è dovuta essenzialmente alla distensione cellulare, e della maturazione. L'invasatura, visibile esteriormente con il cambiamento della pigmentazione dell'epicarpo, segna l'inizio di molti e profondi cambiamenti fisiologici e chimico-fisici nella bacca d'uva: degradazione dell'acido malico, accumulo di glucosio e fruttosio, accumulo d'antociani (solo per uve a bacca rossa) e di flavonoli, rammollimento e sviluppo d'aromi primari (Fregoni 2005).

La biosintesi degli ormoni

La possibilità di intervenire chimicamente in viticoltura, anche se in alcuni casi solo in via sperimentale, al fine di alterare il comportamento riproduttivo e

quindi le caratteristiche della produzione finale prevede l'impiego di composti chimici la cui azione nei confronti degli ormoni si può esplicare a livello della loro biosintesi, del loro trasporto o della loro percezione. Una breve illustrazione (per una trattazione più completa si veda Botton *et al.*, 2007) di questi tre possibili livelli di azione può risultare utile al fine di comprenderne i principi di funzionamento e le potenzialità, ancora in parte inesplorate, soprattutto per ciò che riguarda le diverse combinazioni di intervento e le relative tempistiche.

Le vie biosintetiche dei principali ormoni vegetali (auxine, citochinine, gibberelline, acido abscissico, etilene e il più recente strigolattone) e dei cosiddetti regolatori di crescita (brassinosteroidi, giasmonati, salicilato e poliammine) si collocano nell'ambito sia del metabolismo primario sia di quello secondario. Grazie all'impiego di mutanti disponibili in specie modello come *Arabidopsis* e mais, è stato possibile delineare con precisione i passaggi enzimatici principali delle vie biosintetiche primarie, mentre restano ancora da chiarire alcune possibili vie biosintetiche alternative e secondarie che si possono attivare in circostanze specifiche, quali ad esempio gli stress biotici od abiotici. L'auxina (AUX) è sintetizzata dal triptofano attraverso la via dell'indol-3-piruvato e dell'indol-3-acetaldeide ma può anche derivare dall'idrolisi dei coniugati acido indolacetico (IAA)-glicosidici. La caratterizzazione di mutanti di mais e *Arabidopsis*, incapaci di sintetizzare il triptofano, ha consentito di dimostrare che è attiva anche una via triptofano-indipendente. Per quanto riguarda le citochinine (CK), il primo enzima della via biosintetica è l'isopenteniltransferasi (IPT), che sintetizza l'isopenteniladenosina-5'-monofosfato a partire da adenosina 5'-fosfato (ATP, ADP, AMP) e dimetilallilpirofosfato (DMAPP), quest'ultimo proveniente dalla via del mevalonato e/o del metiliteritolo fosfato. Attraverso una serie di passaggi vengono poi sintetizzate isopenteniladenina, diidrozeatina e zeatina, la CK maggiormente attiva dal punto di vista biologico. Le CK sono metabolizzate attraverso l'idrogenazione, l'idrossilazione, la glicosilazione e la rimozione della catena laterale, oppure mediante glicosilazione o alaninazione dell'anello purinico. Le gibberelline (GA) sono acidi diterpenici sintetizzati a partire dall'isopentenilpirofosfato che, convertito a geranilgeranilpirofosfato viene in seguito ciclizzato a ent-kaurene. Successivamente, per azione di citocromo-P450 monossigenasi e diossigenasi si ha l'ossidazione dell'ent-kaurene ad acido kaurenico e quindi a GA12 aldeide da cui derivano tutte le GA a 20 e 19 atomi di carbonio. Le GA biologicamente attive possono esse-

re disattivate tramite la 2- β -idrossilazione, la glicosilazione e la formazione di chetoderivati. L'acido abscissico (ABA) è un prodotto del metabolismo della 9'-cis-neoxantina che subisce una demolizione ossidativa con la produzione di xantosina, un intermedio a 15 atomi di carbonio, convertita ad ABA-aldeide e quindi ad ABA. L'ABA può essere metabolizzato ad acido faseico, diidrofaseico e glucoside dell'acido diidrofaseico. Per quanto riguarda questo ormone, restano ancora da chiarire alcuni passaggi biosintetici e metabolici, per cui la caratterizzazione dei geni che codificano gli enzimi coinvolti in tali passaggi è tuttora oggetto di numerosi studi. Precursore dell'etilene è la metionina, che, per azione dell'AdoMet-sintasi, genera la S-adenosilmetionina, che viene trasformata in 1-amminociclopropano-carbossilato (ACC) e in 5'-metil-tioadenosina (5'-MTA) dall'enzima ACC sintasi (ACS). Il 5'-MTA rigenera metionina attraverso il ciclo di Yang, mentre l'ACC viene ossidato dall'ACC ossidasi (ACO) ad etilene. Infine, per quanto riguarda gli strigolattoni (lattoterpeni con struttura a 4 anelli), la categoria ormonale identificata più di recente, le ricerche in corso stanno cercando di chiarire i relativi passaggi biosintetici che si collocano sostanzialmente nel metabolismo dei carotenoidi. Gli enzimi finora identificati appartengono alla serie RAMOSUS, il cui nome deriva dal coinvolgimento di questi ormoni nel determinismo della dominanza apicale.

I brassinosteroidi (BR), come vedremo più avanti, assumono un ruolo significativo nel ciclo di fruttificazione della vite. In questa classe ormonale, la molecola biologicamente più attiva è il brassinolide, sintetizzato a partire dal campesterolo che a sua volta deriva dal farnesil-pirofosfato. I giasmonati (JA) sono sintetizzati dall'acido α -linolenico e il primo enzima specifico, maggior punto di controllo della via biosintetica, è l'allene-ossido sintasi, che catalizza la conversione dell'acido 13(S)-idropersililolenico ad acido 12,13(S)-epossililolenico. Per quanto riguarda il metabolismo, l'acido giasmonico può essere idrossilato o coniugato con glucosio o aminoacidi. L'acido salicilico (SA) viene sintetizzato dall'acido trans-cinamico attraverso una ramificazione della via di biosintesi dei fenilpropanoidi e metabolizzato a SA-glucoside e ad estere glicosidico dell'acido 2,5-diidrobenzoico. Infine, le poliammine (PA) sono sintetizzate a partire dall'arginina e dall'ornitina e richiedono un gruppo amminopropilico che deriva dall'AdoMet. Può esserci quindi competizione tra la biosintesi di questi regolatori di crescita e dell'etilene se la concentrazione di AdoMet è limitante. Il metabolismo delle PA coinvolge ossidasi specifiche e reazioni di coniugazione ad acido para-cumarico, ferulico e caffeico.

Per quanto attiene al trasporto degli ormoni, esso si attua nelle lunghe distanze principalmente tramite gli elementi del sistema vascolare (xilema e floema), mentre il trasporto a breve distanza può essere dovuto sia alla semplice diffusione dell'ormone da una cellula all'altra, sia all'intervento di trasportatori specifici che muovono attivamente gli ormoni da e verso altre cellule. In questo contesto, di particolare interesse sono i meccanismi molecolari che regolano il trasporto dell'AUX, l'unico ormone vegetale che presenta un trasporto polare. Tale meccanismo è stato spiegato sulla base della teoria chemiosmotica e prevede una distribuzione asimmetrica dei carrier di influsso e di efflusso. L'importanza pratica di questo sistema di trasporto risiede nella possibilità di alterarlo e/o bloccarlo tramite l'impiego di specifici inibitori, interferendo così con il meccanismo di azione dell'AUX.

