



DIPARTIMENTO DI SCIENZE AGRARIE ALIMENTARI E AMBIENTALI

CORSO DI LAUREA IN: SCIENZE E TECNOLOGIE AGRARIE

INFLUENZA DEI FUNGHI MICORRIZICI
ARBUSCOLARI SU VITE IN CONDIZIONI
DI CARENZA IDRICA

INFLUENCE OF ARBUSCULAR
MYCORRHIZAL FUNGI ON GRAPEVINE
UNDER WATER STRESS

Studente:
LEONARDO NARCISI

Relatore:
PROF.SSA ORIANA SILVESTRONI

Correlatore:
PROF.SSA LUCIA LANDI

TIPO TESI: COMPILATIVA

ANNO ACCADEMICO 2022-2023

Alla mia famiglia,
alla mia ragazza,
ai nuovi e vecchi amici di vita
Grazie

SOMMARIO

ELENCO DELLE TABELLE	3
ELENCO DELLE FIGURE	4
ACRONIMI E ABBREVIAZIONI.....	5
ABSTRACT E RIASSUNTO.....	6
CAPITOLO 1 : INTRODUZIONE.....	8
1.1 LA VITE (<i>VITIS VINIFERA</i> L.1753).....	8
1.1.1 SISTEMATICA E CENNI STORICI.....	8
1.1.2 MORFOLOGIA E BIOLOGIA DELLA VITE.....	9
1.1.3 STRATEGIA DI ADATTAMENTO DELLA VITE ALLA CARENZA IDRICA....	10
1.2 LA SIMBIOSI MICORRIZICA.....	11
1.2.1 CLASSIFICAZIONE.....	12
1.2.2 LE ECTOMICORRIZE.....	12
1.2.3 LE ENDOMICORRIZE.....	13
1.2.4 LA VITE E LE MICORRIZE.....	14
CAPITOLO 2 :SCOPO DELLA TESI.....	17
CAPITOLO 3 :MATERIALI E METODI.....	18
3.1 STUDIO BIBLIOGRAFICO SUGLI EFFETTI DELLE MICORRIZE ARBUSCOLARI (MA) IN CULTIVAR DI <i>VITIS VINIFERA</i> IN CONDIZIONI DI CARENZA IDRICA.....	18
3.1.1 STRATEGIA DI RICERCA E SELEZIONE DEGLI ARTICOLI.....	18
CAPITOLO 4 : RISULTATI.....	19
4.1 CARATTERISTICHE EMERSE DALLA RICERCA DEGLI ARITICOLI.....	19
4.2 COLONIZZAZIONE MICORRIZICA DELLE RADICI DI VITE SOTTOPOSTE A STRESS IDRICO.....	24

4.3 IMPATTO DEI FUNGHI MICORRIZICI (MA) SULLO SVILUPPO DELLA VITE E SUL CONTENUTO IN MINERALI.....	25
4.4 EFFETTI SUL CONTENUTO IDRICO DELLA PIANTA.....	27
4.5 ATTIVITÀ FOTOSINTETICA.....	28
4.5.1 EFFETTI SULLA CONDUTTANZA STOMATICA (G_s).....	29
4.5.2 EFFETTI SULLA FISSAZIONE DEL CARBONIO (A_n).....	29
4.5.3 CONTENUTO DI PIGMENTI.....	30
4.6 COMPONENTI DELLA RESA	30
4.7 FITORMONI.....	31
CAPITOLO 5 : DISCUSSIONE.....	33
CONCLUSIONI.....	40
BIBLIOGRAFIA.....	41

ELENCO DELLE TABELLE

Tabella 1: Caratteristiche principali degli articoli analizzati emersi dalla ricerca e indicizzati sulla banca dati Scopus e Web of Science utilizzando le parole chiave “grapevine”, “mycorrhiza” e “drought”. Nota: NM: Non Micorrizate; M: micorrizate.....	21
--	----

ELENCO DELLE FIGURE

Figura 1.1: Rappresentazione grafica di un arbuscolo micorrizico intracellulare.....	9
Figura 1.2: Sintesi degli effetti del deficit idrico sui rapporti idrici delle due cultivar di vite, Grenache e Syrah.....	10
Figura 1.3: Illustrazione delle strutture di colonizzazione delle radici nelle interazioni ectomicorriziche e endomicorriziche	13
Figura 1.4: Radici di vite micorrizzate identificate mediante colorazione non vitale	14
Figura 1.5: Spore di specie micorriziche identificate in <i>Vitis vinifera</i>	15
Figura 1.6: Immagini di fluorescenza della clorofilla scattate dal sistema FlourCam FC 800-C/1010.....	38

ACRONIMI E ABBREVIAZIONI

ABA: acido abscissico

An: assimilazione del carbonio

FV/FM: massima efficienza fotochimica primaria del PSII

Gs: conduttanza stomatica

M: micorrizzata

MA: micorriza arbuscolare

NM: non micorrizzata

PLWP: Potenziale idrico fogliare all'alba

Pn: fotosintesi netta

WUE: efficienza nell'uso dell'acqua

ABSTRACT

Adaptation to climate change is a major challenge for the viticulture sector. Prolonged periods without rainfall cause effects on vine physiology, reducing yield and grape quality. The flow of nutrients, from roots to shoots, is closely related to water uptake; therefore a reduction in water availability corresponds to a reduction in nutrient availability. Damage can be alleviated with adaptation strategies such as the use of drought-tolerant cultivars and improved irrigation practices, which are not always sustainable. Among eco-friendly solutions, the adaptation of vineyards to water deficit can benefit from arbuscular mycorrhizal (AM) fungi that live in the soil and naturally enter into symbiosis with plant roots; but it can be stimulated with specific applications of commercial mycorrhizal inoculation. AM fungi via their hyphae continuously exchange nutrients, exponentially expanding the root network.

In this thesis work, a bibliographic survey was carried out by exploring the Scopus and Web of Science databases, analysing scientific research that investigated the role of AM in grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) subjected to water stress. Using the keywords 'grapevine', 'mycorrhiza' and 'drought', the search carried out up to April 2023 yielded 15 scientific papers, including 2 reviews and 13 research articles. The latter concern experiments carried out both in pots and in vineyards and involved various vine cultivars and rootstocks. The effects of AM were examined in relation to the indigenous mycorrhizal population, but mainly the effect of mycorrhizal inoculation consisting of either single species or mixes containing multiple AM species was tested. Several parameters were evaluated, such as variation in mycorrhizal colonization in the roots, plant water content, impact on berry growth and quality, photosynthetic parameters, and impact on hormone metabolism. The analysis of the articles, while highlighting different behaviour associated with the type of host-plant-mycorrhiza interaction, attributes an important role to the mycorrhizal symbiosis in grapevines, which supports the plant's vigour by helping it withstand water deficiency. The study that emerged from this work suggests that the use of AM fungi in the vineyard can represent an important strategy for sustainable agriculture by contributing to savings in water consumption while at the same time improving production quality.

RIASSUNTO

L'adattamento al cambiamento climatico è una sfida importante per il settore della viticoltura. Periodi prolungati senza precipitazioni causano effetti sulla fisiologia della vite, riducendo resa e qualità dell'uva. Il flusso dei nutrienti, dalle radici ai germogli, è strettamente correlato all'assorbimento di acqua; quindi ad una riduzione della disponibilità di acqua corrisponde quella dei nutrienti. I danni possono essere alleviati con strategie di adattamento quali utilizzo di cultivar tolleranti la siccità e migliori pratiche di irrigazione, non sempre sostenibili. Tra le soluzioni eco-compatibili, l'adattamento dei vigneti al deficit idrico può trarre beneficio dai funghi micorrizici arbuscolari (MA) che vivono nel terreno ed entrano naturalmente in simbiosi con le radici delle piante; ma può essere stimolato con specifiche applicazioni di inoculi micorrizici commerciali. I funghi MA tramite le loro ife scambiano continuamente sostanze nutritive ampliando esponenzialmente la rete radicale.

In questo lavoro di tesi è stata fatta un'indagine bibliografica esplorando le banche dati Scopus e Web of Science analizzando le ricerche scientifiche che si sono occupate di studiare il ruolo delle MA in cultivar di vite (*Vitis vinifera* L.) sottoposte a stress idrico. Utilizzando le parole chiave 'grapevine', 'mycorrhiza' e 'drought', dalla ricerca effettuata fino ad aprile 2023, sono emersi 15 lavori scientifici, di cui 2 rassegne e 13 articoli di ricerca. Questi ultimi riguardano sperimentazioni svolte sia in vaso che in vigneto ed hanno coinvolto diverse cultivar di vite e portinnesti. Gli effetti delle MA sono stati esaminati in relazione alla popolazione micorrizica indigena ma principalmente è stato verificato l'effetto di inoculi micorrizici costituiti o da singole specie o da mix contenenti specie MA multiple. Diversi sono stati i parametri valutati, come la variazione della colonizzazione micorrizica nelle radici, il contenuto idrico della pianta, l'impatto sulla crescita e sulla qualità delle bacche, i parametri fotosintetici, e l'impatto sul metabolismo ormonale. La disamina degli articoli pur evidenziando un differente comportamento associato alla tipologia di interazione pianta ospite- micorriza, attribuisce un importante ruolo alla simbiosi micorrizica in vite che sostenendo la vigoria della pianta la aiuta a sopportare la carenza idrica. Lo studio emerso da questo lavoro suggerisce che l'impiego dei funghi MA in vigneto possono rappresentare una strategia importante per un'agricoltura sostenibile contribuendo al risparmio in materia di consumo d'acqua e allo stesso tempo migliorano la qualità della produzione.

1. INTRODUZIONE

1.1 LA VITE (*VITIS VINIFERA* L.1753)

1.1.1 SISTEMATICA E CENNI STORICI

La vite (*Vitis vinifera* L.) appartiene alla famiglia delle Vitaceae, che si caratterizza per la presenza di infiorescenze o di viticci in posizione opposta alle foglie. La sistematica delle Vitacee è basata sulla classificazione di Planchon, che nel 1887 individuò 10 generi. Le classificazioni più recenti hanno aggiunto altri due generi alla famiglia delle Vitaceae. All'interno della famiglia delle Vitaceae è stato individuato un gruppo omogeneo per caratteristiche fiorali (fiori pentameri) e cariotipo ($2n=40$) costituito da 7 generi (*Ampelocissus*, *Ampelopsis*, *Clematicissu*, *Landukia*, *Parthenocissus* e *Rhoicissus*) a cui si associa anche il genere *Vitis* nonostante il diverso cariotipo ($2n=38$). La classificazione del genere *Vitis* è particolarmente complessa in quanto le circa 60 specie che lo costituiscono sono tra loro interfertili e si trovano distribuite in Asia, Nord America ed Europa in condizioni climatiche subtropicali, mediterranee e continentali-temperate. Il genere *Vitis*, comparso circa 60 milioni di anni fa, ha acquisito nel tempo un notevole interesse economico e comprende, oltre a *Vitis vinifera*, diverse specie "americane" (*Vitis riparia*, *Vitis rupestris*, *Vitis berlandieri* e *Vitis champini*) che si utilizzano come portainnesti per la loro resistenza ai parassiti come fillossera e nematodi.

La *V. vinifera* è la specie in assoluto più importante per le caratteristiche qualitative dei suoi frutti, presenta inoltre due sottospecie quali *V. vinifera silvestris* (spontanea in Europa da millenni) e *Vitis vinifera sub. Sativa* specie di vite più coltivata al mondo.

I siti archeologici hanno rivenuto tracce di vinificazione e di allevamento della vite, nel Vicino Oriente (Anatolia centrale, Siria, Mesopotamia settentrionale) risalenti al 5.500-5.000 a.C. La viticoltura poi si estese rapidamente alle aree transcaucasiche (Armenia, Georgia e Azerbaigian) dove la vinificazione delle uve di viti selvatiche era già sviluppata, per poi interessare zone del Mediterraneo, quali la Valle del Giordano, l'Egitto, la Grecia, l'Italia.

1.1.2 MORFOLOGIA E BIOLOGIA DELLA VITE

La vite è una pianta legnosa perenne, generalmente bimembre composta da un sistema caulinare e da un sistema radicale. Il sistema caulinare consta di uno scheletro (parte permanente: tronco, branche, cordoni, tralci) che funge da sostegno e da organo di riserva, e una chioma (parte effimera: germogli, foglie e infiorescenze) che ha lo scopo di intercettare le radiazioni luminose.

Il sistema radicale della vite è composto di tre tipologie di radici, che si sviluppano in profondità tra 0,2 e 0,8 m sotto la superficie del suolo fino ad un massimo di 1-2 metri:

- radici di sostegno,
- radici esploranti
- radici assorbenti.

Le radici di sostegno (conduzione, 1° ordine, principali) sono permanenti, lignificate e ancorano la vite al suolo. Le radici esploranti o di 2° ordine, prolungano le principali, sono permanenti, di diametro più piccolo. Infine, ci sono le radici assorbenti o di 3° ordine. Sono numerose, e costituite da una zona di assorbimento dotata di peli radicali.

Complessivamente il sistema radicale assicura l'assorbimento e il trasporto dei nutrienti, svolge funzioni di riserva e di regolazione della crescita e dello sviluppo della parte aerea. I meccanismi di regolazione si basano sulla sintesi di ormoni e su segnali di tipo elettrico.

