

## La riduzione del vigore delle piante arboree da frutto mediante il portinnesto

Boris Basile<sup>1\*</sup> e Theodore Morris DeJong<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Dipartimento Arboricoltura, Botanica e Patologia Vegetale, Università di Napoli Federico II, via Università 100, 80055 Portici (NA)*

<sup>2</sup>*Department of Plant Sciences, University of California Davis, 1035 Wickson Hall, One Shields Avenue, Davis, CA (USA)*

Ricevuto: 27 agosto 2007; accettato: 2 ottobre 2007

### Reduction of fruit tree vigor induced by rootstocks

**Abstract.** Vegetative propagation of fruit trees has been practiced for several millennia and dwarfing rootstocks have been used to control scion vigor for more than five centuries. The fact that most commercial fruit trees are compound plants comprised of two separate genotypes (the scion selected for fruit and shoot characteristics and the rootstock selected for root characteristics) makes them interesting objects for studying root/shoot interactions in plants. While many intrinsic characteristics of each genotype are maintained even when the two are physiologically and anatomically joined through grafting, there are clear dependencies between roots and shoots of trees and there is much research that documents that the behavior of the shoot can be influenced by the root genotype. But there is less evidence of the root being strongly affected by the shoot except with regard to overall growth such as when the shoot carries a heavy crop load. The size-controlling effect of certain rootstocks in various fruit tree species is perhaps the most intriguing and commercially important example of how genetics of one part (the root) of compound plants can influence the behavior of the other part (the shoot). While there is no debate about the potential of rootstocks to affect the growth and productivity of the scion in compound fruit trees, there is no consensus on the physiological and/or anatomical mechanisms involved in the dwarfing phenomenon. Indeed several theories have focused on various aspects of plant function; the main ones being: scion/rootstock semi-incompatibility, water relations, hormonal interactions, competition for carbohydrates and nutritional interactions. Each of these theories has received some experimentally-based support in selected crops. Scion/rootstock semi-incompatibility is a general mechanism that may be involved in many scion/rootstock combinations and could cause responses that

appear to involve the factors common to the other theories, but none have been documented to be solely responsible for the dwarfing response of scions associated with specific rootstocks. In retrospect it is perhaps unrealistic to think that any single one of these or another theory could be solely responsible for orchestrating all of the complex interactions involved in rootstock-induced vigor reduction of the scion.

**Key words:** graft incompatibility, water relations, hormones, vegetative-reproductive growth competition, nutrients.

### Introduzione

#### *Storia ed importanza economica dei portinnesti nanizzanti*

La capacità di alcuni portinnesti di ridurre il vigore delle piante arboree da frutto è nota da lungo tempo. Già Teofrasto (370-285 a.C.), un discepolo di Aristotele, descrisse un portinnesto in grado di ridurre il vigore delle piante di melo. L'impiego in Europa del portinnesto nanizzante 'Paradiso' è stato per la prima volta descritto dal medico e botanico francese Johannes Ruellius (1474-1537) nella sua opera *De natura stirpium libri tres* (pubblicato nel 1536) (Jackson, 2003). Questo 'Paradiso Francese' si pensa si sia originato in Armenia a partire da *Malus pumila* o da *M. pumila* x *M. sylvestris* (Jackson, 2003). Già a quel tempo, il portinnesto nanizzante 'Paradiso' ('Paradiso Francese') era riportato come distinto dal 'Dolcino' ('Paradiso Inglese'), che era caratterizzato da una capacità nanizzante minore. Nel 1912 un gruppo di ricercatori della East Malling Research Station (Inghilterra) iniziò a raccogliere portinnesti diffusi con i nomi di 'Paradiso' e 'Dolcino' allo scopo di studiarli, identificarli e classificarli. I primi nove portinnesti ad essere classificati e descritti furono identifi-

\* boris.basile@unina.it

cati con numeri romani da I a IX che seguivano la designazione 'EM' (che successivamente divenne 'M'). Il portinnesto che fu classificato come 'EM.IX' era stato selezionato come semenzale nel 1879 in Francia e chiamato 'Paradis Jaune de Metz'. Questo portinnesto, successivamente denominato 'M.9', divenne il protagonista del profondo cambiamento della melicoltura mondiale prima e poi della frutticoltura in generale. Infatti, l'introduzione dei portinnesti nanizzanti ha reso possibile l'ottenimento di piante da frutto di dimensione contenuta, che, potendo essere più facilmente gestibili da terra senza l'impiego di scale, consentono una riduzione dei costi di manodopera necessari per la gestione degli impianti. E' infatti ben noto che in frutticoltura gran parte dei costi annuali di produzione sono riconducibili alla manodopera necessaria per eseguire la potatura, il diradamento e la raccolta dei frutti. Diversi autori (e.g. Loreti e Massai, 2006a) hanno riportato che l'impiego di alcuni portinnesti nanizzanti del pesco hanno ridotto significativamente la quantità di legno rimosso con la potatura (sia estiva che invernale) rispetto ai portinnesti vigorosi. Basile *et al.* (2003a) hanno messo in evidenza una progressiva diminuzione del numero di succhioni del pesco passando da piante innestate su portinnesti vigorosi a quelle su portinnesti nanizzanti. Quindi nel pesco l'impiego dei portinnesti nanizzanti può ridurre i costi di produzione non solo perché consente di ottenere piante più piccole e quindi più facilmente gestibili dal suolo, ma anche perché può ridurre la quantità di interventi cesori necessari per potare ciascun albero.

Negli ultimi 40 anni diversi programmi di miglioramento genetico in tutto il mondo hanno licenziato numerosi portinnesti nanizzanti anche per altre specie arboree da frutto (Webster, 1993; Fideghelli, 2002). Molteplici sono ad esempio i portinnesti nanizzanti oggi disponibili per il ciliegio e tra questi si ricordano: la serie 'GiSelA' (incroci interspecifici nel genere *Prunus*), ottenuta in Germania presso la Justus University di Giessen negli anni sessanta; alcuni portinnesti della serie 'Weiroot' (selezioni di *Prunus cerasus*), ottenuta presso l'università tedesca Weihenstephan; la serie 'GM' (Grand Manille), tra cui si ricordano l' 'Inmil' ('GM9') (ibrido *Prunus incisa* × *P. serrula*), il 'Damil' ('GM61') (selezione di selezione in *Prunus dawyckensis*) ed il 'Camil' ('GM79') (selezione di *Prunus canescens*), ottenuti presso la stazione di ricerca di Gembloux (Belgio). Numerosi sono anche i portinnesti in grado di ridurre il vigore delle piante di pesco (Loreti e Massai, 2006b). Tra questi si ricordano: (a) un gruppo di por-

tinnesti ottenuti presso l'Università di Pisa, tra cui si annoverano il 'PS A5' ed il 'PS A6' (ottenuti tramite selezione di semenzali di *Prunus persica*), il 'Mr.S. 2/5' (ottenuto tramite selezione di semenzali di *Prunus cerasifera*), il 'Sirio' ('I.S. 5/22'), il 'Castore' ('I.S. 5/19') ed il 'Polluce' ('I.S. 5/8') (ottenuti tramite libera impollinazione di GF557); (b) un gruppo di portinnesti ottenuti in Francia presso l'I.N.R.A., tra cui si ricordano il 'GF655-2' (un portinnesto derivante da *Prunus insititia*), il 'Damasco 1869' (un ibrido *Prunus domestica* × *P. spinosa*), l' 'Ishtara' ('Ferciana') [un ibrido (*P. cerasifera* × *P. salicina*) × (*P. cerasifera* × *P. persica*)] ed il 'Julior' ('Ferdor') (un ibrido *P. insititia* × *P. domestica*); (c) un gruppo di portinnesti ottenuti presso la University of California, tra cui si ricordano il 'Controller 5' ('K146-43') ed il 'Controller 9' ('P30-135') (due ibridi *Prunus salicina* × *P. persica*) e lo 'Hiawatha' (un ibrido *P. besseyi* × *P. salicina*); (d) un gruppo di portinnesti ottenuti in Spagna presso il S.I.A.-D.G.A. (Saragozza), tra cui si ricordano il 'Montizo' ed il 'Monpol' (due portinnesti derivanti da *Prunus insititia*). Attualmente sono disponibili portinnesti che riducono il vigore dell'albero anche per altre drupacee quali l'abicocco (Knowles *et al.*, 1994) ed il susino (Webster, 1993). Numerosi programmi di miglioramento genetico finalizzati all'ottenimento di portinnesti nanizzanti per il melo e pero sono attualmente in pieno svolgimento in molti Paesi del mondo (Wertheim, 2002; Vercammen, 2004).