Un terzo possibile livello d'intervento per modificare l'azione regolativa degli ormoni vegetali risiede nei meccanismi di percezione. I sistemi recettoriali tramite cui i diversi ormoni vegetali vengono percepiti possono essere proteine di membrana o solubili e si possono suddividere in diverse tipologie: i) sistemi a due componenti, formati da una proteina recettoriale di membrana e da un regolatore della risposta, ii) recettori del tipo LRR (*Leucine-Rich Repeat*, ripetizioni ricche di leucina), iii) sistemi basati sull'ubiquitinazione e sulle proteine di tipo F-box, iv) sistemi multipli che prevedono il legame dell'ormone con diverse tipologie di proteine con localizzazione subcellulari differenziali. I sistemi a due componenti sono coinvolti nella percezione dell'etilene e delle CK, i recettori LRR nella percezione dei BR, i sistemi basati sull'ubiquitinazione intervengono nella percezione e nella trasduzione del segnale ormonale di AUX, GA e JA e, infine, un sistema multiplo è coinvolto nella percezione dell'ABA. Per quanto riguarda le possibilità di intervento a livello di percezione del segnale ormonale, la molecola sicuramente più nota è l'1-metilciclopropene (1-MCP), largamente usato in frutticoltura per la conservazione dei frutti in post-raccolta. Questa molecola, come verrà illustrato più avanti, agisce in maniera antagonista a livello dei recettori dell'etilene, bloccandone l'azione.

Ruolo degli ormoni nello sviluppo dell'infiorescenza e della bacca

Importanti e numerose sono le modifiche che avvengono nel quadro ormonale durante lo sviluppo dell'infiorescenza e della bacca.

Lo sviluppo dell'infiorescenza sembra controllato principalmente da GA e CK che partecipano alla regolazione dell'antogenesi, seppure con effetti diver-

si, a volte anche opposti a seconda delle diverse fasi in cui esplicano la loro azione. Limitatamente alle GA, esse in una prima fase stimolano la formazione degli abbozzi fogliari nell'asse gemmario, in seguito esercitano un effetto negativo sull'antogenesi, dirigendo l'evoluzione dell'abbozzo verso la formazione di viticci. L'evidenza genetica che le GA giocano un ruolo inibitorio nel differenziamento delle strutture riproduttive di vite è fornito dal fenotipo di un mutante per il gene *VvGAI*, ortologo del gene *GIBBERELLIN INSENSITIVE (GAI)* di *Arabidopsis* (Boss e Thomas, 2002). Questi mutanti sono di taglia ridotta con internodi corti e tutti i loro viticci sono trasformati in infiorescenze. Per quanto concerne le CK, il loro effetto sull'antogenesi è positivo, visto che tendono a mobilitare il flusso degli assimilati, durante la fase induttiva, verso il meristema apicale della gemma ancora chiusa per poi direzionarlo verso l'abbozzo dell'infiorescenza. Una concentrazione di CK sufficientemente elevata, in rapporto anche a quella delle GA, stimolerebbe la ramificazione dell'abbozzo fiorale, che altrimenti, rimanendo al livello di solo due o tre ramificazioni, si evolverebbe in viticcio.

La prima fase dello sviluppo della bacca è controllata dagli ormoni promotori della crescita (AUX, GA e CK) (Fregoni, 2005), la fase di maturazione, invece, è caratterizzata da un aumento del contenuto di ABA e da una diminuzione del contenuto di AUX, mentre l'etilene decresce dopo un leggero incremento all'invaia-tura (Tesnière *et al.*, 2004) (fig. 2). L'assenza del cli-

materio respiratorio ed etilenico durante la maturazione colloca la bacca d'uva tra i frutti non climaterici.

La concentrazione di GA è correlata al numero di semi ed il massimo accumulo di questo ormone avviene durante la prima fase di sviluppo della bacca. Il livello delle GA è massimo in corrispondenza dell'antesi per poi diminuire durante lo sviluppo della bacca. Un secondo picco di concentrazione è stato osservato alla fine della fase erbacea con una diversa distribuzione tra pericarpo e semi. Infatti, in quest'ultimi la quantità di GA è 77 volte più alta di quella rilevata nelle cellule del mesocarpo (Deluc *et al.*, 2007).

Le AUX sono spesso utilizzate per rallentare il decorso della maturazione in numerosi frutti climaterici e non climaterici. Questo effetto è congruente con il livello di AUX che è elevato nelle prime fasi di crescita del frutto e poi diminuisce con l'approssimarsi della maturazione. In vite, numerosi lavori indicano che il più alto contenuto di AUX si registra nelle prime fasi di sviluppo del frutto e poi tende a diminuire rapidamente dopo l'invaia-tura (Davies e Böttcher, 2009). Deytieux-Belleau *et al.* (2007) hanno osservato la presenza di un picco transiente di AUX in prossimità dell'invaia-tura, prima dell'aumento di ABA. Infine Symons *et al.* (2006), a seguito di indagini condotte con gas-cromatografia abbinata alla spettrometria di massa, non hanno rilevato significative variazioni del livello di AUX durante tutto il ciclo di sviluppo della bacca. La ragione di queste osservazioni contrastanti è ancora da chiarire anche se i processi di

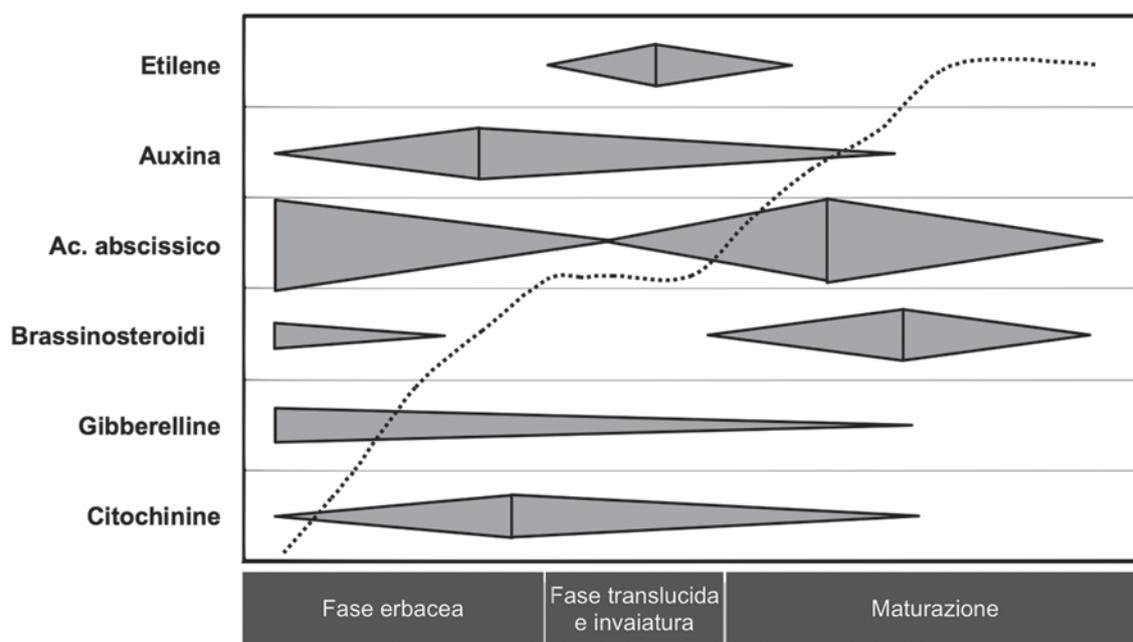


Fig. 2 - Andamento dei livelli dei principali ormoni vegetali misurati nelle bacche d'uva in relazione alla cinetica di crescita.
 Fig. 2 - Abundance of main of hormones in grape berries in relation to their developmental stage.

sintesi e idrolisi delle AUX coniugate hanno un ruolo fondamentale nel controllo della concentrazione auxinica. In vite, tra i possibili meccanismi di coniugazione, quello che porta alla formazione in modo irreversibile del complesso IAA-aspartato, per azione dell'IAA-amido sintasi (indicata anche con il nome di GH3), sembra la via preferenziale di inattivazione dell'AUX libera (Böttcher *et al.*, 2010b). La capacità di GH3 di coniugare l'AUX all'aspartato diminuisce passando dalle AUX naturali a quelle sintetiche come l'acido naftalenacetico (NAA) o l'acido benzotiazolo-2-ossiacetico (BTOA) (Böttcher *et al.*, 2011). Questa diversa capacità è stata correlata al maggiore effetto inibitorio sulla progressione della maturazione esercitato da parte dell'NAA e del BTOA rispetto alle AUX naturali (Davies *et al.*, 1997).