Come la maggior parte delle piante terrestri, le radici non lignificate di 2° e 3° ordine della vite ospitano organismi simbiotici come i funghi micorrizici arbuscolari (MA), le cui spore, a contatto con gli essudati radicali, germinano, penetrano attraverso i peli radicali e si insediano nella parte corticale formando strutture ramificate (arbuscoli) (figura 1.1)

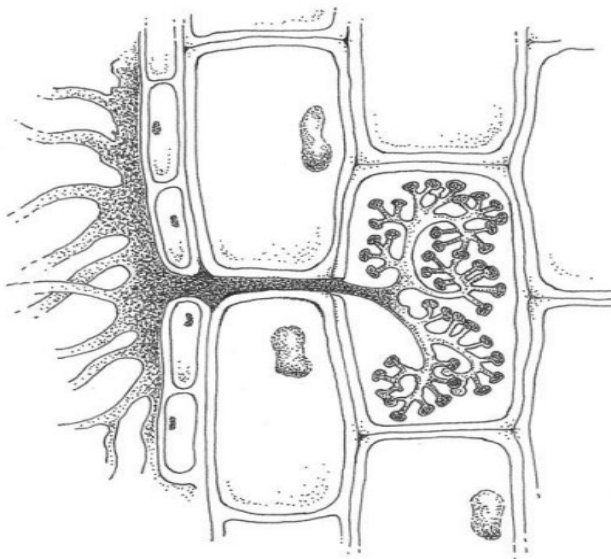


Figura 1.1: Rappresentazione grafica di un arbuscolo micorrizico intracellulare

1.1.3 STRATEGIE DI ADATTAMENTO DELLA VITE ALLA CARENZA IDRICA

La carenza idrica è uno stress abiotico che si manifesta quando la perdita di acqua per traspirazione nella pianta eccede l'assorbimento idrico. La riduzione del contenuto idrico e la perdita di turgore nelle cellule che ne consegue, causano una diminuzione della crescita cellulare ed alterazione dei processi fisiologici.

Le piante, come la vite, hanno sviluppato un'ampia gamma di meccanismi di resistenza alla siccità, come evidenziati in diversi studi:

- *Chiusura istantanea o chiusura graduale degli stomi.* Nel lavoro di Dayer et al. (2020) è stato osservato che la chiusura istantanea è tipica di cultivar di vite sensibili alla siccità come la cultivar 'Grenache' e porterebbe ad una riduzione della perdita di acqua e, quindi, ad una diminuzione più lenta sia del potenziale idrico (Ψ) della foglia (Ψ_{foglia}) che del suolo (Ψ_{suolo}), mantenendo valori di Ψ non troppo negativi (-0.9MPa e -1.2MPa). La chiusura graduale degli stomi è tipica di cultivar tolleranti la siccità come 'Syrah' e comporterebbe una maggiore perdita di acqua con una maggiore riduzione di Ψ_{foglia} e Ψ_{suolo} , (figura 1.2).

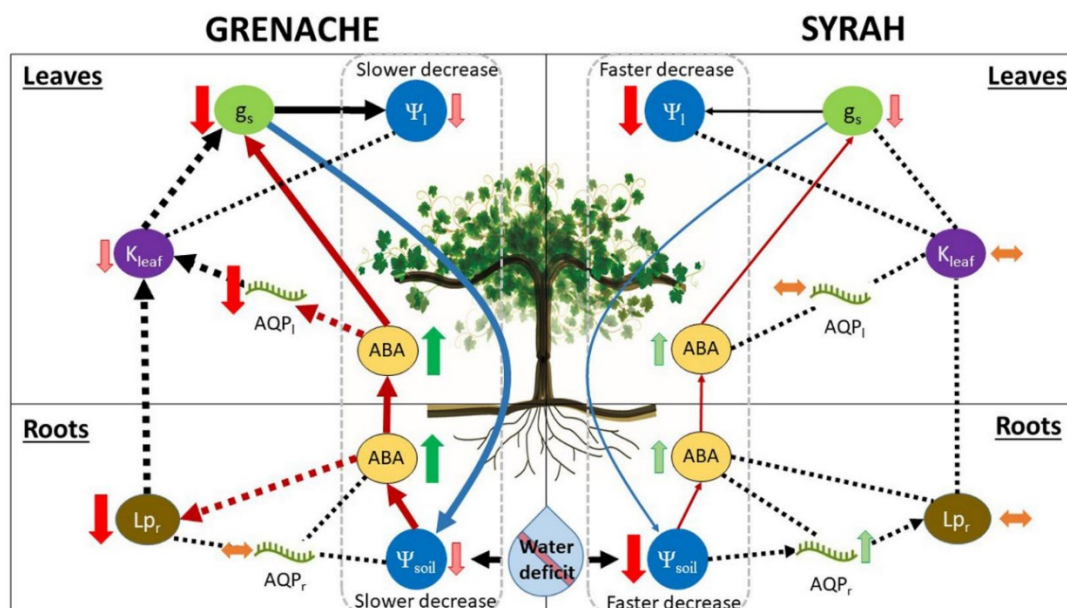


Figura 1.2: Sintesi degli effetti del deficit idrico sui rapporti idrici delle due cultivar di vite, Grenache (lato sinistro) e Syrah (lato destro), (Dayer et al., 2020). Grenache mostra una risposta più forte al deficit idrico rispetto a Syrah attraverso percorsi chimici (spesse frecce rosse) e idraulici (spesse frecce nere) per limitare la perdita di acqua. Al contrario, la cultivar Syrah ha una risposta più debole (cioè è meno sensibile al deficit idrico rispetto a Grenache), che è stata principalmente mediata da un percorso chimico meno reattivo (sottili frecce rosse), che ha portato a una maggiore perdita di acqua. Potenziale idrico del suolo (Ψ_{suolo}); acido abscissico (ABA), conducibilità idraulica delle radici (L_{pr}) acquaporine AQP; nelle foglie (AQP_l); conduttanza stomatica (G_s)

- *Proliferazione e approfondimento delle radici profonde.* Questo fenomeno è stato osservato durante il periodo più caldo e secco della stagione calda. Le radici raggiungono profondità maggiori di 60 cm, dove l'umidità è più disponibile, per migliorare l'alimentazione idrica (Alsina et al., 2010).
- *Modifica delle dimensioni dei vasi xilematici,* che contribuisce a regolare il flusso d'acqua relativamente allo stress idrico (Lovisolo and Schubert, 1998).
- *Accumulo di osmo-regolatori inorganici (Ca, Mg, K) e organici (prolina)* per ridurre il $\Psi_{\text{cellulare}}$ (Wang et al., 2022).
- *Produzione e accumulo di acido abscissico (ABA).*
- *Attivazione di canali di acqua nelle radici (acquaporine).*
- *Produzione di composti ed enzimi antiossidanti.*
- *Migliore efficienza di uso d'acqua (WUE)* ossia il rapporto tra la produzione di biomassa e la quantità di acqua evapo-traspirata.
- *Accumulo di pigmenti carotenoidi* (Fattahi et al., 2021).

1.2 LA SIMBIOSI MICORRIZICA

Il termine micorriza (dal greco *mykos*: fungo, e *rhiza*: radice) indica un'importante simbiosi biotrofica mutualistica del regno vegetale che coinvolge la maggior parte delle piante e alcune tipologie di funghi. Questa simbiosi si è rivelata essere, grazie allo studio dei fossili, un'associazione antichissima, presente già nelle prime piante terrestri, simili a briofite, risalenti a 400 milioni di anni fa (Smith and Read, 2008; Spatafora et al., 2016).

La simbiosi mutualistica è sia un'infezione parassitaria sia un'interazione biologica. In merito all'infezione la pianta ospite esercita un bio-controllo sulla diffusione del micelio fino alle cellule corticali parenchimatiche della radice (Dumas-Gaudot et al., 2000). Da un punto di vista biologico è favorita la crescita, la sopravvivenza e/o la riproduzione di entrambe le specie interagenti. Il risultato della coevoluzione può essere rappresentato come funghi e pianta ospite, che evolvono risposte reciproche per sfruttare i benefici della cooperazione (Evert and Eichhorn, 2013).

Il beneficio per i funghi è diretto: la pianta ospite cede al fungo parte dei fotosintetati, soprattutto zuccheri in quantità variabile, e lipidi. In merito all'assorbimento degli zuccheri, è noto che il saccarosio dal floema attraversa l'endoderma e arriva alle cellule corticali parenchimatiche. Qui viene idrolizzato in glucosio e fruttosio dalla saccarosio-sintasi (nel

citoplasma) o dall' invertasi nell'apoplasto. L'assorbimento del glucosio invece avviene sia attraverso l'arbuscolo sia attraverso la membrana dell'ifa intercellulare (tra le cellule). Il glucosio assorbito viene trasformato in trealosio e glicogeno o contribuisce alla costituzione lipidica.

I benefici apportati dalla simbiosi alla pianta sono molteplici:

- *Aiuta ad assorbire più nutrienti dal terreno:* i funghi micorrizici occupando la porzione corticale intra e/o intercellulare della radice ne aumentano la dimensione, inoltre le ife fungine che circondano la radice sono molto piccole e possono diffondersi più facilmente nel terreno, assorbendo molti nutrienti (come minerali, tra cui fosforo, azoto, zinco, rame e magnesio) che le piante faticano a ottenere da sole. Le radici delle piante non sono lunghe quanto le ife della micorriza (sono lunghe circa 1-2 mm rispetto alle radici della micorriza che possono essere lunghe 15 mm).
- *Abbattono la materia nel terreno:* questa elaborazione della rizosfera migliora la struttura del suolo e crea anche nutrienti più assorbibili.
- *Aumentano le possibilità di sopravvivenza delle piante:* le micorrize, incrementando la possibilità della pianta di esplorare il suolo, aumentano le probabilità che le piante prosperino quando il terreno è danneggiato o povero di sostanze nutritive. Aiutano anche a proteggere le piante da agenti patogeni, malattie e sostanze chimiche.
- *Aiutano a sostenere gli ecosistemi esposti a siccità e cambiamenti climatici.*
- *Connettono le piante tra loro:* poiché le micorrize formano reti collegando le piante vicine, possono aiutare le piante a condividere i nutrienti tra loro, contribuendo a un ecosistema complessivamente più sano.
- *Producono rendimenti più elevati di alcune colture.* Gli effetti positivi che ne derivano sono tanto più forti quanto più poveri sono i suoli su cui è stato effettuato l'impianto (Nikolaou et al., 2003a; Begum et al., 2019).

1.2.1 CLASSIFICAZIONE

Una prima classificazione può essere fatta tra endomicorrize ed ectomicorrize. Le prime coinvolgono funghi endofiti con ife non settate – ovvero quelli appartenenti al phylum Glomeromycota (Spatafora et al., 2016). Le seconde sono formate da funghi con ife settate appartenenti principalmente ai phyla Ascomycota (generi *Tuber* e *Morchella*). Basidiomycota (ordine *Agarimycotina*).

1.2.2 LE ECTOMICORRIZE

Nella simbiosi ectomicorrizica il fungo circonda le cellule della radice, ma non vi penetra. Le ife, infatti, crescono tra le cellule dell'epidermide radicale e quelle della corteccia, formando un caratteristico reticolo, detto reticolo di Hartig (figura 1.3). Questo gruppo di funghi si caratterizza per la presenza di un mantello di ife, che copre la superficie radicale e attraverso il quale avviene la nutrizione minerale esterna alla radice. Da qui il termine "ectotrofico" (a nutrizione esterna). Le ife si diramano nel suolo incrementando la capacità delle radici di assorbire i nutrienti minerali, mentre dalla zona intercellulare riceve dalla pianta carbonio organico e lipidi. I funghi ectomicorrizici possono essere allevati in coltura *in vitro*, ma richiedono una fonte di composti organici semplici del carbonio poiché dotati di scarsa capacità di degradazione della cellulosa e della lignina. La simbiosi ectomicorrizica coinvolge principalmente specie fungine appartenenti al phylum dei *Basidiomycota*, ma anche a quello degli *Ascomycota* (genere *Tuber*) e *Zigomycota*. e piante forestali come il pino (*Pinus*), l'abete (*Abies*), il pioppo (*Populus*), il salice (*Salix*), il faggio (*Fagus*), la betulla (*Betula*) e la quercia (*Quercus*). Nell'emisfero meridionale, nelle foreste monsoniche del sud-est asiatico, coinvolgono l'Eucalyptus e il *Northofagus* (Faggio Meridionale).

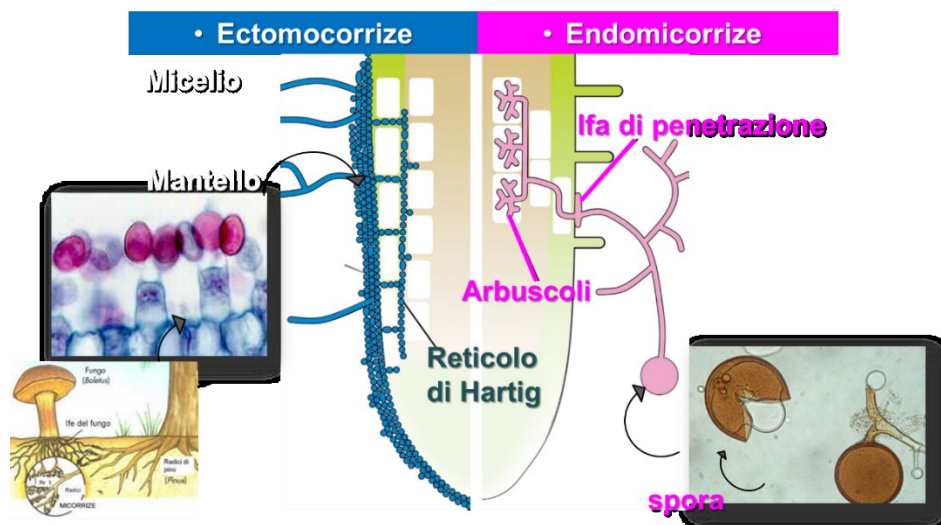


Figura 1.3: Illustrazione che mostra la differente collocazione delle strutture fungine all'interno delle radici relative alle ectomicorriche (blu) e alle endomicorriche arbuscolari (rosa).