Nonostante alcuni portinnesti nanizzanti per il melo siano conosciuti da molto tempo, la nostra comprensione del meccanismo fisiologico che è alla base della riduzione del vigore delle piante da frutto operata dal portinnesto è ancora incompleta.

Lo scopo della presente *review* è quello di approfondire le conoscenze attualmente disponibili riguardanti gli effetti dei portinnesti nanizzanti sulla crescita delle piante da frutto ed analizzare le principali teorie che cercano di spiegare il meccanismo di riduzione del vigore da essi indotta.

### **Complessità biologica delle piante da frutto innestate ed interazioni portinnesto-nesto**

Gran parte delle piante arboree da frutto attualmente coltivate nel mondo sono costituite da cultivar (nesto) innestate su portinnesti e pertanto sono sistemi biologici complessi. Per questo motivo le relazioni portinnesto-nesto sono state da lungo tempo l'oggetto di numerose ricerche (e.g. Rogers e Beakbane, 1957).

Il portinnesto può influenzare numerosissimi

aspetti della biologia e della fisiologia delle piante da frutto. Tra i diversi effetti che i portinnesti possono indurre sul nastro, la riduzione del vigore è sicuramente tra quelli più affascinanti.

#### *Effetti dei portinnesti nanizzanti sulla crescita vegetativa*

I portinnesti nanizzanti possono influenzare molti aspetti della crescita vegetativa delle piante da frutto. Generalmente i portinnesti nanizzanti determinano una riduzione della dimensione della chioma e dell'altezza dell'albero (Webster e Hollands, 1999; Lliso *et al.*, 2004). La riduzione del vigore da parte del portinnesto è spesso associata, in diverse specie arboree da frutto, ad una diminuzione dell'area della sezione del tronco (AST) (Webster e Hollands, 1999; Loreti e Massai, 2006a). Chiaramente, l'effetto del portinnesto sull'AST è cumulativo e pertanto le differenze tendono ad aumentare col passare del tempo a partire dall'impianto, mentre l'effetto del portinnesto sull'AST non è sempre significativo nei primi anni dopo l'impianto. Ad esempio, in un esperimento effettuato su melo, l'AST di piante innestate su franco è risultata molto simile a quella di piante su 'M.9' durante il primo anno dopo il trapianto (fig. 1), mentre in un altro esperimento, l'AST di piante di pesco innestate sul portinnesto nanizzante 'K146-44' era il 25% di quello di piante innestate sul vigoroso 'Nemaguard'

già pochi mesi dopo il trapianto (Basile *et al.*, 2003b).

I portinnesti nanizzanti determinano una riduzione della crescita dei germogli. Webster (1995) ha riportato che, in piante di melo innestate su 'M.27', la lunghezza finale dei germogli era un quarto di quella di piante innestate sul più vigoroso 'Mac 9'. Weibel *et al.* (2003) hanno misurato una riduzione significativa della lunghezza finale di diversi tipi di germogli in piante di pesco innestate su due portinnesti nanizzanti rispetto a piante innestate su 'Nemaguard' e questo effetto si associava anche ad una riduzione della lunghezza degli internodi di diversi tipi di germogli. Piante di melo di un anno di età innestate su 'M.9' presentavano internodi leggermente, ma significativamente più brevi di piante innestate su franco (tab. 1). Comunque, l'importanza relativa della riduzione della lunghezza dell'internodo nell'intero processo di riduzione del vigore ad opera del portinnesto è ancora dubbia (Webster, 2004). Seleznyova *et al.* (2003), in uno studio su melo in cui erano utilizzati portinnesti/intermediari di diverso vigore, hanno riportato che, nonostante la lunghezza dell'internodo ed il numero di nodi per germoglio diminuissero passando dalle combinazioni più vigorose a quelle più deboli, le differenze nella lunghezza degli internodi tra piante con diverso vigore non erano significative quando i confronti venivano effettuati a parità di numero di nodi per germoglio. Questo sarebbe stato causato dal

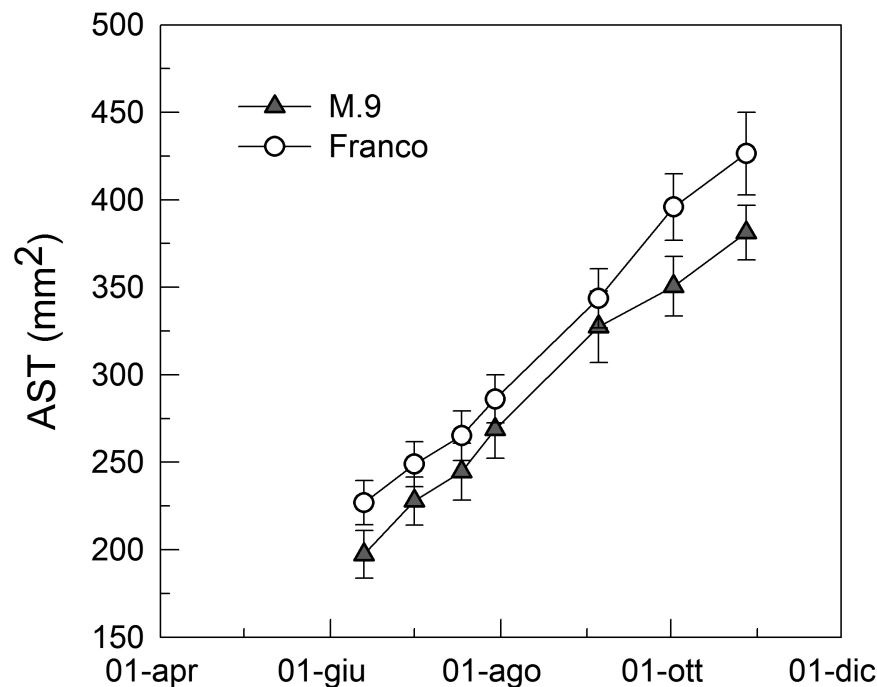


Fig. 1 - Andamento stagionale dell'area della sezione del tronco (AST) in piante di melo, cultivar 'Golden Delicious', innestate su franco e 'M.9'. Le barre indicano gli errori standard della media (Basile dati non pubblicati).

*Fig. 1 - Seasonal pattern of trunk cross-sectional area (AST) for 'Golden Delicious' apple trees grafted on apple seedling and 'M.9' rootstocks. Bars indicate the standard error of the mean (Basile unpublished data).*

Tab. 1 - Lunghezza dei germogli, numero dei nodi per germoglio e lunghezza dell'internodo in piante di melo cultivar 'Golden Delicious' innestate su franco e 'M.9' (Basile, dati non pubblicati).  
 Tab. 1 - Shoot length, number of nodes per shoots, and internode length of 1-year-old 'Golden Delicious' apple trees grafted on apple seedling and on 'M.9' rootstocks (Basile, unpublished data).

Portinnesto	Lunghezza germoglio (cm) <sup>Y</sup>	Numero di nodi per germoglio	Lunghezza internodo (cm)
Franco	108,4a	45,6a	2,4a
'M.9'	90,2b	41,4b	2,1b

<sup>Y</sup>Nella stessa colonna valori seguiti da lettere diverse sono significativamente diverse in accordo con il test di Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

fatto che la lunghezza dei germogli era fortemente correlata con il numero di nodi e quest'ultimo era a sua volta correlato con la lunghezza dell'internodo. In maniera simile, in un esperimento su piante di melo di un anno di età innestate su 'M.9' e franco, il portinnesto non ha influenzato la relazione lineare tra lunghezza del germoglio ed il numero di nodi per germoglio (dati non mostrati). Viceversa per la relazione tra la lunghezza dell'internodo ed il numero di nodi (fig. 2), anche se la forma generale di tale relazione sembra essere stata poco influenzata dal portinnesto, confrontando germogli che presentavano lo stesso numero di

nodi, l'analisi statistica ha messo in evidenza che l'internodo era significativamente maggiore nelle piante su franco per diverse categorie di lunghezza di germoglio (indicate con le frecce in figura 2). Questo risultato sembra in disaccordo con quelli presentati da Seleznyova *et al.* (2003) forse a causa della diversa età degli alberi usati nei due esperimenti.

Anche la lunghezza del periodo di crescita vegetativa può essere ridotta dai portinnesti nanizzanti in melo (Avery, 1969) ed in pesco (Weibel *et al.*, 2003).

Altri due importanti componenti della crescita totale di un albero sono la percentuale di germogliamento e la quantità di germogli anticipati. La percentuale di germogliamento è fortemente influenzata dal soddisfacimento del fabbisogno in freddo e dalla dominanza apicale. Nonostante il fabbisogno in freddo di una pianta da frutto innestata possa essere influenzato dal portinnesto, questo effetto non sembra associato con il vigore del portinnesto (Maneethon *et al.*, 2007). Seleznyova *et al.* (2003) non hanno trovato alcun effetto dei portinnesti nanizzanti di melo sulla percentuale di germogliamento.