Per numerosi anni la difficoltà di quantificare in modo certo bassi livelli di etilene, come quelli prodotti dalle bacche d'uva, ha reso complicato stabilire il ruolo di questo ormone nello sviluppo della bacca di vite. Chervin *et al.* (2004) misero a punto una metodologia d'indagine che permise di stabilire che la via biosintetica dell'etilene è attiva in modo significativo per un periodo di circa tre settimane (dalla sesta all'ottava settimana dopo l'antesi) con un picco di produzione dell'ormone in prossimità dell'invaiaura. Una successiva conferma dell'attivazione della via biosintetica dell'etilene in prossimità dell'invaiaura è stata fornita da indagini molecolari di tipo trascrittomico (Deluc *et al.*, 2007; Pilati *et al.*, 2007) e proteomico (Giribaldi *et al.*, 2007). Questi approcci hanno confermato che l'aumento transiente di etilene in prossimità dell'invaiaura è accompagnato da un incremento della trascrizione e dell'attività enzimatica di ACS ed ACO suggerendo un ruolo attivo dell'ormone nella regolazione della maturazione. È importante, tuttavia, sottolineare che la sensibilità all'etilene misurata come livello dei trascritti dei recettori è presente anche in tutte le altre fasi del ciclo (dal Ri *et al.*, 2010) ad indicare un possibile ruolo dell'ormone durante tutto il ciclo di sviluppo.

Il blocco della biosintesi dell'etilene (via NiCl₂ che reprime l'attività di ACO) o della sua azione (via 1-MCP) ha dei riflessi importanti anche sulla biosintesi di ABA, l'ormone ritenuto il principale regolatore della maturazione della bacca (Sun *et al.*, 2010). Se NiCl₂ e 1-MCP sono applicati all'invaiaura si assiste ad una forte riduzione della biosintesi di ABA, mentre se applicati in fase di post-raccolta portano ad un incremento del contenuto di ABA. Queste evidenze suggeriscono che all'invaiaura esista una sinergia tra ABA ed etilene e che quest'ultimo, possa indurre la sintesi di ABA e, quindi, l'avvio della maturazione.

In fase di post-raccolta, l'accumulo di ABA non sembra essere direttamente correlato alla presenza di etilene, ma piuttosto sembra dipendere dagli stress idrici che avvengono dopo la raccolta. L'incremento di ABA libero all'inizio della maturazione è concomitante all'accumulo di carboidrati e pigmenti. Tale relazione è ulteriormente avvalorata sia dalla localizzazione di proteine mostranti elevata affinità all'ormone a livello del sistema floematico e del tonoplasto (Zhang *et al.*, 1999), sia dall'effetto positivo di applicazioni di ABA esogeno sui livelli di espressione di geni codificanti per trasportatori di esosi (Cakir *et al.*, 2003) ed enzimi coinvolti nella biosintesi dei polifenoli (Jeong *et al.*, 2004).

In vite, il castasterone (CS) è stato indicato come il BR biologicamente più attivo, in quanto il brassinolide, il BR più attivo nelle altre specie, non è rilevabile durante tutto il ciclo di sviluppo della bacca (Symons *et al.*, 2006; Pilati *et al.*, 2007). Il CS viene sintetizzato in quantità significative durante la fioritura e nelle prime fasi di sviluppo del frutto, in seguito subisce un notevole calo per poi riprendere, assieme al suo precursore il 6-deossi-castasterone, immediatamente dopo l'invaiaura. Un precursore alternativo del CS, il tifasterolo, raddoppia il suo contenuto quattro settimane dopo la fioritura per poi rimanere costante fino alla maturazione. A fronte di queste chiare evidenze biosintetiche, l'effettivo ruolo svolto dai BR è ancora da chiarire.

Potenzialità applicative e problematiche dell'uso di fitoregolatori

La quasi totalità dei possibili interventi atti a modificare l'azione regolatrice degli ormoni nella vite è, per ovvi motivi, indirizzata alla fase finale della produzione, intesa come il periodo che va dalla fioritura fino alla raccolta e al post-raccolta. Pertanto, la trattazione che segue è focalizzata prevalentemente su queste tipologie di intervento, siano esse solamente ad un livello sperimentale o effettivamente praticate. È tuttavia possibile intervenire anche durante fasi fenologiche diverse da quelle che intercorrono in questo periodo e con effetti visibili a livello, ad esempio, dell'attività vegetativa che indirettamente possono avere ripercussioni significative anche sull'attività riproduttiva.

Durante il periodo di dormienza è possibile praticare trattamenti ormonali che ne alterano l'uscita in termini di cinetica di schiusura delle gemme. In aree geografiche caratterizzate da inverni particolarmente lunghi e, quindi, con una frequente possibilità di gelate primaverili, è possibile prolungare la dormienza di alcuni giorni, con trattamenti effettuati a ridosso del-

l'uscita dalla dormienza o anche durante la schiusura delle gemme, in modo da ridurre il rischio che i giovani germogli e le infiorescenze siano danneggiati dalle basse temperature. A tal fine si sono dimostrate efficaci le GA che in numerosi vitigni possono avere un effetto bloccante (cioè mantengono le gemme dormienti), se applicate durante la fioritura nella stagione precedente alla schiusura delle gemme (Lavee e May, 1997), o ritardante, se applicate a ridosso della schiusura delle gemme (Iwasaki, 1980). Effetti ritardanti sono stati osservati anche con CEPA (acido 2-cloroetilfosfonico; Szyjewicz *et al.* 1984) e altri composti ad azione ormonale (Lavee e May, 1997).

Trattamenti combinati di CPPU (N-2-cloro-4-piridinil-N'-fenilurea, detta comunemente fenilurea), BR e GA effettuati in post allegazione si sono dimostrati efficaci nell'aumentare l'area fogliare e il numero di foglie per pianta (Bhat e Rashid, 2011). L'attività vegetativa può essere ridotta tramite trattamenti con ethephon (composto che rilascia etilene) effettuati in post-allegazione, come dimostrato nella cv Verdejo (González *et al.*, 2006), diminuendo così l'ombreggiamento dei grappoli posizionati nella porzione più interna della chioma. In questo modo si ottengono delle ripercussioni significative sulla qualità finale della bacca, che risulta notevolmente migliorata in seguito alla maggiore disponibilità luminosa.

Per una trattazione più organica delle potenzialità applicative, le tipologie d'intervento tramite composti ormonali e/o molecole che interferiscono con l'azione ormonale durante lo sviluppo della bacca si possono suddividere, a seconda dell'effetto che hanno sulla maturazione, in stimolatrici o inibitrici (tab. 1). Tra gli ormoni che promuovono la maturazione della bacca sono compresi l'etilene, l'ABA, i BR e le GA, mentre AUX, CK e SA hanno solitamente un effetto inibitorio. Oltre al controllo esercitato da parte di questi composti nei confronti della maturazione, sono stati dimostrati effetti interessanti dal punto di vista produttivo anche durante lo sviluppo precoce della bacca, ad esempio per quanto riguarda il fenomeno della partenocarpia (tab. 1). Vale inoltre la pena sottolineare che per alcuni di questi ormoni sono stati osservati effetti spesso contrastanti a seconda dell'epoca di applicazione e del genotipo.