1.2.3 LE ENDOMICORRIZE

Le Endomicorriche o micorriche arbuscolari, (MA), precedentemente indicate come micorriche vescicolo arbuscolari, (VAM) per la presenza di vescicole che si credevano presenti in tutte le specie, sono funghi appartenenti al phylum *Glomeromycota*, un gruppo monofiletico

che diverge dallo stesso antenato dei phyla *Ascomycota* e *Basidiomycota* (Bonfante and Genre, 2010; Spatafora et al., 2016). Sono organismi biotrofi obbligati associati a circa l'80% delle specie vegetali e alla maggior parte delle piante coltivate inclusa la vite. I funghi micorrizze arbuscolari hanno spore presenti nel suolo che germinano, formano ife asettate che infettano l'apparato radicale e formano strutture, arbuscoli, all'interno delle cellule corticali (figura 1.4). Gli arbuscoli sono il sito di scambio di nutrienti tra la pianta e i funghi.

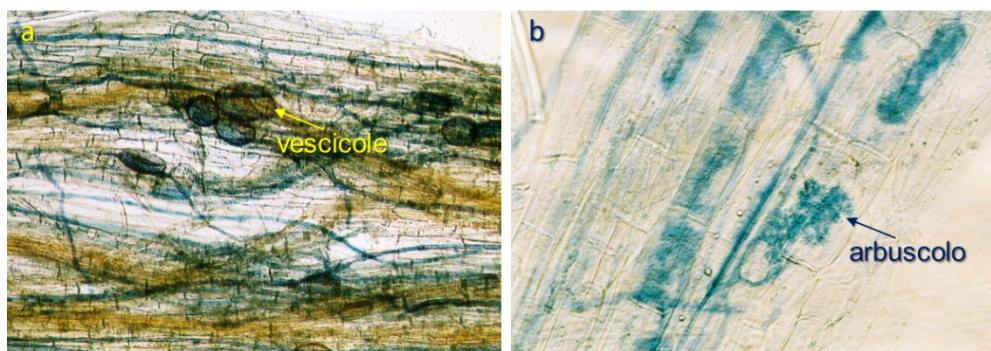


Figura 1.4: Radici di vite micorrizate. La presenza della micorriza è evidenziata mediante colorazione non vitale (Trypan Blue). (a) in evidenza le vescicole e il micelio; (b) gli arbuscoli all'interno delle cellule corticali. Immagini gentilmente concesse dal gruppo di Patologia Vegetale -UNIVPM

Non esiste una vera specificità ospite-fungo, la stessa specie riesce a colonizzare più generi vegetali. Il successo della colonizzazione deriva da molteplici fattori di tipo meccanico, biochimico e genetico (Peterson and Guinel, 2000). Lo sviluppo del fungo MA nella radice della pianta è scandito da step in cui sono coinvolti dei geni che controllano la simbiosi (Bonfante and Genre, 2010). Superata la barriera di affinità genetica, il fungo penetra nelle cellule corticali attraverso una combinazione di meccanismi enzimatici e meccanici fino a completo insediamento. Il fungo successivamente differenzia arbuscoli ed eventualmente vescicole. Queste ultime sono strutture che contengono sostanze nutritive di riserva; sono prodotte dal fungo in condizioni di stress nutrizionali e ambientali (Smith and Read, 2008). I fattori esogeni che invece influenzano la percentuale di attecchimento del fungo sono il contenuto idrico del terreno (Schreiner et al., 2007; Donkò et al., 2014; Fattahi et al., 2021) il contenuto in fosforo (Thomsen et al., 2021) la microbiologia del suolo (Thomsen et al., 2021), l'affinità con il portainnesto (Nikolaou et al., 2003a) e la temperatura (Shahsavandi et al., 2018).

1.2.4 LA VITE E LE MICORRIZE

Per quanto riguarda le piante di vite, esse sono notevolmente dipendenti dalle MA. Questa relazione molto stretta va ricondotta alle caratteristiche delle radici di vite che sono a bassa densità e che mostrano pochi peli radicali (Richard, 1983; Smart et al., 2006). Nei vigneti, le comunità MA appartengono principalmente all'ordine *Glomerales*, phylum *Glomeromycota* (Trouvelot et al., 2015; Massa et al., 2020) (figura 1.5).

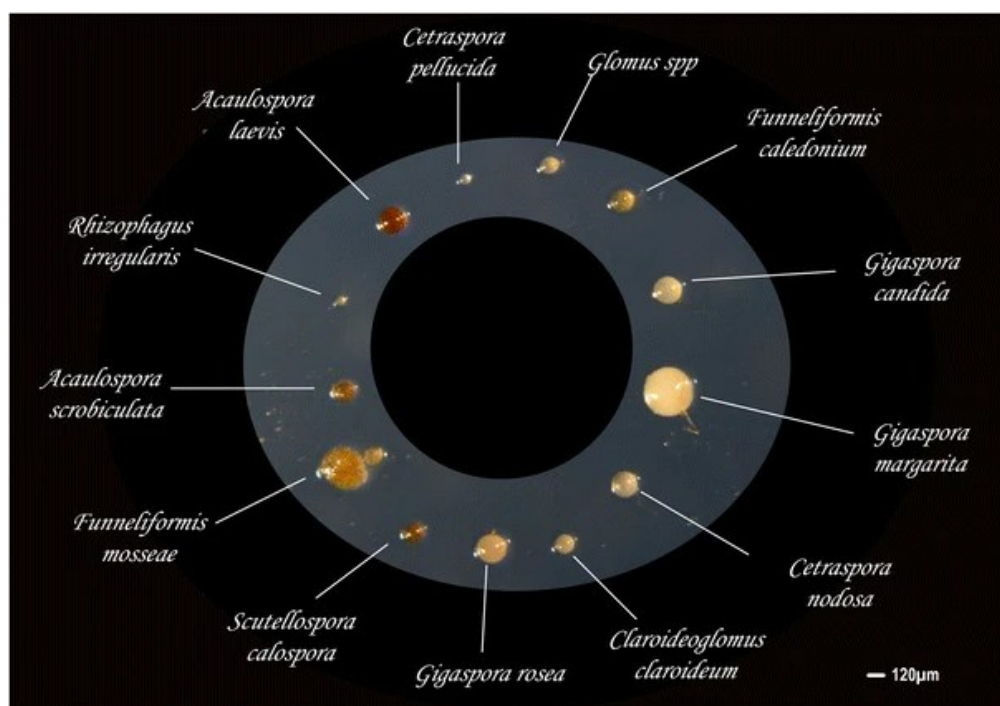


Figura 1.5: Spore di specie micorriziche identificate in vigneto. La figura è stata estratta da Trouvelot et al. (2015).

La micorrizazione è fortemente influenzata dalle caratteristiche del suolo ma anche, in misura minore, dallo stadio di sviluppo della pianta ospite e dall'origine della radice, autoradicata o innestata (Schreiner and Mihara, 2009; Balestrini et al., 2010).

Diversi studi hanno evidenziato il ruolo benefico svolto dall'apporto esogeno di formulati commerciali a base di micorrize. Si tratta di mix micorrizici che vengono utilizzati in diverse fasi dello sviluppo della pianta e che, se forniti in vigneto, vanno ad incrementare ed interagire con le micorrize autoctone del suolo. Il loro effetto è stato illustrato in diversi lavori. In generale i benefici apportati dalle MA alla vite riguardano un aumento della crescita e la nutrizione della pianta grazie a un migliore accesso ai nutrienti del suolo attivando la regolazione delle proteine di trasporto delle piante per fosforo (P), azoto (N) e altri microelementi (Schreiner, 2005; Karagiannidis et al., 2007; Khalil, 2013). I funghi MA aumentano inoltre la tolleranza agli stress abiotici come lo stress idrico, la salinità del suolo,

la clorosi ferrica e la tossicità dei metalli pesanti (Augé, 2001; Nogales et al., 2019). È stato dimostrato che le MA hanno apportato benefici all'attività enzimatica dei portainnesti in condizione di stress idrico (Cetin et al., 2019). Un altro ruolo importante svolto da MA in vite è quello di proteggere la pianta dagli stress biotici come le malattie delle radici come il 'piede nero' (Moukarzel et al., 2022) e il mal dell'esca (Petit and Gubler, 2006; Nogales et al., 2009). I funghi della MA producono glicoproteine e una fitta rete ifale che aumenta la stabilità del suolo consentendo di risparmiare nutrienti del suolo. L'apporto di P riduce la micorrizzazione (Nikolaou et al., 2002), mentre l'utilizzo di piante erbacee come colture di copertura favorisce la simbiosi micorrizica.

Tuttavia, diverse variabili vanno considerate quando si utilizzano inoculi micorrizici in vigneto, in particolare la persistenza dell'inoculo fungino. Data l'incertezza sulla probabilità di insediarsi nelle radici di vite, essa rimane un ostacolo significativo per gli agricoltori. L'effetto prioritario è che la prima specie MA che riesce a colonizzare l'ospite finisce per influenzare la composizione della comunità microbica del terreno (Thomsen et al., 2021). Nello studio appena citato, infatti, il fallimento dell'insediamento dell'inoculo commerciale su 'Pinot nero/3309C' si è verificato, indipendentemente dall'epoca del trattamento micorrizico (in vivaio o in campo), a causa di una già consolidata relazione tra comunità microbica nativa e radici. Inoltre, c'è da aspettarsi nel tempo una probabile diminuzione dell'impatto dell'inoculo commerciale, come suggeritoci da Nicolas et al. (2015).

2. SCOPO DELLA TESI

Le estati si stanno facendo sempre più calde e siccitose. Per mettere al sicuro la produzione di uva è dunque necessario aiutare le viti a superare gli stress termici e idrici. Nell'agrosistema viticolo il suolo rappresenta uno dei pilastri fondamentali che reggono la produzione e la qualità dell'uva (e del vino), assieme al vitigno e/o al portinnesto e il clima. Se si parla di suolo un ruolo importante nel sostenere la qualità delle produzioni è sicuramente svolto dai funghi micorrizici (Trouvelot et al., 2015). La vite è naturalmente micorrizzata (M), e il suo livello di colonizzazione è legato a diversi fattori compreso il tipo di portinnesto, ma è possibile aumentare artificialmente questo fenomeno, utilizzando inoculi che in questi ultimi decenni sono sempre più disponibili per gli agricoltori. I vantaggi agronomici dell'uso di micorrize, in genere somministrate all'impianto, sono ascrivibili a riduzioni dello stress da trapianto, a uno stimolo all'accrescimento delle radici e del germoglio, a una limitazione di stress nutritivi e in particolare quelli idrici. (Massa et al., 2020; Nogales et al., 2021).

Lo scopo della tesi è stato quello di indagare, mediante l'analisi della produzione scientifica pubblicata su riviste contenute nelle banche dati internazionali "Scopus" e "Web of Science", utilizzando le parole chiave grapevine", "mycorrhiza" e "drought", l'impatto degli effetti diretti e indiretti della MA sulla vite in condizioni di carenza idrica. Il lavoro si è sviluppato con un'indagine approfondita di articoli scientifici pubblicati tra il 2003 e il 2022. Gli articoli esaminati riguardavano, rispetto a un controllo non trattato, gli effetti di M su varie cultivar di vite a bacca bianca e nera della specie *V. vinifera* in condizioni di stress idrico.

3. MATERIALI E METODI

3.1 STUDIO BIBLIOGRAFICO SUGLI EFFETTI DELLE MICORRIZE ARBUSCOLARI (MA) IN CULTIVAR DI *VITIS VINIFERA* IN CONDIZIONI DI CARENZA IDRICA.

3.1.1 STRATEGIA DI RICERCA E SELEZIONE ARTICOLI

Con lo scopo di comprendere gli effetti dei funghi MA nel supportare le cultivar di *V. vinifera* in condizioni di carenza idrica, in questo lavoro di tesi sono stati indagati i risultati ottenuti e pubblicati in diversi lavori scientifici che hanno verificato l'effetto di inoculi MA commerciali o analizzato il ruolo delle micorrize native, in cultivar di vite sottoposte a stress idrico. In dettaglio è stata effettuata una ricerca sistematica della letteratura presente sui database Scopus e Web of Science (ricerca effettuata fino al 28 aprile 2023) utilizzando i seguenti termini: “grapevine”, “mycorrhiza” e “drought”. Gli articoli emersi dalla ricerca sono stati analizzati ponendo l'attenzione su:

- Sito della sperimentazione: se in campo, o in serra
- Cultivar di vite testate
- Condizioni di applicazione dello stress idrico
- Inoculo micorrizico utilizzato
- Parametri testati

Sulla base dei parametri testati è stata fatta una sintesi dei risultati descritti negli articoli

4. RISULTATI

4.1 CARATTERISTICHE DEGLI ARTICOLI EMERSI DALLA RICERCA

La ricerca effettuata con la combinazione delle tre parole chiave ha evidenziato complessivamente 15 articoli pubblicati dal 2003 all'anno 2022. Si tratta di 13 articoli di ricerca le cui caratteristiche sperimentali sono mostrate in Tabella 1, e due rassegne (Trouvelot et al., 2015; Aguilera et al., 2022) che analizzano lo stato dell'arte e le prospettive di ricerca riguardo all'impatto delle micorrize sulla siccità e la coltivazione della vite. In merito ai 13 articoli di ricerca i manoscritti mostrano sperimentazioni condotte in differenti parti del mondo sia in pieno campo che in serra, in ambiente controllato. In particolare, 4 delle 13 prove sperimentali sono state condotte in vigneti collocati due in California, uno in Italia, ed uno Ungheria. Le altre prove sperimentali sono state condotte in vaso in ambiente controllato da studiosi di differenti continenti (Tabella 1). Gli studi hanno coinvolto diverse cultivar di *Vitis*, alcune a bacca nera: 'Cabernet Sauvignon', 'Tempranillo', 'Merlot', 'Pinot nero' e 'Yaghouti', altre a bacca bianca: 'Asgari', 'Ecolly', 'Chenon Blanc', 'Sefid bidaneh' e 'Perlette' [Vitis International Variety Catalogue (www.vivc.de)], innestate o autoradicate, e il portainnesto '1103P'. In generale i portainnesti coinvolti nella sperimentazione sono stati '1103 Paulsen' (*V. berlandieri* × *V. rupestris*); '3309 C' (*V. riparia* × *V. rupestris*), '110 Richter' (*V. berlandieri* × *V. rupestris*), '41BMgt' (*V. vinifera* × *V. berlandieri*), '5BB Kober' (*V. berlandieri* × *V. riparia*), '44-53 Malègue' (*V. riparia* × *Vitis cordifolia* – *V. rupestris*), '140Ruggeri' (*V. berlandieri* × *V. rupestris*), e '101-14Mgt' (*V. riparia* × *V. rupestris*) come mostrato in Tabella 1.