I portinnesti nanizzanti possono anche influenzare la quantità di germogli anticipati che vengono emessi. Ad esempio, in pesco il numero di succhioni per albero ed il numero di germogli anticipati prodotti su di

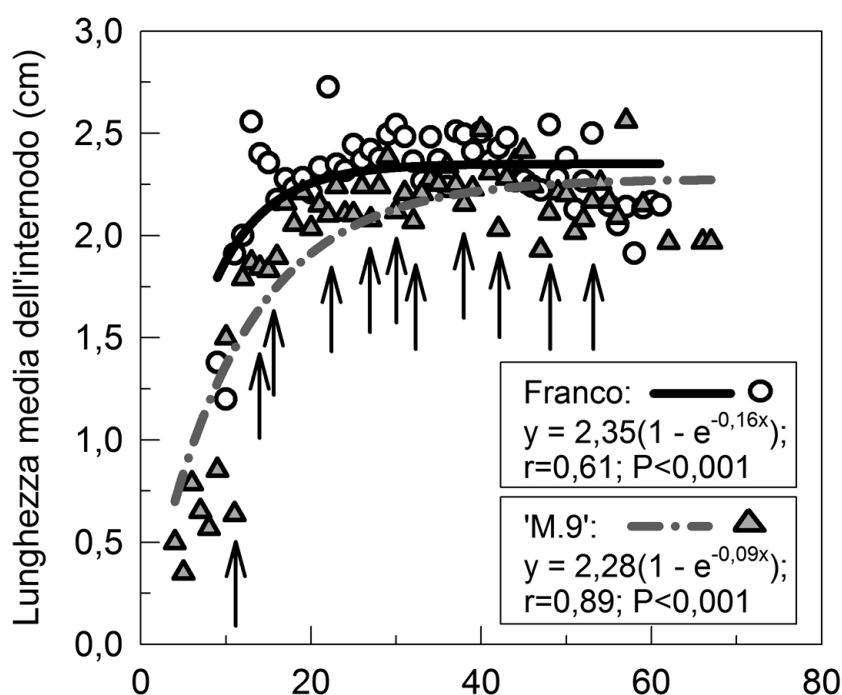


Fig. 2 - Relazione tra la lunghezza media dell'internodo e il numero di nodi per germoglio in piante di melo cultivar 'Golden Delicious' innestate su franco e 'M.9'. Le frecce indicano differenze significative tra i portinnesti secondo l'ANOVA ( $P \leq 0,05$ ) (Basile, dati non pubblicati).

Fig. 2 - Relationships between mean internode length and number of nodes per shoot for 'Golden Delicious' apple trees grafted on apple seedling and 'M.9' rootstocks. Arrows indicate significant differences between rootstocks according to ANOVA ( $P \leq 0,05$ ) (Basile, unpublished data).

Tab. 2 - Numero e lunghezza totale per albero dei succhioni e dei germogli anticipati in piante di pesco della cultivar 'Loadel' innestata su sei portinnesti (dati non pubblicati da Weibel, Johnson e DeJong).

Tab. 2 - Total number and length per tree of watersprouts and sylleptic shoots in 'Loadel' peach trees grafted on six rootstocks (unpublished data from Weibel, Johnson and DeJong).

Portinnesto	Numero totale di germogli per albero <sup>Y</sup>		Lunghezza totale dei germogli per albero (m tree <sup>-1</sup> )		
	Succhioni	Anticipati	Crescita primaria dei succhioni	Germogli anticipati	Crescita totale
'K146-44'	9,4b	94,2c	13,6c	27,7d	41,3d
'K146-43'	13,8b	135,0c	28,2bc	36,6cd	64,8cd
'Hiawatha'	27,4ab	430,9ab	69,8ab	134,3ab	204,1ab
'P30-135'	25,4ab	344,7bc	54,5bc	114,5bc	168,9bc
'K119-50'	35,4a	443,2ab	69,8ab	139,2ab	209,0ab
'Nemaguard'	39,6a	688,6a	103,4a	211,4a	314,8a

<sup>Y</sup>Nella stessa colonna valori seguiti da lettere diverse sono significativamente diverse in accordo con il test di Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

essi è stato significativamente ridotto dai portinnesti più nanizzanti ('K146-44' e 'K146-43') rispetto a 'Nemaguard' (tab. 2). Anche il numero di germogli anticipati per succhione sembra essere stato maggiore nelle piante innestate sul vigoroso 'Nemaguard' rispetto ai portinnesti più deboli (dai dati in tabella 2 si può calcolare che le piante su 'K146-44' e 'K146-43' presentavano circa 10 germogli anticipati per succhione, mentre le piante su 'Nemaguard' ne avevano circa 17). Risultati simili sono stati successivamente ottenuti da Sorce *et al.* (2006) in un confronto tra piante di pesco innestate sul vigoroso 'GF677' e piante innestate sul nanizzante 'Mr.S. 2/5'.

I portinnesti nanizzanti possono anche influenzare fortemente l'architettura della chioma, modificando la proporzione dei diversi tipi di germogli presenti nella chioma in diverse specie da frutto (Seleznova *et al.*, 2003; Sorce *et al.*, 2006).

### Le teorie circa la fisiologia della riduzione del vigore indotta dal portinnesto

Come già precedentemente detto, il meccanismo fisiologico alla base della riduzione del vigore indotta dal portinnesto nelle piante arboree da frutto non è ancora completamente compreso, nonostante i portinnesti nanizzanti siano utilizzati da molto tempo e numerosi studi siano stati condotti allo scopo di chiarire il meccanismo di nanizzazione.

Diverse ipotesi cercano di spiegare la riduzione del vigore utilizzando i meccanismi fisiologici, ma tutte si basano sull'assunto che chioma e apparato radicale si influenzino reciprocamente, a causa delle loro funzioni complementari ed inter-dipendenti. Infatti, la chioma dipende dalle radici per il rifornimento di acqua e nutrienti e contemporaneamente la chioma fornisce

carboidrati all'apparato radicale, mentre entrambi gli organi (chioma e radici) producono composti ormonali che si crede svolgano un importante ruolo nel controllare e/o coordinare le loro attività (Jackson, 2003). Interessanti informazioni circa il meccanismo di nanizzazione indotto dal portinnesto possono essere ottenute in due recenti *review* (Jackson, 2003; Webster, 2004). Queste *review* focalizzano l'attenzione principalmente sui portinnesti nanizzanti di melo e pero, mentre nuove ricerche sono state ultimamente pubblicate su questo argomento. La presente *review* analizzerà le cinque teorie maggiormente accreditate per spiegare la riduzione del vigore indotta dai portinnesti per le diverse specie arboree da frutto: la teoria della disaffinità, la teoria delle relazioni idriche, la teoria ormonale, la teoria della competizione e la teoria nutrizionale. In tabella 3 sono riportate schematicamente le evidenze sperimentali che supportano le diverse teorie in varie specie arboree da frutto.

#### La disaffinità d'innesto

Secondo questa teoria le piante da frutto, costituite da combinazioni necto/portinnesto nanizzanti, sono caratterizzate da disaffinità d'innesto parziale. Gran parte dei fenomeni di disaffinità si verificano entro pochi giorni dopo l'esecuzione dell'innesto, ma in alcuni casi questa si manifesta diversi mesi o diversi anni più tardi. Indipendentemente dal momento in cui i sintomi si evidenziano, la disaffinità è spesso caratterizzata da numerosi tipi di alterazioni nello sviluppo dei tessuti (specialmente a carico dei tessuti di conduzione) e nel punto d'innesto (Salvatierra *et al.*, 1998). Diversi autori hanno proposto che queste anomalie morfologiche al punto d'innesto possono ostacolare il trasporto di acqua, nutrienti, carboidrati ed ormoni attraverso il punto d'innesto (Moing *et al.*, 1990).

Tab. 3 - Evidenze sperimentali a supporto delle cinque teorie relative alla riduzione del vigore indotta dal portinnesto in piante di actinidia, agrumi, ciliegio, melo, olivo e pesco.

Tab. 3 - Experimental evidence supporting the five theories formulated to explain the rootstock-induced vigor reduction in kiwifruit, Citrus, cherry, apple, olive, and peach trees.