Applicazioni di etilene gassoso, del suo analogo propilene o di composti che rilasciano etilene, come ad esempio il CEPA, generano, come noto, effetti molto evidenti nei confronti della maturazione, specialmente nei frutti climaterici. Nel caso della bacca d'uva, gli effetti di questi composti risultano piuttosto blandi non solo in relazione al fatto che si tratta di un frutto non climaterico, ma anche a causa della diffi-

coltà tecnica nell'eseguire un trattamento efficace e riproducibile con etilene (o propilene) gassoso e della complessità nella risposta ai composti che rilasciano etilene, influenzata, quest'ultima, da numerosi fattori tra cui il pH. L'aumento della colorazione superficiale della bacca in seguito a trattamenti con CEPA sembra essere, tuttavia, l'effetto su cui la maggior parte dei lavori scientifici è d'accordo. In particolare, tale effetto, spesso accompagnato da un aumento dei solidi solubili, è stato messo in evidenza in seguito a trattamenti con CEPA effettuati sulla cv Cabernet Sauvignon in piena invaiatura. Tale fenomeno ha un riscontro sia a livello genetico che biochimico, per cui tali trattamenti inducono l'aumento della trascrizione di geni e dell'attività di enzimi coinvolti nella biosintesi degli antociani (Szyjewicz *et al.*, 1984; El-Kereamy *et al.*, 2003). Nonostante la maggior parte delle informazioni a disposizione abbiano evidenziato un effetto stimolativo nei confronti della maturazione, esistono evidenze anche riguardo a un effetto inibitorio, che si manifesta qualora i trattamenti con CEPA siano praticati in epoche precoci rispetto all'invaiatura. Nella cv Shiraz, infatti, è stato misurato un ritardo nello sviluppo della colorazione superficiale in seguito a trattamenti singoli con CEPA effettuati da 4 a 7 settimane dopo la fioritura (stadio erbaceo), mentre trattamenti più tardivi, fino a 9 settimane dopo la fioritura (pre-invaiatura), erano in grado di accelerare la maturazione non solo in termini di colorazione ma anche per quanto riguarda il rapporto zuccheri/acidi (Hale *et al.*, 1970). In definitiva, il CEPA può avere un effetto inibitorio o stimolativo della maturazione a seconda dell'epoca di trattamento, come confermato anche nella cv Doradillo da Coombe e Hale (1973). Nonostante le difficoltà tecniche, sono stati condotti esperimenti anche con etilene gassoso, evidenziando un'amplificazione dell'effetto stimolativo del CEPA, misurabile anche in termini di rammollimento della bacca (Hale *et al.*, 1970) e confermato anche da dati molecolari (El-Kereamy *et al.*, 2003). Gli effetti dell'etilene possono essere modificati non solo applicando l'ormone (o composti che lo rilasciano), ma anche tramite l'impiego di inibitori della sua biosintesi, come ad esempio l'amminoetossivinilglicina (AVG) che agisce bloccando l'attività dell'enzima ACS, e della sua percezione. A quest'ultima categoria appartiene l'1-MCP, che, come citato in precedenza, si lega in maniera pressoché irreversibile ai recettori dell'etilene, bloccando così la trasduzione del segnale ormonale fino alla sintesi di nuovi recettori attivi. Applicazioni di 1-MCP in pre-invaiatura (da 6 a 8 settimane dopo la fioritura) si sono dimostrate in grado di ritardare la maturazione in Cabernet Sauvignon,

Tab. 1 - Effetti di trattamenti con fitoregolatori sullo sviluppo dell'infiorescenza e della bacca in relazione al momento di applicazione.
 Tab. 1 - Effects of bioregulators treatments on inflorescence and berry development in relation to the application time.

Sostanze ormonali/ regolatori di crescita	Principio attivo	Modalità di azione	Epoca/epoche di applicazione	Effetti	Riferimenti bibliografici
Etilene	Acido 2-cloroetilfosfo- nico (CEPA)	Rilascio di etilene (pH>4,5)	Stadio erbaceo (4-7 settimane dopo la fioritura)	Ritardo della maturazione (cv Shiraz)	Hale <i>et al.</i> , 1970
			Pre-invaiatura (8-9 settimane dopo la fioritura)	Anticipo della maturazione (cv Shiraz)	
			Invaiatura	Aumento degli zuccheri e della colorazione della buccia (cv Cabernet Sauvignon)	Szyjewicz <i>et al.</i> , 1984; El-Kereamy <i>et al.</i> , 2003
	Etilene	Diretta	Post-raccolta	Aumento della concentrazione di antociani e polifenoli (cv Aleatico)	Botondi <i>et al.</i> , 2011
	1-metilciclopropene	Inibizione della per- cezione ormonale	Pre-invaiatura (6-8 settimane dopo la fioritura)	Ritardo della maturazione (cv Cabernet Sauvignon)	Chervin <i>et al.</i> , 2004
Acido abscissico	Diretta		1-2 settimane prima dell'invaiatura	Accelerazione maturazione (cv Cabernet Sauvignon)	Hale e Coombe, 1974
				Aumento degli zuccheri e della colorazione della bacca (cv Olympia)	Mastushima <i>et al.</i> , 1989
			Invaiatura	Aumento della colorazione (cv Cabernet Sauvignon)	Jeong <i>et al.</i> , 2004
			Inizio del rammollimento	Aumento della colorazione (cv Kyoho)	Ban <i>et al.</i> , 2003
Brassinosteroidi	Epi-brassinolide	Diretta	Invaiatura	Accelerazione maturazione (cv Cabernet Sauvignon)	Symons <i>et al.</i> , 2006
	Brassinazolo	Inibitore della biosintesi		Ritardo della maturazione (cv Cabernet Sauvignon)	
Gibberelline	Acido gibberellico (GA3)	Diretta	3-10 giorni dopo la fioritura	Aumento della lunghezza del rachide, del peso e della dimensione della bacca (cv Kyoho e altre)	Han e Lee, 2004
			Piena fioritura fino a 2 settimane dopo	Aumento consistenza della bacca (14 genotipi diversi)	Sato <i>et al.</i> , 2004
			Piena fioritura	Ritardo della maturazione (studio multivarietales)	Teszlak <i>et al.</i> , 2005
			Pre-fioritura	Partenocarpia (studi multivarietales)	Halbrooks e Mortensen, 1988
				diradamento e aumento delle dimensioni della bacca (cv Thompson seedless)	Lynn e Jansen , 1966
	Doppia applicazione (3gg prima e 15gg dopo la fioritura)	Partenocarpia, aumento dei fenoli in foglia, fusto e viticci, diminuzione dei fenoli in bu- ccia a polpa; anticipo di 15gg di invaiatura e 30gg di matura- zione (cv Moscato)	Tian <i>et al.</i> , 2011		
Proexadione-calcio	Inibitore della biosintesi	1-2 settimane dopo la fioritura	Riduzione dell'allegagione e del peso della bacca, aumenta- ta resistenza a patogeni (cvs Cabernet franc, C. Sauvignon, Chardonnay, Seyval)	Lo Giudice <i>et al.</i> , 2004	

(segue)

Tab. 1 - Effetti di trattamenti con fitoregolatori sullo sviluppo dell'infiorescenza e della bacca in relazione al momento di applicazione.
 Tab. 1 - Effects of bioregulators treatments on inflorescence and berry development in relation to the application time.