Gli inoculi micorrizici utilizzati nelle prove sperimentali erano principalmente mix commerciali costituiti da specie fungine appartenenti all'ordine *Glomerales*. In particolare, le specie maggiormente presenti nei diversi inoculi includevano le specie *Rhizophagus irregularis* (basinimo *Glomus intraradices*) *Funneliformis mosseae* (basinimo *Glomus mosseae*), *Claroideoglomus etunicatum* (basinimo *Glomus etunicatum*), *Funneliformis coronatum* (basinimo *Glomus coronatum*), *Rhizophagus aggregatum* (basinimo *Glomus aggregatum*), *Funneliformis caledonum* (basinimo *Glomus caledonum*), *Septoglomus viscosum* (basinimo *Glomus viscosum*), *Rhizophagus clarum* (basinimo *Glomus clarum*),

Diversispora verciformis (basionimo *Glomus verciformis*), *Funneliformis monosporum* (basionimo *Glomus monosporum*), *Septoglomus deserticola* (basionimo *Glomus deserticola*), *Rhizophagus fasciculatus* (basionimo *Glomus fasciculatus*), *Paraglomus brasilianum*, *Gigaspora margarita*. In molti casi i mix includevano specie batteriche, principalmente *Bacillus* spp. e *Pseudomonas* spp. In tabella 1 sono riportati i trattamenti idrici applicati, deficitari e non, testati sia su piante controllo che in piante inoculate con i mix micorrizici. I parametri fisiologici analizzati in pianta hanno riguardato principalmente la variazione della colonizzazione micorrizica delle radici, il contenuto idrico della pianta, l'impatto sulla crescita della pianta e sulla qualità delle bacche, l'analisi di differenti parametri fotosintetici, e l'impatto sul metabolismo ormonale (Tabella 1).

Tabella 1 - Caratteristiche principali degli articoli analizzati emersi dalla ricerca e indicizzati sulla banca dati Scopus e WOS utilizzando le parole chiave “grapevine”, “mycorrhiza” e “drought”. Nota: NM, Non Micorrizate; M = micorrizate.

Riferimento bibliografico	Località/ sperimentazione	Cultivar di <i>Vitis</i>	Condizione di stress idrico	Inoculo micorrizico (mix)	Parametri testati
(Cardinale et al., 2022)	Vigneto sperimentale, Puglia, Italia.	V.berlandieri- V.rupestris ‘1103 Paulsen’	No irrigazione e assenza di pioggia dal giorno dell’impianto fino all’ultimo rilievo	Mix: <i>Funneliformis coronatum</i> GU 53, <i>Funneliformis caledonum</i> GM 24, <i>Funneliformis mosseae</i> GP 11, <i>Septoglomus viscosum</i> GC 41, <i>Rhizophagus irregularis</i> , RI 31, <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Paenibacillus durus</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> .	- Area fogliare totale - Numero e lunghezza dei germogli - Peso fresco - Analisi elementi minerali - Analisi microbiologica
(Ye et al., 2022)	Ambiente controllato (vaso in serra), Shannxi, China.	‘Ecolly’ autoradicata	I controlli sono stati annaffiati regolarmente, mentre quelli sottoposti a stress idrico non hanno ricevuto acqua	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus aggregatum</i> e <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	- Misurazione della colonizzazione AM e biomassa - Contenuto idrico relativo delle foglie (RLWC) - Concentrazione di clorofilla e Misure di fotosintesi - Imaging in fluorescenza di clorofilla
(Fattahi et al., 2021)	Ambiente controllato (vaso in serra), Shahrekord, Iran.	‘Asgari’ autoradicata	3 trattamenti idrici 100%, 70% e 40% della capacità di campo su metà delle piante inoculate e non inoculate	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Claroideoglomus etunicatum</i> <i>Diversispora versiformis</i>	- Contenuto idrico relativo fogliare (RLWC) - Perdita di elettroliti (EL) - Contenuto in pigmenti fotosintetici - Zucchero solubile totale (TSS) - Contenuto di prolina - Nutrienti in radici e germogli - Colonizzazione micorrizica
(Torres et al., 2021)	Vigneto sperimentale Oakville– Davis CA-USA.	‘Merlot’ innestato su 3309/C	Irrigazione ridotta del 50% su metà delle piante inoculate e non inoculate	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> <i>Rhizophagus aggregatum</i> <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	- Potenziale idrico dello stelo (SWP) - Scambio di gas fogliare - Colonizzazione MA nativa - Colonizzazione MA post inoculo - Indice di dipendenza MA relativa (RWD) - Composizione minerale

					- Diametro del tronco - Area fogliare - Resa per ceppo - Dimensione e composizione dell'acino - Contenuto flavonoidi
(Cetin et al., 2019)	Ambiente controllato (vaso in serra) Yozgat, Tuchia	Portinnesti 'Kober 5 BB' e '110 Richter'	Irrigazione ridotta per 30 giorni	Mix: <i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Rhizophagus aggregatum</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus clarum</i> , <i>Funneliformis monosporum</i> , <i>Septoglomus deserticola</i> , <i>Paraglomus brasilianum</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i> , <i>Gigaspora margarita</i>	- Lunghezza e peso del germoglio - Numero medio di foglie per germoglio - Area fogliare -Rapporto di radicazione -Lunghezza e numero delle radici -Danni alla membrana -Contenuto di acqua proporzionale alla foglia -Clorofilla -Prolina -Perossidazione lipidica -Composto fenolico totale -Contenuto proteico solubile e attività degli enzimi antiossidanti (superossido dismutasi (SOD), catalasi (CAT) e ascorbato perossidasi (APX))
(Aslanpour et al., 2019)	Ambiente controllato (vaso in serra) Iran	'Sefid bidaneh' autoradicata	3 trattamenti idrici 75%, 55% e 35% della capacità di campo ad intervalli di 2, 4 e 6 giorni	<i>Rhizophagus fasciculatus</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i> <i>Funneliformis mosseae</i>	- Fosforo fogliare - Potassio fogliare - Magnesio fogliare
(Shahsavandi et al., 2018)	Ambiente controllato (vaso in serra) Shiraz, e Zarghan Iran	cv. 'Yaghouti' e 'Perlette' autoradicate	Stress idrico e termico applicato per 9 giorni su piante con 10/12 foglie espanse	<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	- Peso secco e fresco delle radici - Fv/Fm massima efficienza fotochimica primaria del fotosistema II (PSII) - Prolina
(Torres et al., 2018)	Ambiente controllato (vaso in serra) Logroño, Spagna.	Cloni di 'Tempranillo' (CL-1048 e CL-1089) autoradicati	Il clone Tempranillo CL-1089 ha ricevuto il 50% di acqua (LD)	<i>Septoglomus deserticola</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Rhizoglossum clarum</i> <i>Rhizophagus aggregatum</i> <i>Bacillus spp.</i> <i>Paenibacillus spp.</i>	- Colonizzazione micorrizica - Determinazioni delle bacche - Analisi dell'ABA e dei cataboliti

(Donkò et al., 2014)	Vigneto in Eger	‘Pinot nero/ Teleki Kober 125 AA’	Region Eger (Ungheria)	Micorrize indigene (non inoculate)	- Percentuale di colonizzazione delle radici
(Schreiner et al, 2007)	Vigneto Paterson, WA, USA	cv. ‘Cabernet Sauvignon’ autoradicata	Stress idrico variabile dal 30 al 70%	Micorrize indigene (non inoculate)	- Percentuale di colonizzazione delle radici - dimensioni delle radici
(Valentine et al, 2006)	Ambiente controllato (vaso in serra) (KWV, Paarl, South Africa)	cv. ‘Chenon blanc’ autoradicata	Quattro settimane di carenza idrica indotta. Ogni secondo giorno della settimana le piante NM e M venivano irrigate al 12,5% della capacità di campo.	<i>Funneliformis mosseae</i>	- Parametri della biomassa (peso secco e parametri fogliari) - Concentrazione di prolina in foglie e radici - Potenziali idrici dello xilema (XWP) - Colonizzazione micorrizica - Parametri fotosintetici (Limitazione % degli stomi alla fotosintesi; Gs; CO ₂ interna substomatica)
(Nikolaou et al, 2003a)	Ambiente controllato (vaso in serra) Aristotle University di Thessaloniki	cv. ‘Cabernet Sauvignon’ su otto portainnesti: ‘110 Richter’, ‘41BMgt’, ‘1103 Paulsen’, ‘5BB Kober’, ‘44–53 Malégue’, ‘140 Ruggeri’ e ‘101– 14Mgt’.	Carenza idrica applicata su metà NM e M per 5 e 8 giorni in piante di 5 mesi. Ogni germoglio aveva 20/25 nodi e 20/28 foglie	<i>Funneliformis mosseae</i>	- Percentuale di colonizzazione delle radici - Crescita dei germogli e assorbimento di fosforo - Conduttanza stomatica - Analisi del fosforo delle foglie - Potenziale idrico fogliare all'alba (PLWP) - Conduttanza stomatica (Gs) - Fotosintesi netta (Pn)
(Nikolaou et al., 2003b)	Ambiente controllato (vaso in serra) Aristotle University di Thessaloniki	cv. ‘Cabernet Sauvignon’ su otto portainnesti: ‘110 Richter’, ‘41BMgt’, ‘1103 Paulsen’, ‘5BB Kober’, ‘44–53 Malégue’, ‘140 Ruggeri’ e ‘101– 14Mgt’.	Carenza idrica applicata su metà NM e M per 7 giorni in piante provenienti da vigneto e trapiantate in vaso	<i>Funneliformis mosseae</i>	- Contenuto di citochinina - Percentuale di colonizzazione delle radici - Crescita dei germogli e assorbimento di fosforo - Analisi del fosforo delle foglie - Potenziale idrico fogliare all'alba (PLWP) - Conduttanza stomatica (Gs) - Fotosintesi netta (Pn)

4.2 COLONIZZAZIONE MICORRIZICA DELLE RADICI DI VITE SOTTOPOSTE A STRESS IDRICO

I risultati emersi dall'analisi degli articoli hanno evidenziato che la colonizzazione micorrizica non è stata influenzata in maniera univoca dallo stress idrico. Per quanto riguarda i test sperimentali effettuati in vigneto la valutazione dello stato micorrizico associato alle specie indigene in radici di vite è stata verificata in due lavori, uno pubblicato da Schreiner et al. (2007) che ha analizzato la simbiosi nella cultivar 'Cabernet Sauvignon' autoradicata, ed un altro pubblicato da Donkò et al. (2014), che ha esaminato il comportamento delle micorrize native in un vigneto di 'Pinot noir innestato su Teleki Kober 125 AA' in tre parcelle di terreno di giacitura diversa.

Nel lavoro di Schreiner et al. (2007) si è osservato un incremento della colonizzazione e degli arbuscoli a seguito di un periodo di carenza idrica. Gli autori hanno associato questo incremento alla riduzione delle dimensioni delle radici nutritive dovuto alla siccità. Secondo Donkò et al. (2014), i periodi di siccità con scarse precipitazioni possono aumentare la quantità di colonizzazione micorrizica e quindi contribuire alla tolleranza della vite allo stress da siccità. In particolare, si è osservato un numero maggiore di arbuscoli alle quote più elevate dei versanti, ove l'acqua era meno disponibile. Perciò quando l'umidità del suolo è maggiore, la frequenza degli arbuscoli diminuisce.

In un'altra sperimentazione condotta in vigneto da Torres et al. (2021), sulla cultivar 'Merlot innestata su 3309C' inoculata con un mix micorrizico, non è stato osservato un incremento della simbiosi in relazione alla quantità di acqua somministrata. In questo lavoro, inoltre, è stato osservato che l'inoculo micorrizico si è integrato bene con la comunità fungina nativa del terreno provocando un incremento del tasso di colonizzazione di tre volte rispetto alle piante non inoculate, indipendentemente dalla somministrazione idrica. Risultati simili sono stati osservati in alcune sperimentazioni condotte in vaso con 'Cabernet Sauvignon' innestato su diversi portainnesti (Nikolaou et al., 2003a; 2003b), su cloni di 'Tempranillo' autoradicati (Torres et al., 2018), e sulla cultivar 'Ecolly' autoradicata (Ye et al., 2022). Questi lavori hanno evidenziato che il successo della colonizzazione non dipende dalla quantità di acqua somministrata all'impianto, e questo indipendentemente dall'utilizzo di un'unica specie micorrizica (Nikolaou et al., 2003a; 2003b) o di un mix costituito da molte specie micorriziche (Torres et al., 2018; Ye et al., 2022). In aggiunta, nei lavori di Nikolaou et al. (2003a; 2003b) è stato evidenziato che ci sono differenze tra portainnesti per quanto riguarda il livello di micorizzazione acquisito dalle radici supportato anche dal numero di spore osservato nel suolo

(maggior colonizzazione del portinnesto, maggior numero di spore micorriziche osservate), ma non per quanto riguarda l'irrigazione somministrata alle piante. Altri test effettuati in vaso hanno riscontrato effetti differenti scaturiti dalla carenza idrica sulla colonizzazione micorrizica. Nel lavoro di Fattahi et al. (2021) è riportato che la colonizzazione micorrizica della cultivar 'Asgari' autoradicata è stata ridotta con l'aumentare dello stress idrico con percentuali direttamente proporzionale al livello di irrigazione applicato. Il lavoro di Shahsavandi et al. (2018) ha evidenziato un aumento della colonizzazione nelle cultivar 'Yaghouti' e 'Perlette' autoradicate a seguito della sola carenza idrica, ma una riduzione quando le piante di vite erano sottoposte a stress combinati di siccità e temperature elevate, 45°C.