Specie	Teoria				
	Disaffinità	Relazioni idriche	Ormonale	Competizione	Nutrizionale
Actinidia	-	9	-	-	-
Agrumi	-	34	27	19	-
Ciliegio	24	13, 24	-	-	-
Melo	33	2, 6, 7, 10, 12, 23	20, 16, 17, 18, 25	1, 11, 14	8, 15, 22, 26
Olivo	-	21, 35	-	-	-
Pesco	28	3, 4, 5, 29, 30	31, 32	-	-

(<sup>1</sup>)Avery, 1969; (<sup>2</sup>)Atkinson *et al.*, 2003; (<sup>3</sup>)Basile *et al.*, 2003a; (<sup>4</sup>)Basile *et al.*, 2003b; (<sup>5</sup>)Basile *et al.*, 2007; (<sup>6</sup>)Beakbane, 1956; (<sup>7</sup>)Beakbane e Thompson, 1939; (<sup>8</sup>)Bukovac *et al.*, 1958; (<sup>9</sup>)Clearwater *et al.*, 2007; (<sup>10</sup>)Cohen e Naor, 2002; (<sup>11</sup>)Costes e García-Villanueva, 2007; (<sup>12</sup>)Giulivo e Bergamini, 1982; (<sup>13</sup>)Gonçalves *et al.*, 2006; (<sup>14</sup>)Jackson, 2003; (<sup>15</sup>)Jones, 1976; (<sup>16</sup>)Kamboj *et al.*, 1997; (<sup>17</sup>)Kamboj *et al.*, 1999a; (<sup>18</sup>)Kamboj *et al.*, 1999b; (<sup>19</sup>)Lliso *et al.*, 2004; (<sup>20</sup>)Lockard e Schneider, 1981; (<sup>21</sup>)Nardini *et al.*, 2006; (<sup>22</sup>)Neilsen e Kappel, 1996; (<sup>23</sup>)Olien e Lakso, 1986; (<sup>24</sup>)Olmstead *et al.*, 2006; (<sup>25</sup>)Richards *et al.*, 1986; (<sup>26</sup>)Ruck e Bolas, 1956; (<sup>27</sup>)Saidha *et al.*, 1983; (<sup>28</sup>)Salvatierra *et al.*, 1998; (<sup>29</sup>)Solari *et al.*, 2006a; (<sup>30</sup>)Solari *et al.*, 2006b; (<sup>31</sup>)Sorice *et al.*, 2002; (<sup>32</sup>)Sorice *et al.*, 2006; (<sup>33</sup>)Soumelidou *et al.*, 1994; (<sup>34</sup>)Syvertsen, 1981; (<sup>35</sup>)Trifilò *et al.*, 2007

Questa ipotesi è supportata da numerosi studi (e.g. Soumelidou *et al.*, 1994) che hanno messo in evidenza che in piante di melo innestate su alcuni portinnesti nanizzanti si verificano importanti anomalie al punto d'innesto (vasi piccoli, tessuto vascolare non rettilineo, presenza di aree necrotiche, ampie aree di floema non conduttrici). Si pensa che i composti fenolici giochino un importante ruolo nel fenomeno della disaffinità d'innesto nelle piante arboree da frutto e che questi possano essere anche implicati nei meccanismi di nanizzazione indotta dal portinnesto, ma il loro ruolo non è ancora chiaro (Lockard e Schneider, 1981). La teoria della disaffinità d'innesto è spesso supportata visivamente dalla presenza di iperplasie immediatamente al di sopra o al di sotto del punto d'innesto. Nella presente *review* l'importanza del punto d'innesto nell'ostacolare il trasporto dell'acqua, nutrienti ed ormoni sarà discussa nelle sezioni dedicate ad altre teorie.

#### Le relazioni idriche

Secondo tale teoria, le piante innestate su portinnesti nanizzanti sono sottoposte a condizioni di stress idrico moderato a causa del ridotto flusso di acqua attraverso il punto d'innesto e/o a causa dell'inefficienza dell'apparato radicale nell'assorbire o trasportare l'acqua. Questa teoria era già stata proposta da Beakbane (1956) ed era supportata dagli studi anatomici di Beakbane e Thompson (1939), i quali avevano osservato che i portinnesti nanizzanti del melo presentavano radici con vasi xilematici in numero minore e con lume più piccolo dei portinnesti vigorosi. Questa

teoria trovò una delle prime conferme sperimentali quando Giulivo e Bergamini (1982) osservarono che piante di melo innestate su 'M.9' e 'M.26' presentavano un potenziale idrico fogliare a mezzogiorno significativamente minore di piante innestate su 'M.11' o su franco. Successivamente, fu anche osservato che alberi di melo innestati su 'M.9' e 'M.26' presentavano a mezzogiorno un potenziale idrico ( $\psi_{stem}$ ) del germoglio significativamente minore rispetto ad alberi su portinnesti vigorosi (Olien e Lakso, 1986). Questi risultati furono successivamente confermati anche da Cohen e Naor (2002). Effetti simili dei portinnesti nanizzanti sullo stato idrico della pianta sono stati anche ottenuti in pesco (Basile *et al.*, 2003a; Solari *et al.*, 2006a) e ciliegio dolce (Gonçalves *et al.*, 2006), ma non in actinidia (Clearwater *et al.*, 2004) ed in olivo (Nardini *et al.*, 2006).

Basile *et al.* (2003a) hanno dimostrato che l'effetto dei portinnesti nanizzanti sulla crescita dei germogli era significativamente correlato con il loro effetto sulla fluttuazione giornaliera del  $\psi_{stem}$  nelle prime fasi del periodo di crescita vegetativa. Il coinvolgimento delle relazioni idriche nel meccanismo di nanizzazione indotta dal portinnesto 'K146-43' in pesco è stato anche dimostrato da esperimenti in cui lo stato idrico della pianta è stato artificialmente modificato riducendo la superficie fogliare traspirante (Solari *et al.*, 2006a). In questi esperimenti, annullando artificialmente le differenze nello stato idrico indotto da portinnesti con diverso vigore, era stato possibile annullare anche le differenze in crescita dei germogli.

E' noto che lo stress idrico può causare una riduzione della fotosintesi netta a causa di limitazioni di tipo stomatico. Solari *et al.* (2006a) hanno dimostrato che le limitazioni di tipo idraulico che caratterizzano il portinnesto nanizzante 'K146-43' determinano nelle piante di pesco una ridotta fotosintesi a causa di limitazioni stomatiche. Quindi sembra plausibile ipotizzare che le limitazioni nello stato idrico delle piante di pesco quando innestate su questo portinnesto nanizzante non influenzano la crescita del nesto solo a causa di un effetto diretto cronico sulla crescita dei germogli, ma anche tramite un effetto indiretto di lungo termine sulla fotosintesi netta, mediato da limitazioni di tipo stomatico. I risultati ottenuti da Gonçalves *et al.* (2006) in ciliegio dolce e quelli di Corelli Grappadelli *et al.* (2001) in pero supportano questa ipotesi.

In letteratura però gli effetti dei portinnesti nanizzanti sulla conduttanza stomatica e sulla fotosintesi netta non sono sempre concordi (Olien e Lakso, 1986; Cohen e Naor, 2002; Lliso *et al.*, 2004) e questo non consente di trarre conclusioni generali circa l'importanza di questi fattori nella riduzione del vigore indotta dal portinnesto nelle piante arboree da frutto.

Olien e Lakso (1986), sulla base di stime indirette della conducibilità idrica del sistema radicale, ipotizzarono che i valori più bassi di  $\psi_{\text{stem}}$  indotti dai portinnesti nanizzanti di melo potessero essere causati dalla bassa conducibilità idrica dell'apparato radicale e/o del punto d'innesto. Questa ipotesi formulata anche da Beakbane (1956) trova supporto in alcuni studi anatomici del sistema vascolare dei portinnesti e dei punti d'innesto. Vecchi studi avevano infatti messo in evidenza che i portinnesti nanizzanti di melo avevano radici con vasi xilematici meno numerosi e di minore diametro rispetto ai portinnesti vigorosi (Beakbane e Thompson, 1939). Inoltre, numerosi studi (e.g. Soumelidou *et al.*, 1994) hanno messo in evidenza che, in corrispondenza del punto d'innesto di piante di melo su portinnesti nanizzanti, si verificano anomalie morfologiche a carico del sistema vascolare. E' quindi ipotizzabile che nelle piante innestate su portinnesti nanizzanti il punto d'innesto possa offrire una significativa resistenza al flusso di acqua (e anche al trasporto di soluti ed ormoni) dall'apparato radicale alla chioma.

Numerosi ricercatori hanno studiato l'efficienza del sistema radicale e del punto di innesto nel trasportare l'acqua in piante arboree da frutto innestate su portinnesti nanizzanti, ma i risultati ottenuti sono spesso diversi a seconda della specie considerata.