Sostanze ormonali/regolatori di crescita	Principio attivo	Modalità di azione	Epoca/epoche di applicazione	Effetti	Riferimenti bibliografici
Auxine	Acido benzotiazolo-2-ossiacetico	Diretta (composto auxino-simile)	Pre-invaiaitura	Ritardo della maturazione (cv Shiraz)	Davies <i>et al.</i> , 1997
	Acido α -naftalenacetico	Diretta (composto auxino-simile)	Invaiaitura	Iriduzione dell'accumulo di antociani (cv Kyoho e Cabernet Sauvignon)	Kataoka <i>et al.</i> , 1984; Jeong <i>et al.</i> , 2004
			Pre-invaiaitura	Ritardo della maturazione, sincronizzazione dell'accumulo degli zuccheri tra bacche (cv Shiraz)	Böttcher <i>et al.</i> , 2011
			Dormienza	Ritardo nella schiusura delle gemme (cv Edelweiss)	
	Acido 2,4-diclorofenossiacetico	Diretta (composto auxino-simile)	Invaiaitura	Riduzione dell'accumulo di antociani (cv Kyoho)	Ban <i>et al.</i> , 2003
	Acido 3,5,6-tricloro-2-piridilossiacetico		50% fioritura e allegagione	Diradamento delle bacche (cv Pinot grigio)	Bonghi <i>et al.</i> , 2010
	Acido indolacetico	Diretta	Invaiaitura	Riduzione della degradazione delle clorofille nella buccia	Deytieux-Belleau <i>et al.</i> , 2007
Citochinine	N-(2-cloro-4-piridinil) -N'-fenilurea	Diretta (citochinina sintetica)	Post-fioritura	Aumento della dimensione e della consistenza della bacca, ritardo della maturazione, ridotta suscettibilità a patogeni	Nickell, 1986
			Pre-invaiaitura	Aumento del peso, riduzione degli zuccheri e della colorazione, aumento dell'acidità della bacca	Han e Lee, 2004; Peppi e Fidelibus, 2008
Acido salicilico	Acido salicilico	Diretta	2-3 settimane prima dell'invaiaitura	Ritardo della maturazione (cv Shiraz)	Kraeva <i>et al.</i> , 1998
Poliammine	Putrescina	Diretta	Post-fioritura	Partenocarpia (cv Delaware)	Shiozaki <i>et al.</i> , 1998
Giasmonati	Metilgiasmonato	Diretta	Maturazione	Abscissione facilitata delle bacche (cvs Cabernet Sauvignon, Merlot, Thompson seedless)	González-Herranz <i>et al.</i> , 2009

con un effetto più marcato in seguito a trattamenti eseguiti in corrispondenza del picco di produzione di etilene (circa 7 settimane dopo la fioritura). Il ritardo di maturazione risulta evidente, anche in questo caso, sia in termini di colorazione sia in termini di rapporto zuccheri/acidi (Chervin *et al.*, 2004) e trova riscontri significativi anche nei dati molecolari (Chervin *et al.*, 2006). Infine, trattamenti con etilene effettuati in fase di post-raccolta si sono dimostrati efficaci nell'aumentare la concentrazione di antociani e polifenoli (Rizzini *et al.*, 2010; Botondi *et al.*, 2011).

La maturazione della bacca può essere promossa anche tramite applicazioni esogene di ABA, ma mentre per l'etilene sono stati riportati effetti spesso contrastanti, nel caso dell'ABA sembra che l'azione sia quasi esclusivamente di tipo positivo. Trattamenti con questo ormone praticati una o due settimane prima dell'invaiaitura in diversi genotipi (cvs Cabernet

Sauvignon, Olympia e Kyoho) accelerano la maturazione, sia per quanto riguarda l'accumulo degli zuccheri che per ciò che concerne lo sviluppo del colore (Hale e Coombe, 1974; Matsushima *et al.*, 1989). Trattamenti più precoci non sembrano evidenziare alcun effetto significativo, mentre applicazioni più tardive possono avere effetto sul colore ma non sull'accumulo di zuccheri. Anche per questo ormone i dati molecolari, soprattutto quelli relativi ai geni che codificano enzimi della biosintesi degli antociani, supportano pienamente quanto osservato a livello macroscopico e biochimico.

Tra i trattamenti ormonali più praticati in viticoltura, quelli con GA rappresentano sicuramente una pratica consolidata, specialmente nella produzione di uva da tavola senza semi. Questa classe di ormoni è, infatti, in grado non solo di indurre partenocarpia, ma anche di controllare, a seconda dell'epoca del tratta-

mento, le dimensioni del grappolo e della bacca, senza tuttavia modificarne il contenuto zuccherino e l'acidità (Han e Lee, 2004). In linea generale, gli interventi effettuati con questo ormone in pre-fioritura sono in grado di indurre partenocarpia (Halbrooks e Mortensen, 1988), mentre applicazioni di GA in post-fioritura consentono di aumentare peso e dimensione della bacca e la sua consistenza, causando, indirettamente, un ritardo della maturazione (Teszlak *et al.*, 2005; Sato *et al.*, 2004). D'altra parte, trattamenti con proexadione-calcio, un inibitore della biosintesi delle GA, che agisce bloccando l'attività delle diossigenasi, effettuati 1 o 2 settimane dopo la fioritura, causano in diverse cultivar (Cabernet franc, Cabernet Sauvignon, Chardonnay, Seyval) una riduzione dell'allegagione e del peso della bacca ed un'augmentata resistenza ai patogeni (Lo Giudice *et al.*, 2004).

Tra gli ormoni e regolatori di crescita che stimolano la maturazione della bacca vengono annoverati anche i BR. Applicazioni di epi-brassinolide, tra i BR uno dei maggiormente attivi, sono in grado di accelerare la maturazione, mentre il brassinazolo, un inibitore della biosintesi di questi composti, ha mostrato, al contrario, un'azione ritardante (Symons *et al.*, 2006). I dati molecolari attualmente disponibili sono in accordo con queste osservazioni (Castellarin *et al.*, 2007; Deluc *et al.*, 2007; Pilati *et al.*, 2007)

Per quanto riguarda, invece, gli ormoni che mostrano un effetto prevalentemente inibitorio nei confronti della maturazione della bacca, le AUX rappresentano la categoria ormonale sicuramente più studiata, soprattutto grazie all'ampia disponibilità di AUX di sintesi e di molecole ad azione auxino-simile. Numerosi esperimenti condotti tramite applicazioni di BTOA su bacche in pre-invaiaitura della cv Shiraz hanno messo in chiara evidenza un ritardo di maturazione accompagnato da cambiamenti dell'espressione genica con esso compatibili. Tale ritardo riguardava non solo l'accumulo di antociani e la colorazione della bacca, ma anche il rammollimento e l'accumulo degli zuccheri, entrambi ritardati di circa 2 settimane (Davies *et al.*, 1997). La soppressione dello sviluppo del colore da parte di composti auxinici è l'aspetto sicuramente più studiato. Applicazioni di NAA in pre-invaiaitura e in corrispondenza dell'invaiaitura causano, rispettivamente, un ritardo della maturazione associato ad una sincronizzazione dell'accumulo degli zuccheri nelle bacche della cv Shiraz (Böttcher *et al.*, 2010a) e una riduzione dell'accumulo di antociani nelle bacche delle cvs Kyoho (Kataoka *et al.*, 1984) e Cabernet Sauvignon (Jeong *et al.*, 2004). Lo stesso effetto è stato osservato in bacche della cv Kyoho trattate all'invaiaitura con 2,4-D (acido 2,4-diclorofe-

nossiacetico) (Ban *et al.*, 2003). Recentemente è stata dimostrata anche l'azione diradante di un composto auxino-simile, il 3,5,6-TPA (Acido 3,5,6-tricloro-2-piridilossiacetico), nella cv Pinot grigio (Bonghi *et al.*, 2010). Come per la maggior parte degli altri ormoni, anche in questo caso i dati molecolari e biochimici sono coerenti con quanto osservato. Un ulteriore aspetto del ritardo della maturazione causato dalle AUX riguarda la degradazione delle clorofille, che normalmente avviene durante le fasi precoci della maturazione. Questo processo viene significativamente ridotto nelle bacche d'uva Merlot trattate con IAA all'invaiaitura (Deytieux-Belleau *et al.*, 2007). In sostanza, il complesso di questi risultati indica che l'AUX genera un ritardo della maturazione dovuto alla maggior permanenza della bacca nello stato in cui si trova al momento del trattamento. Si può ipotizzare che le bacche entrino in maturazione una volta che le AUX vengono metabolizzate, causando così un rilascio dello stato inibitorio in cui si trova il frutto.