4.3 IMPATTO DEI FUNGHI MICORRIZICI (MA) SULLO SVILUPPO DELLA VITE E SUL CONTENUTO DI MINERALI

Nella maggior parte degli studi esaminati, l'applicazione di funghi MA ha migliorato la sopravvivenza e stimolato la crescita della vite in condizione di stress idrico. I dati estrapolati da Cardinale et al. (2022) ci dicono che l'applicazione in vigneto di mix micorrizici, che includevano le specie *F. coronatum*, *F. caledonium*, *F. mosseae*, *S. viscosum* e *R. irregularis*, supportate da batteri quali *Bacillus subtilis*, *Paenibacillus durus* e *Pseudomonas fluorescens*, ha ridotto la mortalità delle piante madri del portinnesto '1103P' di circa il 50%. In particolare, nelle piante controllo non micorrizzate (NM) esaminate nella seconda stagione vegetativa si è riscontrato un tasso di mortalità del 64,7% rispetto al 17,6% osservato per le piante M. In generale la crescita vegetativa è stata positivamente stimolata: l'area totale fogliare e la lunghezza dei germogli sono risultate quattro volte superiori alle dimensioni registrate nelle piante controllo e anche il peso fresco degli organi verdi è aumentato. L'attivo assorbimento dei nutrienti e dell'acqua ha favorito la crescita con conseguente effetto di diluizione degli elementi minerali. In Cardinale et al. (2022) il successo delle piante M è spiegato dal fatto che, durante la prima stagione vegetativa, la presenza delle micorrize ha evitato la senescenza precoce delle foglie, permettendo alla pianta di traslocare i nutrienti nelle strutture di riserva.

Diversamente da quanto appena discusso, un lavoro precedentemente effettuato da Valentine et al. (2006) ha testato la capacità della specie *F. mosseae* inoculata nella cultivar 'Chenon blanc' autoradicata allevata in vaso, di sopperire alla carenza idrica. Questa sperimentazione non ha evidenziato differenze in merito all'area fogliare tra piante controllo e piante trattate. Allo stesso modo non è stata osservata nessuna differenza tra controllo e

trattato anche per quanto riguarda l'assorbimento di azoto (N). Tuttavia, sono stati riscontrati ottimi valori specifici di peso secco in foglie e radici.

Anche lo studio condotto da Torres et al. (2021) su 'Merlot/3309C', allevato in vigneto utilizzando un mix micorrizico composto da differenti specie fungine e batteri, non ha evidenziato differenze tra le piante trattate e i controlli per quanto riguarda l'incremento dell'area fogliare. Questo spiegherebbe, secondo gli autori, la bassa resa indotta dallo stress idrico sulle piante inoculate. In questo test sperimentale, il contenuto di elementi minerali fogliari non è stato affatto influenzato dall'uso dell'inoculo micorrizico in nessun trattamento idrico, deficitario e non. Inoltre, Torres et al. (2021) hanno evidenziato che, in assenza di stress idrico, l'inoculazione fungina ha compromesso la crescita vegetativa in termini di peso fresco delle potature e diametro del tronco, come indicato dall'indice di dipendenza relativa (RWD).

Diversi esperimenti condotti in vaso in ambiente controllato hanno evidenziato un incremento di peso secco e/o fresco di radici e germogli indotto dalla presenza della micorriza. In dettaglio, lo studio, condotto da Nikolaou et al. (2003a), ha evidenziato che in condizione di carenza idrica l'interazione tra portainnesti e inoculo fungino ha indotto un aumento del peso secco dei germogli soprattutto su 'Cabernet/110R', '1103P' e '41BMgt' rispetto alle altre combinazioni di portainnesto. Complessivamente il peso secco dei germogli delle piante M rispetto a quelle NM è risultato sempre superiore. Contestualmente le concentrazioni di fosforo (P) fogliare hanno registrato valori doppi rispetto alle piante NM quando il terreno non era stato fertilizzato con P prima della prova sperimentale. Al contrario, quando il terreno delle piante prima del trattamento idrico deficitario è stato fertilizzato con P, al fine di avere taglie uniformi nelle piante M e NM, il peso secco e le concentrazioni fogliari di P non hanno mostrato differenze significative tra piante M e NM. Infine, in Nikolaou et al. (2003a), i ricercatori hanno constatato che le migliori prestazioni della vite sono state registrate grazie ad una buona compatibilità portainnesto $\times$ *F. Mosseae* che ha prodotto un attivo assorbimento del P migliorando la regolazione della siccità nella vite per osmosi. Anche nel lavoro di Aslanpour et al. (2019) la presenza di P fogliare nelle piante sottoposte a stress idrico è maggiore in piante di vite M autoradicate in vaso. Gli autori hanno osservato incrementi specie dipendenti con quantità di fosforo fogliare nel trattamento con *R. fasciculatus* rispetto a quelli trattati con *F. mosseae*, questi ultimi infatti non si sono differenziati dai controlli. Gli autori hanno sottolineato che anche altri minerali sono specie dipendenti, in condizioni di carenza idrica. Quindi se l'inoculo con *F. mosseae* incrementa il contenuto di potassio fogliare, quelle trattate con *R. fasciculatus* avevano il più alto contenuto di magnesio, mentre non si sono osservate differenze rispetto al controllo per le piante inoculate con *R. irregularis*.

Nel test sperimentale condotto in vaso sulla cultivar ‘Asgari’ autoradicata è stato riscontrato che i trattamenti micorrizici hanno migliorato il peso secco sia delle radici che dei germogli, così come i rapporti germoglio/radice (Fattahi et al., 2021). L’incremento maggiore è stato osservato utilizzando come inoculo micorrizico le specie *C. etunicatum* e *F. mosseae*. Effetti positivi sulla biomassa sono stati riportati anche nel lavoro di Ye et al. (2022): le piante M esposte per breve tempo allo stress idrico hanno evidenziato valori più alti di biomassa secca in germogli e radici rispetto alle NM. Infine, un incremento del peso fresco e secco delle radici e dell’assorbimento di acqua e nutrienti, è stato osservato anche per le cultivar ‘Yaghouti’ e ‘Perlette’ autoradicate allevate in vaso (Shahsavandi et al., 2018). Gli autori, tuttavia, hanno sottolineato che la combinazione di stress idrico ed alte temperature ha sensibilmente compromesso la crescita delle piante di vite.

4.4 EFFETTI SUL CONTENUTO IDRICO DELLA PIANTA

Il potenziale idrico Ψ è stato valutato in diversi lavori tra quelli esaminati. Si tratta di un parametro che serve a definire la direzione del flusso idrico attraverso le membrane cellulari, tessuti e organi della pianta. In generale in alcuni lavori, è stato osservato un potenziale idrico Ψ maggiore, indice di una maggiore capacità di mantenere l’idratazione interna della pianta, associato alla presenza dell’inoculo micorrizico. Nel lavoro di Nikolaou et al. (2003a) effettuato su piante in vaso in ambiente controllato è stato osservato che portinnesto, apporto di acqua e presenza di micorriza possono influire sullo stato dell’acqua della pianta di vite. In particolare, se la presenza o assenza della micorriza è ininfluyente nelle piante innaffiate, in quelle sottoposte a regime di carenza idrica, il potenziale idrico fogliare (Ψ_{foglia}) all’alba (PLWP) misurato a 5-8 giorni è risultato maggiore (meno negativo) nelle piante M rispetto a quelle NM ad eccezione del portinnesto ‘140Rug’, per il quale non si sono osservate differenze tra le trattate e non trattate con il fungo micorrizico a causa dell’esaurimento dell’acqua nel terreno, del vaso trattato con il fungo, all’ottavo giorno. In generale la presenza di micorriza ha ridotto le differenze tra portinnesti anche se, nel tempo, i valori idrici maggiori sono stati registrati per i portinnesti ‘1103P’, ‘140Rug’, ‘110R’, ‘44-53M’.

Altri esperimenti effettuati in vaso hanno evidenziato i benefici dell’inoculo micorrizico nel mantenere più elevati livelli di idratazione. Nel lavoro condotto sulla cultivar ‘Ecolly’

autoradicata inoculata con un mix di specie fungine micorriziche costituite da *R. irregularis*, *F. mosseae*, *R. aggregatum* e *C. etunicatum* si è osservata una riduzione minore del contenuto idrico relativo nelle foglie sottoposte a stress idrico rispetto alle piante non inoculate (Ye et al., 2022).

D'altro canto, nel lavoro di Fattahi et al. (2021) condotto sulla cultivar 'Asgari' autoradicata, dove in generale si è osservata una riduzione del contenuto idrico relativo della pianta proporzionale all'aumento dello stress idrico, si evidenzia un effetto specie micorrizica-dipendente. Gli autori indicano tra le specie testate quella di *C. etunicatum* capace di mantenere il più elevato contenuto idrico relativo in pianta. Contestualmente gli autori sottolineano che questo successo è associato sia ad un maggiore assorbimento, sia ad una efficiente regolazione osmotica degli elementi nutritivi (Fattahi et al., 2021). A differenza dei risultati riassunti fino ad ora, nel lavoro di Valentine et al. (2006), gli autori hanno osservato valori simili del potenziale idrico dei germogli di 'Chenon blanc' autoradicata tra le piante M e NM, rispettivamente -1,52MPa e -1,47MPa. In generale il contenuto idrico relativo nelle foglie era significativamente più basso nelle piante sottoposte a stress idrico rispetto alle piante ben irrigate, indipendentemente dal fatto che le piante fossero inoculate o meno. Un test relativo alla valutazione del potenziale idrico è stato condotto in vigneto nel lavoro di Torres et al. (2021). In questo caso su 'Merlot/3309C' la presenza dell'inoculo micorrizico tendeva a determinare valori di potenziale idrico dello stelo, (SWP), più elevati con trattamento idrico deficitario. Pertanto, una maggiore presenza di micorriza nella zona radicale è stata messa in relazione con il miglioramento dello stato idrico della vite. Tuttavia, la vite non è stata esposta a un grave stress idrico, poiché le piante non hanno mai raggiunto valori di SWP e conduttanza stomatica (Gs) inferiori a -1,5 MPa e 50 mmol m⁻² s⁻¹, rispettivamente (Torres et al., 2021).

4.5 ATTIVITÀ FOTOSINTETICA

Per quanto concerne l'attività fotosintetica, i lavori esaminati hanno valutato l'influenza dell'inoculo micorrizico in piante sottoposte o meno a condizioni di stress idrico esaminando diversi parametri quali la Gs, la fissazione di carbonio (An) e il contenuto di pigmenti nelle foglie.

4.5.1 EFFETTI SULLA CONDUTTANZA STOMATICA (G_s)

La G_s misura la velocità alla quale il vapore acqueo e/o l'anidride carbonica passano attraverso gli stomi, piccoli pori posti sulla pagina inferiore delle foglie di vite che svolgono un ruolo importante nello scambio gassoso tra le piante e l'atmosfera. Da quanto emerge dalla ricerca bibliografica effettuata in questa tesi, G_s è stata positivamente influenzata nelle piante inoculate con i funghi micorrizici in condizioni di stress piuttosto che in condizioni idriche ottimali (Nikolaou et al., 2003). Nella prova sperimentale presentata da Nikolaou et al. (2003), condotta in vaso su diversi portinnesti, dopo cinque e otto giorni di siccità la conduttanza stomatica è stata sensibilmente compromessa, ma ha mantenuto valori superiori alle piante NM per 'Cabernet/1103P', '44-53M', ad eccezione di 'Cabernet/140Rug' ($0.08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in M, $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in NM), mentre il portinnesto '140Rug' ha esaurito più rapidamente le risorse idriche. Come osservato per altri parametri, la micorriza ha esercitato un'influenza positiva anche per la G_s in relazione al tipo di portinnesto (Nikolaou et al., 2003a).

L'effetto benefico della micorriza nel sostenere la G_s in condizioni di stress idrico è stata osservata anche per la cultivar 'Ecolly' autoradicata allevata in vaso, dove è stato evidenziato che un incremento dei valori di G_s ha permesso alla pianta di sostenere la fotosintesi (Ye et al., 2022).

Come osservato anche per altri parametri, nel lavoro di Valentine et al. (2006) si è osservata una riduzione dei valori di G_s nelle foglie di 'Chenon Blanc' autoradicata inoculate con il solo fungo micorrizico *F. mosseae* rispetto a quelli rilevati nelle piante non inoculate. Il calo di G_s , però, non ha limitato l'attività fotosintesi (31% e 23% in NM e M rispettivamente in condizioni di carenza idrica).

Nell'esperimento condotto in vigneto su 'Merlot/3309C' la G_s è stata condizionata dalla combinazione di inoculo dei funghi micorrizici e approvvigionamento idrico. Infatti, la presenza del fungo micorrizico ha mitigato la riduzione dello scambio gassoso post-invaiaura (Torres et al., 2021).