Nel melo, le limitazioni idrauliche del sistema

radicale e/o del punto d'innesto sembrano giocare un ruolo importante nel meccanismo di riduzione del vigore indotta dal portinnesto. Cohen e Naor (2002) hanno osservato che lungo il percorso suolo-germoglio la conduttanza idrica specifica (normalizzata per l'area fogliare) era significativamente maggiore in piante di melo innestate su portinnesti vigorosi rispetto a quelle su portinnesti nanizzanti. Inoltre, secondo Atkinson *et al.* (2003) il punto d'innesto sarebbe in grado di spiegare gran parte delle differenze in resistenza idrica descritte da Cohen e Naor (2002) nel percorso suolo-germoglio tra piante di melo innestate su portinnesti di diverso vigore. Atkinson *et al.* (2003) hanno inoltre trovato che la conducibilità idrica di radici sottili di piante autoradicate di 'M.27' risultava pari al 50% di quella delle radici di piante autoradicate di 'MM.106' anche quando era normalizzata per l'area della sezione della radice. Questo risultato è in accordo con gli studi anatomici di Beakbane e Thompson (1939).

Nel pesco la teoria delle relazioni idriche ha trovato supporto in alcuni studi recenti. Basile *et al.* (2003b) hanno riportato che la conduttanza idrica specifica dell'apparato radicale (normalizzata per l'area fogliare) del portinnesto nanizzante 'K146-44' era più bassa del 22% di quella di 'Nemaguard'. Questi risultati sono stati confermati in studi effettuati successivamente su portinnesti simili (Solari *et al.*, 2006b). I risultati di Basile *et al.* (2003b) e Solari *et al.* (2006b) supportano l'ipotesi che, a differenza di quanto riportato per il melo, il punto d'innesto non sembra partecipare in maniera significativa al fenomeno di nanizzazione indotta dal portinnesto in pesco.

La ridotta conduttanza specifica del sistema radicale di questi portinnesti nanizzanti del pesco non sembra dovuta ad un suo insufficiente sviluppo, in quanto Basile *et al.* (2003b) e Solari *et al.* (2006b) hanno mostrato che le piante di pesco innestate su portinnesti nanizzanti tendono a ripartire più sostanza secca all'apparato radicale rispetto a piante su portinnesti vigorosi. Questi studi hanno anche dimostrato che indipendentemente dal portinnesto esiste una relazione lineare positiva tra il rapporto chioma-radici della sostanza secca e il rapporto radici-chioma della conduttanza idrica. Questa relazione ci suggerisce che le piante di pesco innestate su portinnesti nanizzanti compensano parzialmente l'inefficienza del sistema radicale nel trasporto dell'acqua ripartendo più sostanza secca all'apparato radicale.

Se nel pesco l'insufficiente sviluppo dell'apparato radicale rispetto alla superficie fogliare non può spiegare la bassa conduttanza idrica specifica dell'appara-

to radicale di piante innestate su portinnesti nanizzanti, allora questa può essere dovuta a caratteristiche intrinseche del sistema radicale. Basile *et al.* (2007) non hanno trovato alcuna differenza, associata al vigore del portinnesto, nella quantità totale di radici sottili prodotte per unità di superficie di suolo e nell'andamento stagionale di produzione di radici sottili. Gli stessi autori hanno invece osservato che le piante di pesco innestate su 'K146-43' presentavano radici non strutturali significativamente più spesse rispetto a piante su portinnesti più vigorosi e questo potrebbe essere associato alla maggiore resistenza idrica dell'apparato radicale di questo portinnesto. Anche altri aspetti morfologici legati alle radici fini, quali una maggiore lunghezza specifica radicale (lunghezza radicale per unità di peso secco), caratterizzano le piante di pesco innestate su portinnesti poco vigorosi (Basile *et al.*, 2007).

Risultati simili a quelli descritti per il pesco sono stati ottenuti anche per alcuni portinnesti nanizzanti degli agrumi (Syvertsen, 1981), che presentavano un apparato radicale caratterizzato da una più bassa conducibilità idrica rispetto a portinnesti vigorosi.

Nardini *et al.* (2006) hanno messo a confronto le relazioni idriche di piante di olivo innestate su un portinnesto vigoroso ed uno nanizzante. Gli autori hanno riportato che non esistevano differenze tra loro circa la conduttanza idrica specifica (normalizzata per l'area fogliare) dell'apparato radicale e ciò si era tradotto nella mancanza di differenze anche per il potenziale idrico fogliare e per la traspirazione. Gli autori sostengono che limitazioni di tipo idraulico svolgono un ruolo importante nella riduzione del vigore indotta dal nanizzante nelle piante di olivo. In un successivo studio effettuato sullo stesso materiale vegetale (Trifilò *et al.*, 2007) il portinnesto nanizzante ha indotto la produzione di vasi xilematici più brevi e con lume più stretto, ma allo stesso tempo ha determinato un incremento del 25% della densità dei vasi xilematici (numero di vasi per unità di area della sezione trasversale). Questi due effetti sembrano compensarsi tra di loro e quindi la capacità potenziale del sistema xilematico di trasportare acqua alle foglie non sembra essere stata influenzata dal portinnesto nanizzante. In un successivo esperimento sempre con gli stessi portinnesti di olivo, Gascó *et al.* (2007) hanno messo in evidenza che la resistenza idrica del punto d'innesto di piante adulte su un portinnesto nanizzante non sembra svolgere in olivo alcun ruolo importante nel meccanismo della riduzione del vigore da parte del portinnesto.

Gonçalves *et al.* (2007) hanno riportato che il

sistema radicale di portinnesti nanizzanti del ciliegio dolce ('GiSela 5') presentava vasi xilematici più piccoli ed un rapporto tra spessore xilema/floema minore rispetto ai portinnesti vigorosi ed hanno ipotizzato che questo potesse diminuire la conduttanza idrica di questi portinnesti. Olmstead *et al.* (2006) trovarono invece che nel punto d'innesto di piante di ciliegio dolce innestato su 'GiSela 5' erano presenti vasi xilematici più piccoli, orientati irregolarmente ed in minor quantità rispetto a piante costituite da combinazioni d'innesto più vigorose.

Clearwater *et al.* (2004) hanno osservato che piante di actinidia innestate su portinnesti nanizzanti presentavano lungo il percorso suolo-germoglio una conduttanza idrica maggiore rispetto a piante su portinnesti vigorosi. In questa specie il punto d'innesto non sembra limitare il flusso di acqua anche quando si usano portinnesti nanizzanti (Clearwater *et al.*, 2004) che invece possono ritardare di diverse settimane dal germogliamento nell'aumento della pressione radicale (Clearwater *et al.*, 2007).

#### *Il ruolo degli ormoni*

Le crescite degli organi epigei ed ipogei si influenzano l'un l'altra tramite una serie complessa di anelli di retroazione. La teoria ormonale della riduzione del vigore è basata sull'assunto che i fitormoni rappresentano segnali endogeni di lunga distanza tra organi diversi (radice-chioma, chioma-radice). Lockard e Schneider (1981) hanno supportato questa teoria ipotizzando un meccanismo in cui intervenivano due tipi di ormoni: le auxine e le citochinine. Secondo questi autori, la quantità di auxine attive che raggiunge il sistema radicale ha un effetto diretto sulla crescita radicale, sul metabolismo ed anche sulla biosintesi delle citochinine. In modo simile, la quantità di citochinine che raggiunge la chioma si pensa influenzi direttamente la crescita dei germogli e quindi la quantità di auxine sintetizzate e traslocate verso l'apparato radicale. Sulla base di questo schema teorico, Lockard e Schneider (1981) ipotizzarono che i portinnesti nanizzanti del melo presentassero uno strato corticale con una minore capacità di trasporto delle auxine rispetto ai portinnesti più vigorosi. Secondo la loro ipotesi, la minore quantità di auxine che raggiunge l'apparato radicale delle piante di melo innestate su portinnesti nanizzanti influenzerebbe la crescita radicale, la produzione di citochinine e di conseguenza anche la crescita dei germogli.

L'ipotesi di Lockard e Schneider (1981) aveva trovato supporto in studi precedenti che avevano dimostrato che, innestando un anello di corteccia prelevato



da un portinnesto nanizzante su un albero di melo costituito da una combinazione nesto/portinnesto vigorosa, si induceva nanismo come se la pianta fosse innestata sul portinnesto nanizzante (Lockard e Schneider, 1981). Questo suggeriva che nel melo l'organo sede del processo di nanizzazione era proprio lo strato corticale. Comunque gli stessi Lockard e Schneider (1981) ammettevano che non tutti i dati sperimentali da loro raccolti potevano essere completamente spiegati dalla teoria ormonale che avevano postulato. Inoltre, in molte drupacee, se i portinnesti nanizzanti sono utilizzati come intermediari, questi non sono in grado di indurre nanizzazione del nesto e ciò suggerisce che forse per le drupacee lo strato corticale non è l'organo necessario affinché la riduzione del vigore del nesto venga indotta dal portinnesto (Webster, 2004).