Anche le CK trovano ampio impiego nella manipolazione dello sviluppo della bacca. La CPPU (N-2-cloro-4-piridinil-N'-fenilurea, detta comunemente fenilurea) è una CK sintetica che, applicata prima dell'invaiaitura, è in grado di aumentare il peso della bacca, causando nel contempo una riduzione dei solidi solubili e della colorazione, nonché un aumento dell'acidità (Han e Lee, 2004; Peppi e Fidelibus, 2008). Trattamenti in post-fioritura provocano, invece, un aumento della dimensione e della consistenza della bacca, ritardi della maturazione e ridotta suscettibilità a patogeni (Nickell, 1986). Nel loro insieme, gli effetti regolativi delle CK riproducono quanto osservato per le AUX, nel senso che questi ormoni possono promuovere la crescita della bacca, a scapito però della maturazione, che viene spesso ritardata. Secondo questa visione, essendo la maturazione una sindrome di senescenza, sia le CK che le AUX possono esercitare nei suoi confronti un effetto inibitorio e/o ritardante.

Tra i regolatori di crescita, l'SA, se applicato 2-3 settimane prima dell'invaiaitura, si è dimostrato in grado di ritardare lo sviluppo del colore superficiale in bacche della cv Shiraz (Kraeva *et al.*, 1998), in accordo anche con i dati molecolari riportati in Cabernet Sauvignon da Wen *et al.* (2005). Infine, trattamenti con PA (putrescina) effettuati in post-fioritura sono in grado di promuovere la partenocarpia nella cv Delaware (Shiozaki *et al.*, 1998) e quelli con JA (metilgiasmonato), inducendo il distacco dei frutti, sono stati impiegati per facilitare la raccolta meccanica delle uve (González-Herranz *et al.*, 2009).

Considerazioni conclusive e prospettive future

I fitoregolatori e gli inibitori della loro azione sono strumenti a disposizione frutticultori per modulare i processi attivati durante il ciclo riproduttivo. Da un punto di vista scientifico, la disponibilità di informazioni sempre più dettagliate sul genoma (French-Italian consortium, 2007) e lo sviluppo degli approcci trascrittomici (Deluc *et al.*, 2007; Pilati *et al.*, 2007), proteomici (Giribaldi *et al.*, 2007) e metabolomici (Zamboni *et al.* 2010) hanno reso possibile comprendere in modo più dettagliato il ruolo degli ormoni e l'impatto del loro uso sulla morfologia e fisiologia della vite. Questo approccio è di estrema importanza tenendo conto che per quanto attiene alla maturazione della bacca non sono noti mutanti naturali od indotti mostrandoti alterazioni per la biosintesi o la percezione di ormoni. Queste informazioni sono inoltre essenziali per programmare interventi mirati come quelli basati sull'impiego di NAA o BTOA per ritardare l'inizio della maturazione del frutto (fig. 3), e quindi estendere l'epoca di raccolta, senza alterare le caratteristiche organolettiche del frutto (Böttcher *et al.*, 2010a), per ridurre la congestione della cantina al momento della raccolta e sincronizzare l'evento di maturazione nel grappolo. E' ovvio che in questo caso il rovescio della

medaglia può essere quello di esporsi a situazioni climatiche non favorevoli. Tuttavia in alcune stagioni, caratterizzate da temperature sopra la media, vi sono anticipi considerevoli nello sviluppo della bacca e, quindi, questa opportunità può presentare dei notevoli vantaggi. La modifica della lunghezza del rachide rappresenta un'altra opportunità specie in quei vitigni che presentano grappoli eccessivamente compatti e, quindi, suscettibili ad attacchi fungini. Nel considerare gli sviluppi futuri dell'impiego dei fitoregolatori è, tuttavia, utile ricordare che in molti casi il loro impiego è limitato dal costo di sintesi del prodotto. Questo limite ha rinviato per lungo tempo l'impiego dell'ABA che solo recentemente è divenuto commercialmente disponibile a prezzi contenuti. Tuttavia il chiarimento della struttura delle proteine recettoriali dei vari ormoni, ottenuto grazie alle tecniche cristallografiche, e la scoperta di altre biomolecole di piccole dimensioni, attraverso l'analisi delle cosiddette chemical libraries, hanno permesso di ampliare il numero di composti a basso costo che saranno disponibili sul mercato in breve tempo (Kumari e van der Hoorn, 2011). Questo è il caso della pyrabactina, una molecola di sintesi che è in grado di interagire con il recettore dell'ABA e, quindi, costituire la base per disegnare un possibile antagonista (Hao *et al.*, 2010).

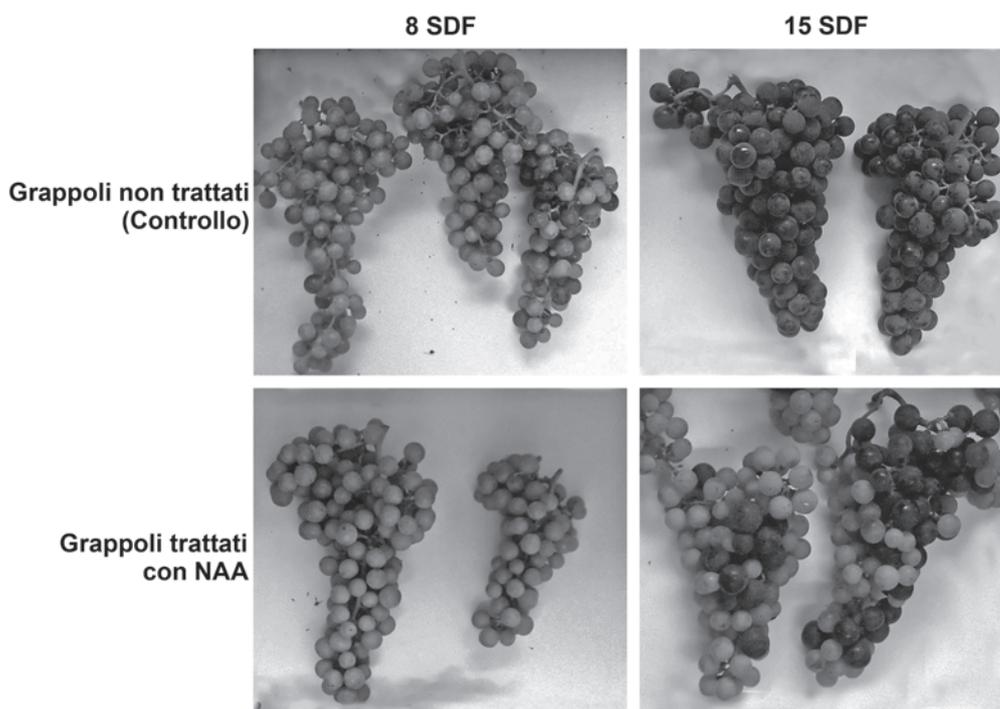


Fig. 3 - Grappoli della cv Merlot trattati con NAA (in basso) paragonati al controllo non trattato (in alto) a 8 (sinistra) e 15 (destra) settimane dopo la fioritura (SDF). Il trattamento è stata eseguito una settimana prima dell'invasatura (7 SDF). Il ritardo di maturazione delle bacche trattate con NAA è ancora visibile quando le uve della tesi del controllo sono state raccolte (15 SDF) (Ziliotto *et al.*, dati non pubblicati).