4.5.2 EFFETTI SULLA FISSAZIONE DEL CARBONIO (A_N)

Alcuni lavori hanno registrato effetti considerevoli della micorriza sulla fissazione del carbonio in condizioni di stress idrico (Nikolaou et al., 2003a; Torres et al., 2021). La presenza del fungo ha incrementato la fissazione di C nelle piante sottoposte a stress idrico. Ye et al. (2022) non hanno registrato differenze nell'attività del fotosistema II (PSII) in buone condizioni idriche; piuttosto il mix fungino ha migliorato le prestazioni fotosintetiche alleviando i danni da stress idrico. La fotosintesi, inoltre, è stata avvantaggiata da un migliore

scambio gassoso stomatico. Nello studio condotto da Shahsavandi et al. (2018), l'attività del PSII (Fv/Fm) è stata compromessa dall'esposizione sia allo stress idrico che alle alte temperature nella vite NM e M. La crescita durante la fase di recupero della vite post-stress, è stata più che lenta in "Yaghoui" meno in "Perlette", indipendentemente dalla presenza del fungo, a causa dei danni al fotosistema. Infine, in Valentine et al. (2006), sebbene le piante M abbiano presentato una minor conduttanza stomatica e diffusione della CO₂, hanno mantenuto una buona attività fotosintetica grazie all'aumento di WUE, dell'attività dell'enzima Rubisco, della catena di trasporto elettronica e della massa specifica fogliare.

4.5.3 CONTENUTO PIGMENTI FOGLIARI

I livelli di clorofilla a e b sono stati ridotti con lo stress idrico. L'inoculo fungino ha alleviato però la perdita eccessiva in pigmenti clorofilliani (Ye et al., 2022). Concentrazioni maggiori di clorofilla nel lavoro di Fattahi et al. (2021) sono state osservate nella cultivar "Asgari" inoculata con la specie micorrizica *D. versiforme*. Anche il contenuto dei carotenoidi è aumentato grazie alla presenza della micorriza proporzionalmente alla severità dello stress idrico. In particolare, i più alti livelli sono stati osservati utilizzando la specie micorrizica *C. etunicatum*. Secondo gli autori, l'approvvigionamento elevato di magnesio e ferro ha favorito la sintesi della clorofilla, mentre l'aumento di carotenoidi è una risposta fisiologica di fotoprotezione. In Ye et al. (2022) lo stress idrico ha influito sul metabolismo dei pigmenti, inficiando di conseguenza la fluorescenza e la fotosintesi. Tuttavia, la vite M ha mostrato contenuti elevati di clorofilla a e b sia in condizioni di stress idrico che in buone condizioni idriche.

4.6 COMPONENTI DELLA RESA

I metaboliti primari delle bacche di 'Merlot/3309C' non hanno subito cambiamenti né dall'inoculazione con il fungo micorrizico né dal trattamento idrico (pH, acidità totale, contenuto zuccherino, peso fresco acino). Allo stesso modo non è cambiato il contenuto totale in polifenoli (metaboliti secondari) (Torres et al., 2018; Torres et al., 2021). Tuttavia, è stata la composizione di polifenoli delle piante M durante lo stress a registrare un cambiamento, in particolare per quanto riguarda i flavonoli, la quercitina è aumentata mentre la siringatina è diminuita. Gli autori sottolineano che, è stata riscontrata una forte relazione tra la colonizzazione micorrizica delle radici e alcuni flavonoidi, a conferma dell'effetto delle MA nella regolazione dei geni chiave dei polifenoli (Torres et al., 2021). La carenza idrica sulla

cultivar ‘Merlot/3309C’ ha ridotto i derivati degli antociani (antociani disostituiti). Sulla cultivar ‘Tempranillo CL-1089’ autoradicata lo stress e la modifica del metabolismo dell’ABA indotti da MA hanno aumentato il contenuto in antociani in prossimità della raccolta (Torres et al., 2018).

4.7 FITORMONI

Per quanto riguarda il ruolo della micorrizzazione nell’influencare il contenuto ormonale nella vite in condizioni di stress idrico, il lavoro di Nikolaou et al. (2003b) ha determinato il contenuto di citochinina all’apice dei germogli nelle sue due forme (zeatina: Z/ZR e isopentenyladenine: iAde/iAdo). Complessivamente il contenuto in citochinina è stato influenzato positivamente dalla colonizzazione micorrizica, dal trattamento idrico e dal tipo di portainnesto. Non c’è, invece, un legame tra il fitormone e PLWP, Pn e Gs. Il contenuto in zeatina è aumentato in tutte le viti M irrigate e non, mentre l’isopentenyladenine non ha seguito lo stesso trend. I valori più alti sono stati registrati su ‘Cabernet/110R’. Come osservato dagli autori, è possibile che il contenuto di citochinina tra i vari portainnesti dipenda dalla differenza di densità del sistema radicale. Nonostante l’ormone abbia effetto sulla conduttività idraulica della pianta, non c’è un’effettiva correlazione tra la citochinina e i valori di PLWP, Gs e Pn. Lo stress idrico ha diminuito il contenuto in citochinina ma in misura ridotta nelle piante MA.

Torres et al. (2018) hanno monitorato il contenuto in ABA e dei suoi cataboliti (ABA-GE, 7’OH-ABA, DPA, PA) dalla fine dell’invasatura fino a maturità completa della bacca. A maturazione la bacca della vite trattata con l’inoculo MA possedeva una concentrazione del catabolita 7’OH-ABA maggiore sotto stress rispetto alla vite di controllo stressata e non trattata con il fungo MA. Gli autori hanno supposto che MA abbia modificato il metabolismo di ABA aumentando la concentrazione del suo catabolita in condizioni di stress. Secondo gli autori, conseguentemente all’alterazione dell’accumulo di ABA, c’è stato un aumento della concentrazione di antociani nelle viti M rispetto alle NM sotto stress.

In alcune ricerche è stato analizzato l’incremento significativo di prolina libera, in radici e foglie delle piante M sottoposte a carenza idrica rispetto ai controlli NM (Valentine et al., 2006). In particolare, per Valentine et al. (2006) risulta che il maggior contenuto di prolina libera nelle piante di ‘Chenon blanc’ autoradicata M con *F. mosseae*, sottoposte a carenza idrica abbia migliorato l’uso efficiente di acqua. Ciò potrebbe essere la ragione della maggiore crescita delle piante inoculate. Differentemente da quanto appena riportato, nel lavoro di

Fattahi et al. (2021) condotto in vaso sulla cultivar ‘Asgari’ autoradicata inoculata separatamente con quattro funghi del genere *Glomus*, il contenuto in prolina ha subito cambiamenti nelle piante con trattamenti idrici deficitari. I valori più alti, sono stati registrati sulla pianta NM.

5. DISCUSSIONE

In questo lavoro di tesi si è cercato di comprendere il ruolo della micorriza nel sostenere lo sviluppo e la produzione in piante di vite in condizioni di stress idrico. Con questa finalità è stata analizzata la produzione scientifica degli ultimi decenni che si è occupata di sviluppare prove sperimentali sia in vigneto che in ambiente controllato in vaso. Svariati sono stati i parametri esaminati in relazione a cultivar e inoculi micorrizici differenti, esaminando in alcuni lavori anche il ruolo della simbiosi micorriza nativa.

La risposta delle piante alla simbiosi dipende fortemente dalle condizioni ambientali e dall'identità dei simbionti (Smith and Read, 2008). La vite è notevolmente dipendente dalle micorrize, poiché questa pianta ha radici a bassa densità e scarsi peli radicali (Trouvelot et al., 2015; Massa et al., 2020). Tuttavia, il grado di micorizzazione è fortemente influenzato dalle caratteristiche del suolo e, in misura minore, dallo stadio di sviluppo della pianta ospite (Schreiner and Mihara, 2009; Balestrini et al., 2010). L'indagine effettuata in questo lavoro di tesi ha evidenziato che il livello di colonizzazione micorrizica delle radici a seguito della somministrazione di un inoculo esogeno in vaso può cambiare in relazione alla disponibilità di acqua ma che principalmente è influenzato dalle condizioni di allevamento delle piante (Torres et al., 2018; Ye et al., 2022) o dal portinnesto (Nikolaou et al., 2003a; 2003b), indipendentemente dal tipo di inoculo somministrato.

Allargando l'indagine agli arbuscoli, struttura intraradicale di interscambio dei nutrienti tra pianta e fungo, alcuni test ne hanno osservato una riduzione in condizione di carenza idrica (Valentine et al., 2006; Torres et al., 2018). Questo declino, come citato dagli autori, potrebbe essere spiegato come una risposta fisiologica dell'ospite che ha favorito la crescita radicale, aumentando quindi la superficie di terreno esplorata, a discapito del simbionte (Valentine et al., 2006). Un risultato differente è stato osservato nel lavoro di Ye et al. (2022) dove lo stress idrico non ha prodotto variazioni significative nella frequenza degli arbuscoli.

Interessanti gli studi che hanno evidenziato la relazione tra carenza idrica e simbiosi micorrizica naturale della vite in vigneto. Questi lavori mostrano una maggiore colonizzazione radicale ad opera delle specie micorriziche indigene nelle piante allevate in condizioni di carenza idrica (Schreiner et al., 2007; Donkò et al., 2014). Gli autori suggeriscono che periodi

di siccità o di scarse precipitazioni, possono aumentare la quantità di colonizzazione micorrizica e quindi contribuire alla tolleranza della vite allo stress da siccità. In particolare, si è osservato un numero maggiore di arbuscoli alle quote più elevate dei versanti, ove l'acqua era meno disponibile. Perciò quando l'umidità del suolo è maggiore, la frequenza degli arbuscoli diminuisce. Questa osservazione sottolinea una naturale capacità delle piante di modulare la simbiosi autoctona in condizioni di stress e soprattutto attribuisce un ruolo differente all'inoculo esogeno che, nel supportare le piante di vite contro gli stress biotici (Falaschetti et al., 2021) o abiotici, non necessita in modo specifico di incrementare il livello di colonizzazione, (Landi et al., 2021), ma passa attraverso l'attivazione di specifiche vie metaboliche (Nogales et al., 2019; Liu et al., 2022).

Interessante è l'indagine effettuata da Torres et al. (2021), che hanno somministrato un inoculo esogeno in vigneto in piante già naturalmente M. Gli autori hanno evidenziato un incremento del grado di micorrizazione ma indipendente dallo stress idrico. A dimostrazione che la risposta agli stress abiotici non coinvolge necessariamente variazioni quantitative del livello di micorrizazione.

L'impatto sulla crescita della pianta è strettamente correlato all'approvvigionamento idrico e nutritivo. In questo contesto il ruolo della simbiosi micorrizica è fondamentale. Tuttavia, l'interazione tra i due simbionti ha mostrato risultati eterogenei correlati alle caratteristiche fisiologiche geneticamente controllate che regolano l'associazione tra vite e ospite simbiote (Ruiz-Lozano et al., 1995; Torrecillas et al., 2012; Fattahi et al., 2021; Lu et al., 2022). La crescita della pianta è associata all'assorbimento dei nutrienti. Nella vite, come in tutte le piante affini alla micorrizazione, la simbiosi incrementa l'apparato radicale consentendo una più ampia esplorazione del suolo e di conseguenza una maggiore capacità di approvvigionamento di acqua e nutrienti. Nei lavori esaminati, i livelli di biomassa secca sono risultati, nella maggior parte dei casi, più alti nelle vite M in condizioni di scarsità idrica. Più risorse la vite accumula negli organi di riserva, migliore è la crescita durante la successiva stagione vegetativa (Trouvelot et al., 2015; Cardinale et al., 2022). Infatti, ad eccezione del Pb, che è noto produrre fenomeni di fitotossicità, l'inoculo micorrizico incrementa l'acquisizione di minerali in piante di vite sottoposte a stress (Cardinale et al., 2022).

In generale il ruolo della micorriza è quella di accelerare l'acquisizione di macro e micronutrienti (Wang et al., 2022), soprattutto del fosforo (Augé, 2001). Il fosforo (P) è assorbito da un trasportatore fosfato dell'ifa extra-radiale e trasportato sotto forma di polifosfato (Poly P) fino alla regione della membrana peri-arbuscolare (Saito, 2000; Wang et al., 2022). Questo meccanismo mostra i suoi benefici nel momento in cui c'è un'insufficiente

disponibilità di fosforo nel suolo come osservato anche in vite (Nikolaou et al., 2003a; Trouvelot et al., 2015; Aguilera et al., 2022). Quindi il miglior stato idrico della pianta ha un impatto sulla crescita, in quanto con l'acqua entrano anche i nutrienti e non sorprende che, in condizioni di carenza, la pianta metta in atto una serie di risposte per contenere i danni associati allo stress.

In generale la carenza idrica si evidenzia quando la richiesta di acqua dall'atmosfera (traspirazione) supera la velocità di assorbimento delle radici. Il potenziale idrico Ψ inevitabilmente scende e l'equilibrio idrico tra suolo-pianta-atmosfera viene compromesso (Augé, 2001). Questo è quanto si è osservato nel lavoro di Nikolaou et al. (2003a), in portinnesti inoculati con *F. mosseae*, dove il potenziale idrico fogliare (Ψ_{foglia}) è risultato piuttosto elevato, grazie alla presenza della micorriza, ma è declinato molto rapidamente, rispetto alle piante NM esposte a carenza idrica, perché il suolo si è asciugato più velocemente. Oppure come è stato visto per la cultivar 'Chenon blanc' autoradicata, il Ψ_{germogli} delle piante NM e M non ha mostrato grandi differenze, (1,52MPa e -1,47MPa rispettivamente) (Valentine et al., 2006)

Nel corso degli anni l'analisi dell'influenza della micorriza sul contenuto idrico della pianta e della Gs è stata oggetto di molti studi scientifici.

Perché la pianta M è stata in grado, nella maggior parte degli studi esaminati, di sostenere valori più elevati di potenziale idrico e scambio gassoso? La risposta non è univoca, dato che l'interazione micorrizica può interagire su più aspetti regolando la risposta biofisica (idraulica) biochimica (non-idraulica) (Duan et al., 1996; Augé, 2000) ed osmotica (Wang et al., 2022) nella pianta. In dettaglio nella regolazione biofisica, il rapporto radice M/germoglio influenza l'idratazione della foglia e di conseguenza Gs. La micorriza potrebbe aumentare la conduttanza idraulica (kpr). E' stato osservato che le MA estendono la superficie radicale attiva nell'assorbimento dell'acqua, riducendo la velocità del flusso e attenuando la caduta del potenziale matriciale alla superficie della radice (Abdalla and Mutez, 2021). La pianta così riuscirebbe a sopperire all'imminente traspirazione. L'interazione micorrizica potrebbe migliorare indirettamente l'idratazione della pianta perché svolge un'azione diretta sulla struttura del terreno così da aumentarne il potere di ritenzione (Augé, 2004). La promozione della Gs e dello stato idrico della vite, quindi, è attribuibile sia alla colonizzazione del suolo e sia alla colonizzazione delle piante.