Studi successivi hanno fornito evidenze sperimentali che il portinnesto nanizzante del melo 'M.9' è caratterizzato da un minore trasporto basipeto di auxine rispetto ai portinnesti più vigorosi (Kamboj *et al.*, 1997). Kamboj *et al.* (1999a) hanno misurato minori concentrazioni di citochinine nell'essudato radicale e nella linfa grezza dei germogli nei portinnesti nanizzanti del melo rispetto a quelli vigorosi. Risultati simili sono stati ottenuti in arancio (Saidha *et al.*, 1983) e pesco (Sorice *et al.*, 2002). Inoltre, Sorice *et al.* (2006) hanno messo in evidenza che la maggiore produzione di germogli anticipati che si verifica in piante di pesco innestate sul portinnesto vigoroso 'GF677' era associata ad una maggiore concentrazione di auxine nelle gemme ascellari rispetto a piante innestate sul meno vigoroso 'Mr.S. 2/5'.

Oltre alle auxine e alle citochinine, anche l'acido abscissico sembra coinvolto nel meccanismo di riduzione del vigore indotta dal portinnesto. Kamboj *et al.* (1999b) hanno osservato che nella parte epigea di piante non innestate lo strato corticale dei portinnesti nanizzanti del melo presentava una maggiore concentrazione di acido abscissico (e un più alto rapporto di concentrazioni acido-abscissico : acido-indolacetico) rispetto ai portinnesti vigorosi, facendo ipotizzare che l'acido abscissico possa ridurre il flusso polare basipeto delle auxine.

Altri studi hanno suggerito che anche le gibberelline possono svolgere un ruolo importante nel meccanismo della riduzione del vigore indotta dai portinnesti del melo (Richards *et al.*, 1986). Comunque il modo in cui i portinnesti nanizzanti modificano il funzionamento di questa famiglia di fitormoni non è ancora chiaro (Webster, 2004).

Gli ormoni controllano anche i fenomeni di dominanza apicale. Come visto in precedenza i portinnesti nanizzanti sembrano influenzare la crescita dei germogli anticipati in pesco (Sorice *et al.*, 2006) (tab. 2) e questo sembrerebbe supportare in qualche modo la teoria ormonale.

Pernice *et al.* (2006) hanno messo alla prova la teoria ormonale in piante di pesco innestate su un gruppo di portinnesti nanizzanti già noti per essere in grado di alterare le relazioni idriche delle piante (Basile *et al.*, 2003a, b; Solari *et al.*, 2006a, b). Gli autori hanno imposto artificialmente alle piante una riduzione del rapporto chioma/radici tramite potatura della parte aerea poco prima della ripresa vegetativa. I risultati hanno messo in evidenza che il drastico trattamento di potatura aveva annullato le differenze di crescita dei germogli in primavera tra piante innestate su portinnesti con diverso vigore (indicando che non esiste una differenza nel controllo ormonale intrinseco tra i diversi portinnesti confrontati nel loro studio).

Anche Lliso *et al.* (2004) hanno verificato la teoria ormonale in piante di arancio innestate su portinnesti con diverso vigore, sia misurando la concentrazione di gibberelline in germogli estivi, sia tramite trattamenti con diverse sostanze ormonali esogene, escludendo il coinvolgimento degli ormoni nel meccanismo della riduzione del vigore di tali portinnesti.

Come per altre teorie ormonali relative alla crescita e allo sviluppo delle piante, è molto difficile assegnare relazioni di causa-effetto tra questi fenomeni. Infatti, se un qualsiasi fattore determina una modifica del vigore del nesto, ci si aspetta comunque, come conseguenza di questa modifica del vigore, un aumento o una riduzione della concentrazione o del trasporto di ormoni. Quindi, le correlazioni tra le modifiche del vigore e quelle della concentrazione e/o del trasporto di ormoni non implicano necessariamente un rapporto di causalità, a meno che la manipolazione di ormoni possa essere utilizzata per invertire le risposte, ma questo è molto difficile da ottenere con la riduzione del vigore indotta dai portinnesti.

#### *Le competizioni tra organi*

Questa teoria si basa sull'assunto che la crescita finale dei diversi organi dell'albero da frutto è il risultato di una complessa rete di competizioni tra ciascun organo in crescita. Numerosi studi hanno messo in evidenza che i portinnesti nanizzanti possono anticipare l'entrata in produzione delle piante da frutto (Webster e Hollands, 1999). Sulla base di queste osservazioni, la teoria della competizione asserisce che in alcuni casi la riduzione del vigore indotta dal

portinnesto è causata dalla precoce entrata in produzione che indirettamente controllerebbe la crescita vegetativa.

Questa teoria è supportata da diversi studi. Ad esempio, Jackson (2003) ha descritto alcuni risultati ottenuti da Barlow e Smith presso la stazione sperimentale di East Malling Research nei primi anni settanta. In questo esperimento gli autori studiarono piante di melo di 13 anni innestate su 'M.9' e su 'M.16' confrontando in entrambe le combinazioni d'innesto piante sottoposte ogni anno alla rimozione completa dei fiori e piante lasciate fruttificare normalmente. I loro risultati suggeriscono che la competizione tra attività vegetativa e riproduttiva è maggiore nelle piante innestate su portinnesti nanizzanti.

La crescita di germogli di alberi innestati su portinnesti nanizzanti (es. M9) termina prima di quella di alberi innestati su portinnesti più vigorosi (es. M2) (Avery, 1969). Tuttavia questa differenza diminuisce se si rimuovono i fiori, quindi i frutti, negli alberi innestati su portinnesti deboli.

Lliso *et al.* (2004) hanno studiato il meccanismo della riduzione del vigore in piante di arancio innestate su due portinnesti nanizzanti ('F&A 418' e '#23') utilizzando il portinnesto non nanizzante '#24' come controllo. Gran parte dei loro risultati sembra essere in linea con la teoria della competizione. Infatti gli autori hanno osservato che: (a) l'efficienza produttiva aumentava all'aumentare della capacità del portinnesto di ridurre il vigore; (b) l'eliminazione dei frutti nelle piante innestate sui portinnesti nanizzanti ha fortemente stimolato la crescita vegetativa; (c) la concentrazione di saccarosio nei frutti e nelle radici sottili era significativamente maggiore nelle piante su portinnesti nanizzanti rispetto a quelle sui portinnesti più vigorosi (la fotosintesi netta non era invece risultata influenzata dal portinnesto). Nello stesso lavoro gli autori hanno presentato dati che sembrano escludere un qualsiasi coinvolgimento importante degli ormoni nel meccanismo di riduzione del vigore di tali portinnesti.

Recentemente, Costes e García-Villanueva (2007), in uno studio sull'architettura della chioma, hanno messo a confronto la crescita vegetativa di piante autoradicate di melo e piante della stessa cultivar innestate su 'M.9' tre anni dopo la loro messa a dimora. L'innesto su 'M.9' ha aumentato significativamente la percentuale di induzione a fiore delle gemme e l'effetto di tale portinnesto sulla crescita vegetativa e sull'architettura della chioma è comparso solo dopo che le piante hanno fiorito per la prima volta.

La teoria della competizione non sembra però in grado di spiegare la riduzione del vigore di alcune

combinazioni neso/portinnesto. Webster (1995) sostiene che la relazione tra capacità di un portinnesto di ridurre il vigore e quella di indurre una precoce entrata in produzione non sono sempre associate. Ad esempio l'autore riporta i casi del 'M.25', un portinnesto vigoroso del melo che induce una precoce entrata in produzione, o il caso dei portinnesti nanizzanti del ciliegio dolce 'Inmil' ('GM.9') e 'Damil' ('GM.61/1') che, invece, non inducono anticipi nell'entrata in produzione. La capacità del portinnesto di indurre una precoce entrata in produzione e quella di ridurre il vigore sono due importanti caratteristiche in quanto entrambe hanno importanti ripercussioni economiche. Quindi, in molti programmi di miglioramento genetico, i *breeder* considerano positivamente questi caratteri in fase di selezione e pertanto un genotipo che presenta entrambe queste caratteristiche ha elevate probabilità di essere selezionato. E' necessario quindi considerare che l'effetto del portinnesto sul vigore non è necessariamente associato ad un anticipo della entrata in produzione.