Fig. 3 - Comparison between NAA-treated (upper panel) and untreated (control - lower panel) Merlot bunches at 8 (left) and 15 (right) weeks after anthesis (WAA). The treatment was performed 1 week before veraison (7 WAA). The delay of berry ripening due to NAA application is still visible when untreated berries were harvested (15 WAA) (Ziliotto *et al.*, unpublished data).

Riassunto

L'applicazione di fitoregolatori in viticoltura può essere efficace nel modulare processi fisiologici importanti per l'ottenimento di una corretta crescita vegetativa della vite e di una produzione quanti-qualitativa ottimale. Tuttavia le informazioni ancora parziali sulla regolazione dei processi fisiologici e l'aleatorietà dei risultati, dovuta alla variabilità delle condizioni pedoclimatiche ed alla diversa natura genetica dei vitigni coltivati, limitano fortemente l'applicazione dei fitoregolatori. Nella presente review si focalizza l'attenzione sui vantaggi e le criticità di applicazioni di fitoregolatori in grado di modulare il decorso del ciclo produttivo della vite.

Parole chiave: bioregolatori, regolatori di crescita, ormoni, ciclo riproduttivo, maturazione della bacca, *Vitis vinifera*.

Bibliografia

BAN T., ISHIMARU M., KOBAYASHI S., SHIOZAKI, S., GOTO-YAMAMOTO N., HORIUCHI S. 2003. *Abscisic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid affect the expression of anthocyanin biosynthetic pathway genes in "Kyoho" grape berries*. J. Hort. Sci. Biotech., 78: 586-589.

BHAT Z., RASHID R. 2011. *Effect of plant regulators on leaf number, leaf area and leaf dry matter in grape*. Not. Sci. Biol., 3: 87-90.

BONGHI C., RAMINA A., GIULIVO C. 2010. *L'applicazione del 3,5,6-TPA in piena fioritura riduce la compattezza del grappolo di Pinot grigio*. Italus Hortus, 17: 49-53.

BOSS P.K., THOMAS M.R. 2002. *Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation*. Nature, 416: 847-850.

BOTONDI R., LODOLA L., MENCARELLI F. 2011. *Postharvest ethylene treatment affects berry dehydration, polyphenol and anthocyanin content by increasing the activity of cell wall enzymes in Aleatico wine grape*. Eur. Food Res. Technol., 232: 679-685.

BÖTTCHER C., BOSS P. K., DAVIES C. 2011. *Acyl substrate preferences of an IAA-amido synthetase account for variations in grape (Vitis vinifera L.) berry ripening caused by different auxinic compounds indicating the importance of auxin conjugation in plant development*. J. Exp. Bot., 62: 4267-4280.

BÖTTCHER C., HARVEY K., FORDE C. G., BOSS P. K., DAVIES, C. 2010a. *Auxin treatment of pre-veraison grape (Vitis vinifera L.) berries both delays ripening and increases the synchronicity of sugar accumulation*. Aust. J. Grape Wine R., 17: 1-8.

BÖTTCHER C., KEYZERS R. A., BOSS P. K., DAVIES C. 2010b. *Sequestration of auxin by the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-1 in grape berry (Vitis vinifera L.) and the proposed role of auxin conjugation during ripening*. J. Exp. Bot., 61: 3615-3625.

BOTTON A., ZIOSI V., BREGOLI A., COSTA G., RAMINA A. 2007. *Il controllo ormonale dell'attività vegetativa e produttiva negli alberi da frutto*. Italus Hortus, 14: 24-36.

CAKIR B., AGASSE A., GAILLARD C., SAUMONNEAU A., DELROT S., ATANASSOVA R. 2003. *A grape ASR protein involved in sugar and abscisic acid signaling*. Plant Cell 15,: 2165-2180.

CASTELLARIN S. D., MATTHEWS M. A., DI GASPERO G., GAMBETTA

G.A. 2007. *Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries*. Planta, 227: 101-112.

CHEVIN C., EL-KEREAMY A., ROUSTAN J.P., LATCHE' A., LAMON J., BOUZAYEN M. 2004. *Ethylene seems required for the berry development and ripening in grape, a non-climacteric fruit*. Plant Sci., 167: 1301-1305.

CHEVIN C., TERRIER N., AGEORGES A., RIBES F., KUAPUNYAKOON T. 2006. *Influence of ethylene on sucrose accumulation in grape berry*. Am. J. Enol. Vitic., 57: 511-513.

COOMBE B.G., HALE C.R. 1973. *The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments*. Plant Physiol., 51: 629-634.

COOMBE B.G. 1992. *Research on development and ripening of the grape berry*. Am. J. Enol. Vitic., 43:101-110.

DAL RI A., PILATI S., VELASCO R., MOSER C., COSTA G., BOSCHETTI A. 2010. *Ethylene production during grape berry development and expression of genes involved in ethylene biosynthesis and response*. Acta Hort., 884:73-80.

DAVIES C. E BÖTTCHER C., 2009. *Hormonal control of grape berry ripening*. In: Roubelakis-Angelakis, Kalliopi A. ed., Grapevine Molecular Physiology & Biotechnology. 2nd ed., Springer Science+Business Media B. V. (Dordrecht Netherlands): 229-261.

DAVIES C., BOSS P.K., ROBINSON S.P. 1997. *Treatment of grape berries, a nonclimacteric fruit with a synthetic auxin, retards ripening and alters the expression of developmentally regulated gene*. Plant Physiol., 115: 1155-1161.

DELUC L.G., GRIMPLET J., WHEATLEY M.D., TILLET R.L., QUILICI D.R., OSBORNE C., SCHOOLEY D.A., SCHLAUCH K.A., CUSHMAN J.C., CRAMER G.R. 2007. *Transcriptomic and metabolite analyses of Cabernet Sauvignon grape berry development*. BMC Genomics, 8: 429

DEYTIEUX-BELLEAU C., GAGNE S., L'HYVERNAY A., DONECHE B., GENY L. 2007. *Possible roles of both abscisic acid and indoleacetic acid in controlling grape berry ripening process*. J. Int Sci. Vigne Vin, 41: 141-148.

EL-KEREAMY A., CHEVIN C., ROUSTAN J., CHEYNIER V., SOUQUET J., MOUTOUNET M., RAYNAL J., FORD C., LATCHÉ A., PECH J., BOUZAYENA M. 2003. *Exogenous ethylene stimulates the long-term expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in grape berries*. Physiol. Plantarum, 119: 175-182.

FREGONI M. (2005). *Fisiologia della vite*. Viticoltura di qualità. Phytoline (Verona) pp. 836

FRENCH-ITALIAN PUBLIC CONSORTIUM FOR GRAPEVINE GENOME CHARACTERIZATION. 2007. *The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla*. Nature, 449: 463-7.

GIRIBALDI M., PERUGINI I., SAUVAGE F.X., SCHUBERT A. 2007. *Analysis of protein changes during grape berry ripening by 2-DE and MALDI-TOF*. Proteomics, 7 : 3154-3170.

GONZALEZ R., VILLALBA V., GONZALEZ M. 2006. *Control of vegetative growth of 'Verdejo' grapevines with ethephon*. In: A. Ramina et al. eds, Advances in Plant Ethylene Research, Springer (Netherlands): 161-163.

GONZALEZ-HERRANZ R., CATHLINE K., FIDELIBUS M.W., BURNS J.K. 2009. *Potential of methyl jasmonate as a harvest aid for "Thompson Seedless" grapes: concentration and time needed for consistent berry loosening*. HortScience, 44: 1330-1333.

HALBROOKS M.C., MORTENSEN J.A. 1988. *Effects of gibberellic acid on berry and seed development in Orlando seedless grape*. HortScience, 23 : 409.