Nella regolazione biochimica, la chiusura degli stomi indotta dalla siccità non si verifica parallelamente all'abbassamento del potenziale idrico Ψ (Duan et al., 1996). Ciò ha suggerito che la regolazione dello scambio gassoso non è direttamente associata ad una risposta idraulica

della pianta ma ad una risposta ormonale alla siccità. Come ben sappiamo i primi segnali di siccità vengono trasmessi senza che tutto l'apparato radicale sia compromesso dalla disidratazione. Questi segnali chimici agiscono come inibitori (Augé, 2000). Il principale inibitore coinvolto nella regolazione del comportamento degli stomi è l'ABA. La sua concentrazione aumenta con la disidratazione delle radici di secondo e terzo ordine e di conseguenza è strettamente correlata al contenuto idrico del terreno (*suolo θ*). Prove sperimentali hanno evidenziato che le piante di *Vigna unguiculata* inoculate con *R. irregularis* hanno bisogno di un terreno più asciutto per produrre la stessa quantità di ABA delle piante NM (0,12 e 0,16 g/g per M e NM rispettivamente; valori critici al di sotto dei quali ABA aumenta esponenzialmente) (Duan et al., 1996). Il basso contenuto di ABA non è dovuto ad un semplice effetto di diluizione bensì potrebbe dipendere da un suo diverso caricamento e movimento lungo lo xilema, altrimenti la chiusura degli stomi nelle piante inoculate con la micorriza potrebbe essere mediata da un metabolita putativo dipendente dalla micorriza che sostituisce l'ABA (su *Olea europaea* L.) (Ouledali et al., 2018). A supporto di questa teoria, nel lavoro di Torres et al. (2018), l'ABA è stato valutato, in dettaglio, in relazione alla maturazione dell'acino dove è stato evidenziato che l'inoculo micorrizico ha modificato il metabolismo dell'ABA, aumentando la concentrazione di 7'OH-ABA durante il trattamento idrico deficitario. Gli autori suppongono che MA abbia modificato il metabolismo dell'ABA interferendo sul maggiore accumulo di antociani nella bacca. La micorriza probabilmente è capace di sovraregolare e sottoregolare l'espressione di geni chiavi per la sintesi di ABA in condizioni di stress (Wang et al., 2022). Ciò spiegherebbe anche la diversa risposta della foglia ai segnali ormonali provenienti dalle radici rispetto alle piante di controllo (Duan et al., 1996; Ouledali et al., 2018).

Altri ormoni sono influenzati dallo stato micorrizico in condizioni di carenza idrica. Lo studio condotto da Nikolaou et al. (2003b) ha dimostrato che l'applicazione di inoculo micorrizico ha aumentato il contenuto in citochinina, soprattutto della Zeatina, indipendentemente del trattamento idrico utilizzato. Dalla disamina del testo, il fattore responsabile di questo aumento è la densità radicale, specifica per ogni portainnesto, dato che la citochinina è prodotta dagli apici radicali (Evert and Eichhorn, 2013). Non è stato dimostrato, quindi, un legame diretto tra la presenza della micorriza e l'aumento in citochinina (Allent et al., 1980), a patto che non ci sia un'eventuale regolazione della presenza micorrizica sull'espressione genica della citochinina (Wang et al., 2022).

La micorriza è indirettamente responsabile della regolazione osmotica della vite in quanto influenza l'assorbimento di sostanze osmoregolatrici come soluti inorganici (Ca, K, Mg) e

organici come la prolina (Wang et al., 2022). La prolina libera è un amminoacido per il quale è stato osservato un ruolo di molecola ‘osmolita’; quindi, con la capacità di modulare la perdita di acqua perché si accumula in quantità elevate nel citoplasma non interferendo con le normali funzioni cellulari (Chun et al., 2018). Nonostante l’accumulo di prolina abbia mostrato tendenze diverse nelle prove sperimentali che hanno coinvolto la vite, si è comunque distinto per fronteggiare la carenza idrica della vite. In alcune sperimentazioni che hanno coinvolto le cultivar “Asgari” “Yaghouti” e “Perlette”, il contenuto in prolina è aumentato nelle piante NM con l’aumento della severità dello stress idrico per abbassare il potenziale idrico delle cellule radicali, (Shahsavandi et al., 2018; Fattahi et al., 2021); in altre sperimentazioni sulla cultivar ‘Chenon Blanc’ autoradicata (Valentine et al., 2006), il suo maggior accumulo nelle foglie e nelle radici, mediato dall’inoculo, potrebbe essere stato un investimento per sostenere l’attività fotosintetica in condizioni di stress, al netto di una riduzione della Gs.

Oltre alla prolina, anche elementi inorganici come Ca, K, Mg, agiscono come osmoregolatori organici fogliari e radicali, e si accumulano in presenza della micorriza proteggendo le piante dai danni da stress idrico (Ruiz-Lozano et al., 1995; Wang et al., 2022). Un ruolo simile è stato suggerito per questi elementi anche in piante di vite (Valentine et al., 2006; Shahsavandi et al., 2018).

In sintesi, la carenza idrica ha ridotto la capacità fotosintetica della pianta, in termini di An, di Gs, contenuto in clorofilla e danni al centro del PSII, indipendentemente dalla presenza della micorriza. Nonostante ciò, quest’ultima ha alleviato i danni che sono emersi dalle piante di controllo NM sottoposte al medesimo trattamento idrico (Shahsavandi et al., 2018, Ye et al., 2022). Non risulta che i parametri fotosintetici siano stati influenzati direttamente del fungo, bensì la protezione dallo stress idrico è associata ai vantaggi guadagnati dalla presenza della micorriza, quali miglior assorbimento di micro e macronutrienti (P, Fe, Mg) regolazione degli osmo-regolatori (Ca, K, Prolina), una migliore relazione idrica suolo/pianta e WUE, una sostenuta Gs e diffusione della CO₂ (Mikiciuk et al., 2018) e una ridotta perdita di clorofilla a e b (Ye et al., 2022), (figura 1.6).

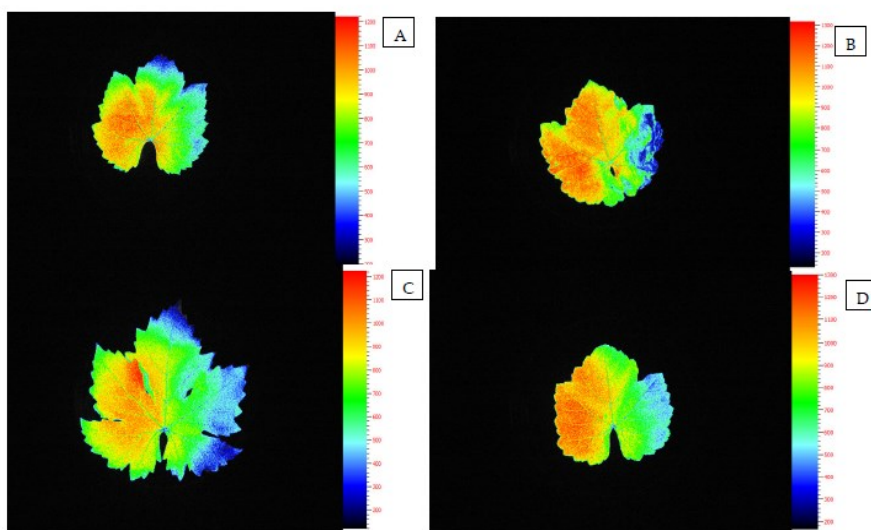


Figura 1.6: Foto di immagini di fluorescenza della clorofilla scattate dal sistema FlourCam FC 800-C/1010. A: foglia da pianta NM, ben irrigata; B: foglia da pianta NM, stress da siccità; C: foglia da pianta M, ben irrigata; D: foglia da pianta M, stress da siccità. I colori verde e blu indicano lo stato di salute delle foglie. I colori rossastri indicano l'area che ha sofferto per lo stress delle foglie. Le foto hanno mostrato i parametri della massima efficienza fotochimica del PSII Fv/Fm. Questo indicava che l'inoculazione di funghi MA aumentava i parametri della massima efficienza fotochimica di PSII Fv/Fm rispetto alle piante NM (figura tratta da Ye et al., 2022).

Il ruolo determinante della simbiosi micorrizica nel sostenere e modificare le qualità organolettiche delle uve è stata osservata in diversi lavori indipendentemente dallo stress idrico. In questi lavori, l'applicazione di formulati commerciali a base di *Glomus* spp. ha evidenziato un'influenza sulla resa in base alle cultivar (Antolín et al., 2020). Su 'Cabernet Sauvignon/SO4', ad esempio, il mix commerciale Mykoflor ha aumentato il numero di grappoli e il peso dei grappoli, ma ha diminuito il peso unitario dell'acino (Karoglan et al., 2021). Il contenuto in polifenoli è aumentato durante tutti e due e gli anni di sperimentazione, evidenziando come i flavonoli rispondono in maniera migliore alla presenza del fungo simbiote. Sulle cultivar antiche recuperate, invece, la massa dei grappoli e degli acini differiva significativamente tra le varietà. L'inoculazione di funghi micorrizici ha ridotto complessivamente le dimensioni del grappolo e dell'acino nella vite con intensità diversa a seconda della varietà. La micorriza ha determinato, inoltre, un'elevata concentrazione di zuccheri totali solubili e un ridotto contenuto fenolico totale (TPI) (Antolín et al., 2020). I solidi solubili e l'indice di maturazione (Brix/Acidità titolabile), invece, sono stati influenzati positivamente e ridotto la concentrazione di acidi (Nicolàs et al., 2015). Questi lavori attribuiscono un ruolo determinante della micorriza nel modificare le qualità organolettiche dell'uva.

Dalla disamina dei testi bibliografici di Torres et al. (2018) e Torres et al. (2021) è emerso che l'applicazione dell'inoculo fungino sulle cultivar, 'Merlot/3309C' e 'Tempranillo CL-1089' autoradicata, in condizioni di stress idrico ha modificato la composizione dei polifenoli piuttosto che il loro contenuto totale. Tuttavia, non è riuscita a evitare la perdita in resa su 'Merlot/3309C'.

CONCLUSIONE

Nel corso dell'evoluzione la vite, come tanti altri organismi autotrofi, ha sviluppato una serie di risposte innate per sopperire agli stress biotici e abiotici. Tuttavia, quando i meccanismi di resistenza non sono sufficienti, la MA diventa un alleato ideale per la vite. Le ricerche presentate nel suddetto lavoro di tesi hanno messo in evidenza, con poche eccezioni, che il ruolo del simbionte fungino è stato sostanzialmente di sostegno per lo sviluppo e il mantenimento di un buono stato di salute della vite in condizioni siccitose. Gli effetti benefici sono indiretti e visibili esclusivamente nella parte aerea della pianta.

Con poca sorpresa, le risposte varietali alla simbiosi micorrizica non sono risultate essere regolate da meccanismi univoci, piuttosto dipendono dall'affinità tra i due organismi simbiotici, vite e fungo, e dal contesto ambientale in cui si trovano. A titolo di esempio, la comunità fungina nativa si è comportata diversamente dall'inoculo esogeno, attribuendo a quest'ultimo un diverso ruolo nel supportare la pianta.

Sebbene i progressi nella ricerca abbiano confermato, un aumento della tolleranza al deficit idrico, per molte piante M, come risultato di meccanismi controllati a più livelli, è necessario un approccio più olistico per comprendere questo fenomeno.

Per quanto concerne i benefici, il fungo, ha complessivamente ritardato i sintomi da stress migliorando l'assorbimento minerale, lo stato idrico della pianta, l'attività fotosintetica, la resa e la qualità dell'uva, e modificando l'accumulo di ABA, citochinina e dell'aminoacido prolina.