#### *Gli aspetti nutrizionali*

Secondo la teoria nutrizionale i portinnesti nanizzanti riducono il vigore delle piante arboree da frutto inducendo una minore disponibilità di nutrienti per la crescita. Diversi studi hanno messo in evidenza che lo stato nutrizionale della pianta era influenzato dai portinnesti nanizzanti (Neilsen e Kappel, 1996). Questo stato nutrizionale modificato può essere causato da una ridotta capacità dell'apparato radicale di assorbire i nutrienti e/o da un'inefficienza del sistema portinnesto-punto d'innesto nel trasportare i nutrienti al neso. L'ipotesi che i portinnesti nanizzanti abbiano una minore capacità di assorbimento dei nutrienti è stata supportata da Bukovac *et al.* (1958), i quali hanno messo in evidenza che piante autoradicate di 'M.7' e 'M.9' assorbivano meno  $^{32}\text{P}$  rispetto alle talee di 'M.16' e ai semenzali della cultivar 'Delicious'. Risultati simili erano stati ottenuti quando gli autori misero a confronto l'assorbimento di  $^{32}\text{P}$  e  $^{45}\text{Ca}$  di piante di melo della cultivar 'McIntosh' innestate su portinnesti vigorosi e nanizzanti. I loro risultati sembravano escludere l'ipotesi che il punto d'innesto fosse responsabile di un minore trasporto dei nutrienti al neso, in quanto non si realizza alcun accumulo significativo di  $^{32}\text{P}$  e  $^{45}\text{Ca}$  nel punto d'innesto. Ruck e Bolas (1956) osservarono che le differenze di crescita tra il portinnesto vigoroso 'Crab C' e il portinnesto nanizzante 'M.9' diventavano significativamente maggiori quando le piante erano allevate in condizioni di bassa disponibilità di azoto.

Il punto d'innesto di piante innestate su portinnesti nanizzanti è stato anch'esso considerato responsabile della riduzione del trasporto dei nutrienti verso il nesto. Per esempio Jones (1976) ha correlato la riduzione del vigore da parte di portinnesti ed intermediari del melo con una minore concentrazione di soluti nella linfa raccolta al di sopra del punto d'innesto rispetto a quella raccolta al di sotto di questo. Comunque, Webster (2004) in una delle sue *review* solleva dei dubbi su questa ipotesi facendo riferimento a dati non pubblicati raccolti alla stazione sperimentale di East-Malling da Else, che dimostrerebbero che la riduzione della concentrazione di soluti ad opera del punto d'innesto di piante di melo su portinnesti nanizzanti si verifica solo quando le misure si effettuano a basse velocità del flusso linfatico, mentre a valori della velocità di flusso compatibili con la traspirazione di un albero questa diluizione dei nutrienti nella linfa non si verifica. Gli studi relativi all'effetto dei portinnesti nanizzanti sullo stato nutrizionale delle piante sono spesso in disaccordo. Webster (2004) ha assegnato questa variabilità dei risultati ottenuti a differenze nel materiale vegetale (diverse specie, cultivar), nell'età delle piante e a problemi metodologici.

## Conclusioni

Diverse teorie sono state proposte per spiegare il meccanismo coinvolto nella riduzione del vigore del nesto indotta da determinati portinnesti in varie specie arboree da frutto. Molte teorie sono supportate da dati sperimentali in diverse specie, ma è dimostrato che nessuna di esse è l'unico meccanismo coinvolto, escludendo le altre. Sebbene l'affinità d'innesto sia un requisito fondamentale per ciascuna combinazione nesto/portinnesto commercialmente accettabile, ciò non esclude che qualche tipo di disaffinità parziale in grado di modificare il trasporto di acqua, nutrienti, carboidrati o ormoni attraverso il punto d'innesto, possa essere coinvolto nel processo di riduzione del vigore indotta dal portinnesto. E' difficile assegnare un rapporto di tipo causa-effetto alla regolazione ormonale della crescita del nesto ad opera del portinnesto, in quanto se esiste una limitazione della crescita del nesto dovuta ad alterazioni delle relazioni idriche o nutrizionali indotte dal portinnesto, è molto probabile che le chiome meno vigorose presentino anche concentrazioni più basse degli ormoni che stimolano la crescita. Una delle limitazioni di gran parte della ricerca effettuata sui meccanismi funzionali coinvolti nella riduzione del vigore indotta dal portinnesto è la mancanza di studi più ampi che considerino dei

potenziali meccanismi multipli in modo da sviluppare teorie unificate. Forse è necessaria una più ampia comprensione generale delle interazioni chioma/radici e dei fattori che controllano la crescita e lo sviluppo dell'albero prima di poter migliorare la nostra comprensione dei meccanismi coinvolti nella riduzione del vigore indotta dal portinnesto in determinate combinazioni d'innesto. Sulla base delle ricerche finora svolte, sembra possibile che i meccanismi primari coinvolti varino sostanzialmente tra le diverse specie arboree da frutto e tra i diversi genotipi del nesto e del portinnesto.

## Riassunto

Il meccanismo fisiologico che è alla base della riduzione del vigore indotta dal portinnesto nelle piante arboree da frutto è ancora oggi non completamente compreso, nonostante l'uso dei portinnesti nanizzanti sia diffuso da più di cinque secoli e molta ricerca su questo argomento sia stata effettuata dagli inizi del secolo scorso fino ad oggi. Nella presente *review* saranno analizzate le cinque principali teorie che oggi sono considerate in grado di spiegare questo affascinante fenomeno in alcune delle più importanti specie arboree da frutto: la teoria della disaffinità, la teoria delle relazioni idriche, la teoria ormonale, la teoria della competizione e la teoria nutrizionale.

**Parole chiave:** disaffinità d'innesto, relazioni idriche, ormoni, competizione vegeto-produttiva, nutrienti.

## Bibliografia

- ATKINSON C.J., ELSE M.A., TAYLOR L., DOVER C.J., 2003. *Root and stem hydraulic conductivity as determinants of growth potential in grafted trees of apple (Malus pumila Mill.)*. Journal of Experimental Botany, 54(385): 1221-1229.
- AVERY D.J., 1969. *Comparisons of fruiting and deblossomed maiden apple trees, and of non-fruiting trees on a dwarfing and an invigorating rootstock*. New Phytologist, 68: 323-336.
- BASILE B., MARSAL J., DEJONG T.M., 2003a. *Daily shoot extension growth of peach trees growing on rootstocks that reduce scion growth is related to daily dynamics of stem water potential*. Tree Physiology, 23: 695-704.
- BASILE B., MARSAL J., SOLARI L.I., TYREE M.T., BRYLA D.R., DEJONG T.M., 2003b. *Hydraulic conductance of peach trees grafted on rootstocks with differing size-controlling potentials*. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 78: 768-774.
- BASILE B., BRYLA D.R., SALSMAN M.L., MARSAL J., CIRILLO C., JOHNSON R.S., DEJONG T.M., 2007. *Growth patterns and morphology of fine roots of size-controlling and invigorating peach rootstocks*. Tree Physiology, 27: 231-241.
- BEAKBANE A.B., 1956. *Possible mechanisms of rootstock effect*. Annals of Applied Biology, 44: 517-521.
- BEAKBANE A.B., THOMPSON E.C., 1939. *Anatomical studies of*