HALE C.R., COOMBE B.G. 1974. *Abscisic acid: an effect on the onset of ripening of grapes (Vitis vinifera L.)*. Roy. Soc. New Zealand B., 12: 831-836

HALE C.R., COOMBE B.G., HAWKER J.S. 1970. *Effects of ethylene and 2-chloroethylphosphonic acid on the ripening of grapes*. Plant Physiol., 45: 620-623.

- HAN D.H., LEE C.H. 2004. *The effects of GA3, CPPU and ABA applications on the quality of kyoho (Vitis vinifera L. x labrusca L.) grape*. Acta Hort., 653:193-197.
- HAO Q., YIN P., YAN C., YUAN X., LI W., ZHANG Z., LIU L., WANG J., YAN N. 2010. *Functional mechanism of the abscisic acid agonist pyrabactin*. J. Biol. Chem., 285: 28946-28952.
- IWASAKI K. 1980. *Effects of bud scale removal, calcium cyanamide, GA3, and ethephon on bud break of 'Muscat of Alexandria' grape (Vitis vinifera L.)*. J. Jpn. Soc. Hortic. Sci., 102: 584-587.
- JEONG S.T., GOTO-YAMAMOTO N., HASHIZUME K., ESAKA M. 2004. *Effect of plant hormones and shading on the accumulation of anthocyanins and the expression of anthocyanin biosynthetic genes in grape berry skins*. Plant Sci., 167: 247-252.
- KATAOKA I., KUBO Y., TOMANA T. 1984. *Effects of temperature, cluster shading and some growth regulators on L-phenylalanine ammonia lyase and anthocyanin accumulation in black grapes*. Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto University 124: 35-44.
- KRAEVA E., ANDARY C., CARBONNEAU A., DELQIRE A. 1998. *Salicylic acid treatment of grape berries retards ripening*. Vitis, 37: 143-144
- KUMARI S., VAN DER HOORN R.A.L. 2011. *A structural biology perspective on bioactive small molecules and their plant targets*. Curr. Opin. Plant Biol., 14: 480-488.
- LAVÉE S., MAY P. 1997. *Dormancy of grapevine buds - facts and speculation*. Aust. J. Grape Wine R., 3:31-46.
- LO GIUDICE D., WOLF T.K., ZOECKLEIN B.W. 2004. *Effects of prohexadione-calcium on grape yield components and fruit and wine composition*. Am. J. Enol. Vitic., 55: 73-83.
- LOUARN G., GUÉDON Y., LECOEUR J., LEBON E. 2007. *Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine cultivars (Vitis vinifera)*. Ann.Bot., 99:425-437.
- LYNN C.D., JENSEN F.L. 1966. *Thinning effects of bloom time Gibberellin sprays on Thompson Seedless table grapes*. Am. J. Enol. Vitic., 17(4): 283-289.
- MATSUSHIMA J., HIRATSUKA S., TANIGUCHI N., WADA R., SUZAKI N. 1989. *Anthocyanin accumulation and sugar content in the skin of grape cultivar 'Olympia' treated with ABA*. J. Jpn. Soc. Hortic. Sci., 58: 551-555.
- NICKELL L.G. 1986. *Effects of N-(2-chloro-4-pyridyl)-N'-phenylurea on grapes and other crops*. Proc. Ann. Meeting - Plant Growth Regul., 13: 236-241.
- OLLAT N., DIAKOU-VERDIN P., CARDE J-P., BARRIEU F., GAUDILLERE J-P., MOING A. 2002. *Grape berry development: a review*. J. Int. Sci. Vigne Vin, 36:109-131.
- PEPPI M.C., FIDELIBUS M.W. 2008. *Effects of forchlorfenuron and abscisic acid on the quality of 'Flame Seedless' grapes*. HortScience, 43: 173-176.
- PILATI S., PERAZZOLLI M., MALOSSINI A., CESTARO A., DEMATTÈ L., FONTANA P., DAL RI A., VIOLA R., VELASCO R., MOSER C. 2007. *Transcriptomic and metabolite analyses of Cabernet Sauvignon grape berry development*. BMC Genomics, 8: 429.
- RADEMACHER W. 2010. *Dealing with plant bioregulators: an industrial view*. Acta Hort., 884: 717-724
- RIZZINI F.M., BONGHI C., CHKAIBAN L., MARTINELLI F. TONUTTI P. 2010. *Effects of postharvest partial dehydration and prolonged treatments with ethylene on transcript profiling in skins of wine grape berries*. Acta Hort., 877: 1099-1104.
- SATO A., YAMADA M., IWANAMI H. 2004. *Quantitative and instrumental measurement of grape flesh texture as affected by gibberellic acid application*. J. Jpn Soc. Hortic. Sci., 73:7-11.
- SHAVRUKOV Y., DRY I., THOMAS M. 2004. *Inflorescence and bunch architecture development in Vitis vinifera L.* Aust. J. Grape Wine R., 10:116-124.
- SHIOZAKI S., OGATA T., HORIUCHI S., ZHUO X. 1998. *Involvement of polyamines in gibberellin-induced development of seedless grape berries*. J. Plant Growth Regul., 25: 187-193.
- SRINIVASAN C., MULLINS G. 1981. *Physiology of flowering in the grapevine - a review*. Aust. J. Grape Wine R., 32: 47-61.
- SUN L., ZHANG M., REN J., QI J., ZHANG G., LENG P. 2010. *Reciprocity between abscisic acid and ethylene at the onset of berry ripening and after harvest*. BMC Plant Biol., 10: 257.
- Symons G.M., Davies C., Shavrukov Y., Dry I.B., Reid J.B., Thomas M.R. 2006. *Grapes on steroids. Brassinosteroids are involved in grape berry ripening*. Plant Phys., 140 : 150-158.
- SZYJEWICZ E., ROSNER N., KLIEWER W.M. 1984. *Ethephon ((2-Chloroethyl) phosphonic acid, Ethrel, CEPA) in viticulture - A Review*. Am. J. Enol. Vitic., 35: 117-123.
- TESNIÈRE C., PRADAL M., EL-KEREAMY A., TORREGROSA L., CHATELET P., ROUSTAN J.P., CHERVIN C. 2004. *Involvement of ethylene signalling in a non-climacteric fruit: new elements regarding the regulation of ADH expression in grapevine*. J. Exp. Bot., 55: 2235-2240.
- TESZLÁK P., GAÁL K., NIKFARDJAM M.S.P. 2005. *Influence of grapevine flower treatment with gibberellic acid (GA3) on polyphenol content of Vitis vinifera L. wine*. Anal. Chim. Acta, 543: 275-281.
- TIAN S.F., WANG Y., DU G., LI Y-X. 2011. *Changes in contents and antioxidant activity of phenolic compounds during gibberellin-induced development in Vitis vinifera L. 'Muscat'*. Acta Physiol. Plant, 33: 2467-2475.
- WEN P.F., CHEN J.Y., KONG W.F., PAN Q.H., WAN S.-B., HUANG W.D. 2005. *Salicylic acid induced the expression of phenylalanine ammonia-lyase gene in grape berry*. Plant Sci., 169: 928-934.
- ZAMBONI, A., DI CARLI, M., GUZZO, F., STOCCHERO, M., ZENONI, S., FERRARINI, A., TONONI, P., KETTI TOFFALI K., DESIDERIO A., LILLEY K.S, PE' M.E., BENVENUTO E., DELLEDONNE M., PEZZOTTI M. 2010. *Identification of putative stage-specific grapevine berry biomarkers and omics data integration into networks*. Plant Physiol., 154: 1439-1459.
- ZHANG D., ZHANG Z., CHEN J., JIA W. 1999. *Specific abscisic acid-binding sites in mesocarp of grape berry: properties and subcellular localization*. J. Plant Physiol., 155: 324-331.