Bibliografía

- Abdalla, M., Mutez, A. 2021. Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis Enhances Water Status and Soil-Plant Hydraulic Conductance Under Drought. *Frontiers in Plant Science*, 12:722954. doi: 10.3389/fpls.2021.722954
- Aguilera, P., Ortiz, N., Becerra, N., Turrini, A., Gáinza-Cortés, F., Silva-Flores P. et al. 2022. Application of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Vineyards: Water and Biotic Stress Under a Climate Change Scenario: New Challenge for Chilean Grapevine Crop. *Frontiers in Microbiology*, 13:826571. doi: 10.3389/fmicb.2022.826571
- Allent, M., Moore Jr, T., Christensen, M. 1980. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae: I. Cytokinin increases in the host plant. *Canadian Journal of Botany (Canada)*, 58:371-374. doi: 10.1139/b80-038
- Alsina, M., Smart, D.R, Felicidad de Herralde, T.B., Biel, C., Stockert, C., Negron, C., et al. 2010. Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system. *Journal of Experimental Botany*, 621:99–109. doi: 10.1093/jxb/erq247
- Antolín, M., Izurdiaga, D., Urmeneta, L., Pascual, I., Irigoyen, J.J., Goicoechea, N. 2020. Dissimilar Responses of Ancient Grapevines Recovered in Navarra (Spain) to Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Terms of Berry Quality. *Agronomy*, 10:473. doi: 10.3390/agronomy10040473
- Aslanpour, M., Baneh, H., Tehranifar, A., Shoor, M. 2019. Evaluating the absorption rate of macro and microelements in the leaf of grape Sefid Bidaneh cv. Under drought conditions. *International Transaction Journal of Engineering, Management, & Applied Sciences & Technologies*, 10:515-525. doi: 10.14456/itjemast.2019.49
- Augé, R.M. 2000. Stomatal behavior of arbuscular mycorrhizal plants. In: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. s.l.:Yoram Kapulnik & David D. Douds, Jr., pp. 201-237. doi: 10.1007/978-94-017-0776-3
- Augé, R.M. 2004. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 84:373-381. doi: 10.4141/S04-002
- Augé, R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11:3–42. doi: 10.1007/s005720100097

- Balestrini, R., Magurno, F., Walker, C., Lumini, E., & Bianciotto, V. 2010. cohorts of arbuscular Mycorrhizal fungi (AMF) in vitis vinifera, a typical mediterranean fruit crop. *Environmental Microbiology reports*, 2:594-604. doi: 10.1111/j.1758-2229.2010.00160.x.
- Begum, N., Qin, C., Ahouger, M.A., Raza, S., Khan, M.I., Ashraf, M., et al. 2019. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers Plant Science*, 10:1068. doi: 10.3389/fpls.2019.01068
- Bonfante, P., Genre, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1:48. doi: 10.1038/ncomms1046.
- Cardinale, M., Minervini, F., De Angelis, M., Papadia, P., Migoni, D., Dimaglie, M., et al. 2022. Vineyard establishment under exacerbated summer stress: effects of mycorrhization on rootstock agronomical parameters, leaf element composition and root associated bacterial microbiota. *Plant and Soil*, 478:613–634. doi: 10.1007/s11104-022-05495-1
- Cetin, E., Bozkurt, A., Daler, S. 2019. Mycorrhiza - drought stress interactions: antioxidant enzyme activities and biochemical changes in two grapevine rootstocks. *Fresenius Environmental Bulletin*, 28:9702-9715.
- Chun, S., Paramasivan, M., Chandrasekaran, M. 2018. Proline accumulation influence by osmotic stress in arbuscular mycorrhizal symbiotic plants. *Frontiers Microbiology*, 9:2525. doi: 10.3389/fmicb.2018.02525
- Dayer, S., Scharwies, J.D., Ramesh, S.A., Sullivan, W., Doerflinger, F.C., Pagay, V. et al. 2020. Comparing Hydraulics Between Two Grapevine Cultivars Reveals Differences in Stomatal Regulation Under Water Stress and Exogenous ABA Applications. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi: 10.3389/fpls.2020.00705
- Donkò, Á., Eros Honti Z., Z. G., Villangò, S. & Bisztray, G. D. 2014. Changes of mycorrhizal colonization along moist gradient in a vineyard of Eger (Hungary). *Acta Universitatis Sapientiae Agriculture and Environment*, 6:13-23. doi: 10.2478/ausae-2014-0008
- Duan, X., Neuman, D.S., Reiber, J.M., Green, C.D., Saxton, A.M, Augé, R.M. 1996. Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *Journal of Experimental Botany*, 47:1541-1550. doi: 10.1093/jxb/47.10.1541

- Dumas-Gaudot, E., Gollothe, A., Cordier, C., Gianinazzi, S., Pearson-Gianinazzi, V. 2000. Modulation of host defence systems. In: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. s.l.:Yoram Kapulnik and David D. Douds, Jr, pp. 173-200. doi: 10.1007/978-94-017-0776-3
- Evert, F., Eichhorn, S., 2013. *La biologia delle piante di Raven*. VII a cura di New York: Zanichelli editore.
- Falaschetti, L., Manoni, L., Calero Fuentes Rivera, R., Pau, D., Romanazzi, G., Silvestroni, O., et al. 2021. A low-cost, low-power and real-time image detector for grape leaf esca disease based on a compressed CNN. *IEEE Journal of Emerging and Selected Topics in Power Electronics*, 11:468-481. doi: 10.1109/jetcas.2021.3098454
- Fattahi, M., Nasrollahpourmoghadam, S., Mohammadkhan, A. 2021. Comparison of Effectiveness of Arbuscular Mycorrhiza Fungi (AMF) on *Vitis vinifera* under Low Irrigation Conditions. *Agricultural Research Communication Centre*, 41:119 - 128. doi: 10.18805/ag.D-253
- Karagiannidis, N., Nikolaou, N., Ipsilantis, I. & Zioziou, E. 2007. Effect of different N fertilizers on the activity of *Glomus Mosseae* and on grapevine nutrition and berry composition. *Mycorrhiza*, 18:43-50. doi: 10.1007/s00572-007-0153-2
- Karoglan, M., Radic, T., Anic, M., Andabaka, Ž., Stupić, D., Tomaz, I., Mesic, J., et al. 2021. Mycorrhizal Fungi Enhance Yield and Berry Chemical Composition of in Field Grown “Cabernet Sauvignon” Grapevines (*V. vinifera* L.). *Agriculture*, 11:615. doi: 10.3390/agriculture11070615
- Khalil, H. 2013. Influence of vesicular-arbuscula mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) in the response of grapevine rootstock to salt stress. *Asian Journal of Crop Science*, 4:393-404. doi: 10.3923/ajcs.2013.393.404
- Landi, L., Foglia, R., Murolo, S., Romanazzi, G. 2021. The mycorrhizal status in vineyards affected by esca. *Journal of Fungi*, 7:869. doi: 10.3390/jof7100869
- Liu, R., Ding, Y., Wu, Q., Zou, Y. 2022. Mycorrhizae enhance drought tolerance of trifoliate orange by regulating circadian clock response patterns. *Scientia Horticulturae*, 305: 111426. doi: 10.1016/j.scienta.2022.111426
- Lovisolo, C., Schubert, A. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L.. *Journal of Experimental Botany*, 49:693–700. doi: 10.1093/jexbot/49.321.693

Lu, N., Zhang, P., Wang, P., Wang, X., Ji, B., Mu, J. 2022. Environmental factors affect the arbuscular mycorrhizal fungal community through the status of host plants in three patterns of Chinese fir in southern China. *Global Ecology and Conservation*, 36:e02121. doi: 10.1016/j.gecco.2022.e02121

Massa, N., Bona, E., Novello, G. 2020. AMF communities associated to vitis vinifera in an italian vineyard subjected to integrated pest management at two different phenological stages. *Scientific Reports*, 10:9197. doi: 10.1038/s41598-020-66067-w

Mikiciuk, G., Sas-Paszt, L., Mikiciuk, M., Derkowska, E., Trzciński, P., Ptak, P., et al. 2018. Physiological Response of Three Grapevine Cultivars Grown in North-Western Poland to Mycorrhizal Fungi. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 40:1. ISSN 2224-7904

Moukarzel, R., Ridgway, H.J., Liu, J., Guerin-Laguette, A., Jones, E.E. 2022. AMF community diversity promotes grapevine growth parameters under high black foot disease pressure. *Journal of Fungi*, 8:250. doi: 10.3390/jof8030250

Nicolàs, E., Maestre-Valero, J., Alarcón, J., Pedrero, F., Vincente-Sánchez, J., et al. 2015. Effectiveness and persistence of arbuscular mycorrhizal fungi on the physiology, nutrient uptake and yield of Crimson seedless grapevine. *The Journal of Agricultural Science*, 153:1084 - 1096. doi: 10.1017/S002185961400080X

Nikolaou, N., Angelopoulos, K., Karagiannidis, N. 2003. Effects of drought stress on mycorrhizal and non-mycorrhizal cabernet sauvignon grapevine, grafted onto various rootstocks. *Experimental Agriculture*, 39:241 - 252. doi: 10.1017/S001447970300125X

Nikolaou, N., Karagiannidis, N., Koundouras, S., Fysarakis, I. 2002. Effect of different P sources in soil on increasing growth and mineral up-take of mycorrhizal *Vitis Vinifera* L. (cv Victoria) vines. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 36:195-204. doi: 10.20870/oenone.2002.36.4.1687

Nikolaou, N., Koukourikou, M., Angelopoulos, K., Karagiannidis, N. 2003. Cytokinin content and water relations of ‘Cabernet Sauvignon’ grapevine exposed to drought stress. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78:113-118. doi: 10.1080/14620316.2003.11511576

- Nogales, A., Luque, J., Estaún, V., Camprubí, A., Garcia-Figueres, F., Calvet, C. 2009. Differential growth of Mycorrhizal field-inoculated grapevine rootstock in two replant soils. *American Journal of Enology and Viticulture*, 4:484-489. doi: 10.5344/ajev.2009.60.4.484
- Nogales, A., Santos, E.S., Abreu, M.M., Arán, D., Victorino, G., Pereira, H.S., et al. 2019. Mycorrhizal inoculation differentially affects grapevine's performance in copper contaminated and non contaminated soils. *Frontiers plant science*, Volume 9:1906. doi: 10.3389/fpls.2018.01906
- Ouledali, S., Ennayeha, M., Ferrandino, A., Khemira, H., Schubert, A., Secchi, F., et al. 2018. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the control of stomata functioning by abscisic acid (ABA) in drought-stressed olive plants. *South African Journal of Botany*, 121:152–158. doi: 10.1016/j.sajb.2018.10.024
- Peterson, R. L., Guinel, F. C. 2000. the use of plant mutants to study regulation of colonization by AM fungi. In: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and function*. Ontario: Yoram Kapulnik; David D Douds, Jr, pp. 147-171. doi: 10.1007/978-94-017-0776-3
- Petit, E., Gubler, W. 2006. Influence of Glomus intraradices on black foot disease caused by Cylindrocarpon Macrodidymum on *Vitis Rupestris* under controlled conditions. *Plant Disease*, 90:1481-1484. doi: 10.1094/PD-90-1481
- Richard, D. 1983. The grape root system. *Horticultural Reviews*, 5:127-168. doi: 10.1002/9781118060728.ch3
- Ruiz-Lozano, J. M., Azcon, R., Gomez, M. 1995. Effects of Arbuscular-Mycorrhizal Glomus Species on Drought Tolerance: Physiological and Nutritional Plant Responses. *Applied and environmental microbiology*, 2:456-460. doi: 10.1128/aem.61.2.456-460.1995
- Saito, M. 2000. symbiotic exchange of nutrients in arbuscular mycorrhizas: transport and transfer of phosphorus. In: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and function*. Tohigi: Yoram Kapulnik; David D. Douds, Jr, pp. 85-106. doi: 10.1007/978-94-017-0776-3
- Schreiner, P., Tarara, J. M., Smithyman, R. P. 2007. Deficit irrigation promotes arbuscular colonization of fine roots by mycorrhizal fungi in grapevines (*Vitis vinifera* L.) in an arid climate. *Mycorrhiza*, 17:551–562. doi: 10.1007/s00572-007-0128-3
- Schreiner, R. 2005. Mycorrhizae and mineral acquisition in grapevines. pp. 49-60.

- Schreiner, R., Mihara, K. 2009. The diversity of arbuscular mycorrhizal fungi amplified from grapevine roots (*Vitis Vinifera* L.) in Oregon vineyards is seasonally stable and influenced by soil and vine age. *Mycologia*, 101:599-611. doi: 10.3852/08-169
- Shahsavandi, F., Eshghi, S., Gharaghani, A. 2018. Physiological responses of two grapevine cultivars to combined drought and high temperature stresses in the presence of arbuscular mycorrhiza. *Acta horticulturae*, 1190:45-52. doi: 10.17660/ActaHortic.2018.1190.8
- Smart, D., Schwass, E., Lasko, A., Morano, L. 2006. Grapevine rooting patterns: a comprehensive analysis and review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 57: 89-104. doi: 10.5344/ajev.2006.57.1.89
- Smith, S., Read, D. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. London: Academic Press.
- Spatafora, J., Chang, Y., Benny, G.L., Lazarus, K., Smith, M.E., Berbee, M.L., et al. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108:1028-1046. doi: 10.3852/16-042
- Thomsen, C., Loverock, L., Kokkoris, V., Holland, T., Bowen, A.P., Hart, M. 2021. Commercial arbuscular mycorrhizal fungal inoculant failed to establish in a vineyard despite priority advantage. *PeerJ*. 9:e11119. doi: 10.7717/peerj.11119.
- Torrecillas, E., Alguacil, M., Roldán, A. 2012. Host preferences of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing annual herbaceous plant species in semiarid Mediterranean prairies. *Applied and Environmental Microbiology*, 78:6180-6. doi: 10.1128/AEM.01287-12
- Torres, N., Goicoechea, N., Zamarreño, A., Antolín, M. C. 2018. Mycorrhizal symbiosis affects ABA metabolism during berry ripening in *Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo grown under climate change scenarios. *Plant Science*, 274:383-393. doi: 10.1016/j.plantsci.2018.06.009
- Torres, N., Yu, R., Kurtural, S. 2021. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculation and Applied Water Amounts Modulate the Response of Young Grapevines to Mild Water Stress in a Hyper-Arid Season. *Frontiers in Plant Science*, 11:622209. doi: 10.3389/fpls.2020.622209
- Trouvelot, S., Bonneau, L., Redecker, D., Van Tuinen, D., Adrian, M., Wipf, D. 2015. Arbuscular mycorrhiza symbiosis in viticulture: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35:1449-1467. doi: 10.1007/s13593-015-0329-7

Valentine, A., Mortimer, P., Lintnaar, M., Borgo, R. 2006. Drought responses of arbuscular mycorrhizal grapevines. *Springer Nature*, 41:127-133. ISSN 0334-5114

Wang, Y., Zou, Y.-N., Shu, B., Wu, Q.S. 2022. Deciphering molecular mechanisms regarding enhanced drought tolerance in plants by arbuscular mycorrhizal fungi. *Elsevier*, 308:111591. doi: 10.1016/j.scienta.2022.111591

Ye, Q., Wang, H., Li, H. 2022. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Improve Growth, Photosynthetic Activity, and Chlorophyll Fluorescence of *Vitis vinifera* L. cv. Ecolly under Drought Stress. *Agronomy*, 12:1563. doi: 10.3390/agronomy12071563