- stems and roots of hardy fruit trees. II. The internal structure of the roots of some vigorous and some dwarfing apple rootstocks, and the correlation of structure with vigour. *Journal of Pomology and Horticultural Science*, 17: 141-149.
- BUKOVAC M.J., WITTWER S.H., TUKEY H.B., 1958. Effect of stock-scion interrelationships on the transport of  $^{32}\text{P}$  and  $^{45}\text{Ca}$  in the apple. *Journal of Horticultural Science*, 33: 145-152.
- CLEARWATER M.J., LOWE R.G., HOFSTEE B.J., BARCLAY C., MANDEMAKER A.J., BLATTMANN P., 2004. Hydraulic conductance and rootstock effects in grafted vines of kiwifruit. *Journal of Experimental Botany*, 55(401): 1371-1382.
- CLEARWATER M.J., BLATTMANN P., LUO Z., LOWE R.G., 2007. Control of scion vigour by kiwifruit rootstocks is correlated with spring root pressure phenology. *Journal of Experimental Botany*, 58(7): 1741-1751.
- COHEN S., NAOR A., 2002. The effect of three rootstocks on water use, canopy conductance and hydraulic parameters of apple trees and predicting canopy from hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment*, 25: 17-28.
- CORELLI GRAPADELLI L., MUSACCHI S., MAGNANINI E. 2001. Single leaf and whole canopy gas exchange of pear as affected by graft incompatibility. *Acta Horticulturae*, 557: 377-384.
- COSTES E., GARCÍA-VILLANUEVA E., 2007. Clarifying the effects of dwarfing rootstock on vegetative and reproductive growth during tree development: a study on apple trees. *Annals of Botany*, 100: 347-357.
- FIDEGHELLI C., 2002. The Italian national peach breeding project. *Acta Horticulturae*, 592: 73-79.
- GASCÓ A., NARDINI A., RAIMONDO F., GORTAN E., MOTISI A., LO GULLO M.A., SALLEO S., 2007. Hydraulic kinetics of the graft union in different *Olea europaea* L. scion/rootstock combinations. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 245-250.
- GIULIVO C., BERGAMINI A., 1982. Effect of rootstock-scion combination on water balance of apple tree, cv Golden Delicious. Abstracts Vol. 1, 21<sup>st</sup> International Horticultural Congress, Hamburg (Germany) 29<sup>th</sup> August-4<sup>th</sup> September: 1264.
- GONÇALVES B., MOUTINHO-PEREIRA J., SANTOS A., SILVA A.P., BACELAR E., CORREIA C., ROSA E., 2006. Scion-rootstock interaction affects the physiology and fruit quality of sweet cherry. *Tree Physiology*, 26(1): 93-104.
- GONÇALVES B., CORREIA C.M., SILVA A.P., BACELAR E.A., SANTOS A., FERREIRA H., MOUTINHO-PEREIRA J.M., 2007. Variation in xylem structure and function in roots and stems of scion-rootstock combinations of sweet cherry tree (*Prunus avium* L.). *Trees - Structure and Function*, 21: 121-130.
- JACKSON J.E., 2003. *The Biology of Apples and Pears*. Cambridge University Press (Cambridge, United Kingdom), pp. 500.
- JONES O.P., 1976. Effect of dwarfing interstocks on xylem sap composition in apple trees: effect on nitrogen, potassium, phosphorus, calcium and magnesium content. *Annals of Botany*, 40: 1231-1235.
- KAMBOJ J.S., BROWNING G., QUINLAN J.D., BLAKE P.S., BAKER D.A., 1997. Polar transport of [3H]-IAA in apical shoot segments of different apple rootstocks. *Journal of Horticultural Science*, 72: 773-780.
- KAMBOJ J.S., BLAKE P.S., QUINLAN J.D., BAKER D.A., 1999a. Identification and quantification by GC-MS of zeatin and zeatin riboside in xylem sap from rootstock and scion of grafted apple trees. *Plant Growth Regulation*, 28: 199-205.
- KAMBOJ J.S., BROWNING G., BLAKE P.S., QUINLAN J.D., BAKER D.A., 1999b. GC-MS-SIM analysis of abscisic acid and indole-3-acetic acid in shoot bark of apple rootstocks. *Plant Growth Regulation*, 28: 21-27.
- KNOWLES S.E., MCLAREN G. F., GLUCINA P. G., ALSPACH P., 1994. Performance of 'Sundrop' apricot on 23 rootstocks. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 22: 419-430.
- LLISO I., FORNER J.B., TALÓN M., 2004. The dwarfing mechanism of citrus rootstocks F&A 418 and #23 is related to competition between vegetative and reproductive growth. *Tree Physiology*, 24: 225-232.
- LOCKARD R.G., SCHNEIDER G.W., 1981. Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple. *Horticultural Reviews*, 2: 315-375.
- LORETI F., MASSAI R., 2006a. Bioagronomic evaluation of peach rootstocks by the Italian MiPAF targeted project. *Acta Horticulturae*, 713: 295-302.
- LORETI F., MASSAI R., 2006b. State of the art on peach rootstocks and orchard systems. *Acta Horticulturae*, 713: 253-268.
- MANEETHON S., KOZAI N., BEPPU K., KATAOKA I., 2007. Rootstock effect on budburst of 'Premier' low-chill peach cultivar. *Scientia Horticulturae*, 111: 406-408.
- MOING A., CARBONNE F., GAUDILLÈRE J.P., 1990. Growth and carbon partitioning in compatible and incompatible peach/plum grafts. *Physiologia Plantarum* 79 (3): 540-546.
- NARDINI A., GASCÓ A., RAIMONDO F., GORTAN E., LO GULLO M.A., CARUSO T., SALLEO S., 2006. Is rootstock-induced dwarfing in olive an effect of reduced plant hydraulic efficiency? *Tree Physiology*, 26: 1137-1144.
- NEILSEN G., KAPPEL F., 1996. 'Bing' sweet cherry leaf nutrition is affected by rootstock. *HortScience*, 31(7): 1169-1172.
- OLIEN W.C., LAKSO A.N., 1986. Effect of rootstock on apple (*Malus domestica*) tree water relations. *Physiologia Plantarum*, 67: 421-430.
- OLMSTEAD M.A., LANG N.S., EWERS F.W., OWENS S.A., 2006. Xylem vessel anatomy of sweet cherries grafted onto dwarfing and nondwarfing rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(5): 577-585.
- PERNICE F., SOLARI L., DEJONG T.M., 2006. Comparison of growth potentials of epicormic shoots of nectarine trees grown on size-controlling and vigorous rootstocks. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 81(2): 211-218.
- RICHARDS D., THOMPSON W.K., PHARIS R.P., 1986. The Influence of dwarfing interstocks on the distribution and metabolism of xylem-applied [ $^3\text{H}$ ]gibberellin A<sub>4</sub> in apple. *Plant Physiology*, 82: 1090-1095.
- ROGERS W.S., BEAKBANE A.B., 1957. Stock and scion relations. *Annual Review of Plant Physiology*, 8: 217-236.
- RUCK H.C., BOLAS B.D., 1956. *Studies in the Comparative Physiology of Apple Rootstocks. I. The Effect of Nitrogen on the Growth and Assimilation of Mailing*. *Annals of Botany*, 20: 57-68.
- SAIDHA T., GOLDSCHMIDT E.E., MONSELISE S.P., 1983. Endogenous growth regulators in tracheal sap of citrus. *HortScience*, 18(2): 231-232.
- SALVATIERRA M.A., GEMMA H., IWAHORI S., 1998. Partitioning of carbohydrates and development in the graft union of peaches grafted on *Prunus tomentosa* Thunb. rootstock. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 67: 175-182.
- SELEZNYOVA A.N., THORP T.G., WHITE M., TUSTIN S., COSTES E., 2003. Application of architectural analysis and AmaPmod methodology to study dwarfing phenomenon: the branch structure of 'Royal Gala' apple grafted on dwarfing and non-dwarfing rootstock/interstock combinations. *Annals of Botany*, 91: 665-672.
- SOLARI L.I., JOHNSON S., DEJONG T.M., 2006a. Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. *Tree Physiology*, 26: 1333-1341.
- SOLARI L.I., JOHNSON S., DEJONG T.M., 2006b. Hydraulic conductance characteristics of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks are related to biomass production and distribution. *Tree Physiology*, 26: 1343-1350.

- SORCE C., MASSAI R., PICCIARELLI P., LORENZI R., 2002. *Hormonal relationships in xylem sap of grafted and ungrafted Prunus rootstocks*. Scientia Horticulturae, 93(3): 333-342.
- SORCE C., MARIOTTI L., MASSAI R., LORENZI R. 2006. *The involvement of indoleacetic acid in paradormancy and sylleptic shoot development of grafted peach trees and hybrid rootstocks*. European Journal of Horticultural Science, 71(4): 155-160.
- SOUMELIDOU K., BATTEY N.H., JOHN P., BARNETT J.R., 1994. *The anatomy of the developing bud union and its relationship to dwarfing in apple*. Annals of Botany, 74: 605-611.
- SYVERTSEN J.P., 1981. *Hydraulic conductivity of four commercial citrus rootstocks*. Journal of the American Society for Horticultural Science, 106(3): 378-381.
- TRIFILÒ P., LO GULLO M.A., NARDINI A., PERNICE F., SALLESO S., 2007. *Rootstock effects on xylem conduit dimensions and vulnerability to cavitation of Olea europaea L.* Trees - Structure and Function, 21: 549-556.
- VERCAMMEN J., 2004. *Search for a more dwarfing rootstock for apple*. Acta Horticulturae, 658: 313-318.
- WEBSTER A.D., 1993. *New dwarfing rootstocks for apple, pear, plum and sweet cherry - a brief review*. Acta Horticulturae, 349: 145-154.
- WEBSTER A.D., 1995. *Rootstock and interstock effects on deciduous fruit tree vigour, precocity, and yield productivity*. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 23: 373-382.
- WEBSTER A.D., 2004. *Vigour mechanisms in dwarfing rootstocks for temperate fruit trees*. Acta Horticulturae, 658: 29-41.
- WEBSTER A.D., HOLLANDS M.S., 1999. *Apple rootstock studies: Comparison of Polish, Russian, USA and UK selections as rootstocks for the apple cultivar Cox's Orange Pippin (Malus domestica Borkh.)*. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 74 (3): 367-374.
- WEIBEL A., JOHNSON R.S., DEJONG T.M., 2003. *Comparative vegetative growth responses of two peach cultivars grown on size-controlling versus standard rootstocks*. Journal of the American Society for Horticultural Science, 128: 463-471.
- WERTHEIM S.J., 2002. *Rootstocks for european pear: a review*. Acta Horticulturae, 596: 299-309.