



MUSEO DI STORIA DELL'AGRICOLTURA



FONDAZIONE MORANDO BOLOGNINI



SOCIETÀ AGRARIA DI LOMBARDIA

Atti del seminario

13 ottobre 2023

Castello Morando Bolognini - Sant'Angelo Lodigiano

NIKOLAJ VAVILOV

la storia e l'eredità

*nell'80° anniversario dalla sua morte nel carcere
sovietico di Saratov*

a cura di

Oswaldo Failla e Anna Sandrucci

CON IL PATROCINIO DI



ASSOCIAZIONE MILANESE LAUREATI IN
SCIENZE AGRARIE E IN SCIENZE FORESTALI



ORDINE
DEI DOTTORI AGRONOMI
E DEI DOTTORI FORESTALI
DI MILANO



Province di Milano, Lodi, Monza e Brianza, Pavia

Ministero della Giustizia

CON IL CONTRIBUTO DI



Carlo Soave (1941 - 2019)

Il volume è dedicato alla memoria di Carlo Soave, Professore ordinario di Fisiologia vegetale dell'Università degli Studi di Milano, appassionato studioso e divulgatore delle origini e del significato dell'agricoltura. Con l'Associazione Agri-Cultura, è stato promotore e artefice della grande raccolta di materiali vegetali per l'esposizione «E l'uomo creò le sue piante» ora in parte esposti presso il Museo di Storia dell'Agricoltura.

I CURATORI

Oswaldo Failla

Presidente del Museo di Storia dell'Agricoltura

Professore ordinario di Arboricoltura generale e Coltivazioni arboree - Università degli Studi di Milano

Anna Sandrucci

Consigliera del Museo di Storia dell'Agricoltura

Professoressa ordinaria di Zootecnia speciale - Università degli Studi di Milano

30 Gennaio 2024

© Museo di Storia dell'Agricoltura

www.mulsa.it

ISBN 9788894792706

SULLE ORME DI VAVILOV: LA RICERCA DELLE RESISTENZE ALLE MALATTIE FUNGINE DELLA VITE NEL CAUCASO

Silvia Laura Toffolatti e Gabriella De Lorenzis
Università degli Studi di Milano



Riassunto

Tra le sfide principali della viticoltura attuale, vi è l'aumento della sostenibilità nella difesa contro le malattie fungine, come peronospora e oidio. La coltivazione di vitigni resistenti emerge come strategia chiave per una migliore razionalizzazione degli interventi fitoiatrici. Tradizionalmente, la ricerca di fonti di resistenza per il miglioramento genetico si è concentrata sulle specie di viti americane ed asiatiche. La scoperta di un'elevata variabilità genetica nel germoplasma della Georgia (Sud del Caucaso), ha aperto nuove interessanti prospettive sulla ricerca di tratti di resistenza in *Vitis vinifera*. La valutazione di una collezione di 94 accessioni di *V. vinifera* georgiana ha consentito di individuare una varietà, denominata Mgaloblishvili, con un'elevata resistenza alla peronospora. Tale varietà è stata caratterizzata per il meccanismo di resistenza, che si è rivelato diverso da quello delle viti americane. L'analisi genetica del germoplasma caucasico ha, inoltre, portato all'identificazione di nuovi *loci* di resistenza, aprendo nuove prospettive nel miglioramento genetico per la resistenza non solo alla peronospora ma anche all'oidio. Grazie alla ricerca sull'interazione ospite patogeno si stanno attualmente valutando nuovi approcci, tra cui lo sviluppo di mezzi biotecnologici in grado di ridurre la suscettibilità della vite e di fungicidi naturali per la protezione dalla peronospora. I risultati ottenuti sono un esempio concreto dell'importanza della conservazione della biodiversità della vite per la scoperta di mezzi innovativi per la protezione dalle malattie fungine.

Summary

In the footsteps of Vavilov: research for resistance to fungal diseases of grapevine in the Caucasus

One of the primary challenges in contemporary viticulture lies in enhancing the sustainability of defense against fungal diseases such as downy and powdery mildews. The cultivation of resistant grapevines stands out as a pivotal strategy for a more efficiently managing treatments with fungicides. Historically, the investigation for resistance sources has predominantly centered around American and Asian grapevine species. However, the discovery of significant genetic variability within Georgian (South Caucasus) germplasm has opened captivating new avenues for exploring resistance traits in *Vitis vinifera*. The evaluation of a collection comprising 94 Georgian *V. vinifera* accessions has resulted in the identification of a variety, named Mgaloblishvili,

displaying notable resistance to downy mildew. Intriguingly, the Mgaloblishvili resistance mechanism exhibits distinctions from that observed in American vines. The genetic analysis of Caucasian germplasm has additionally led to the identification of novel resistance loci, presenting fresh perspectives for genetic improvement against not only downy mildew but also powdery mildew. Ongoing research is currently evaluating innovative approaches, including the development of biotechnological methods to block grapevine susceptibility and the exploration of natural fungicides for protection against downy mildew. The results obtained serve as a tangible example of the critical role grapevine biodiversity conservation plays in discovering inventive disease control means.

LE SFIDE NELLA DIFESA DELLA VITE DALLE MALATTIE FUNGINE

La vite (*Vitis vinifera*) è una delle specie vegetali di interesse agricolo più ampiamente coltivate ed apprezzate per la qualità dei suoi frutti e per i vini ottenuti da essi. Considerando l'elevato impatto socio-economico del settore vitivinicolo in tutto il mondo, negli ultimi anni c'è stato un aumento degli studi volti a migliorare la sostenibilità della produzione. In questo senso, molta attenzione è rivolta alla riduzione dell'impiego di fungicidi, che rappresenta uno degli obiettivi della programmazione europea, declinata attraverso la strategia *Farm to fork* dello *European Green Deal*³⁵ (). La vite, infatti, è suscettibile a diversi patogeni fungini o con caratteristiche simili a quelle dei funghi veri e propri, come gli oomiceti. Gli oomiceti condividono tratti in comune con alghe brune e diatomee, come il flagello tipico degli organismi appartenenti al regno degli Straminipili e differiscono dai funghi poiché sono diploidi, hanno pareti cellulari composte principalmente da cellulosa e β -glucani invece che da chitina, formano ife aseptate e si riproducono tramite oospore (Lévesque, 2011; McCarthy and Fitzpatrick, 2017). Tuttavia, da un punto di vista pratico, gli oomiceti possono essere ancora considerati funghi poiché possiedono una modalità di accrescimento ifale polarizzata, si nutrono per assorbimento e si riproducono mediante la differenziazione di spore (Money, 1998).



Figura 1 - Sintomi di peronospora (a), oidio (b), muffa grigia (c) e marciame nero (d) su vite.

Tra le malattie fungine a maggiore impatto per quanto riguarda l'impiego di fungicidi si trovano la peronospora (Fig. 1a), causata dall'oomicete *Plasmopara viticola*, l'oidio (Fig. 1b), causato dall'ascomicete *Erysiphe necator* e la muffa grigia (Fig. 1c), causata

³⁵ https://food.ec.europa.eu/horizontal-topics/farm-fork-strategy_en

dall'ascomicete *Botrytis cinerea*. Per la gestione ordinaria di queste malattie, si applicano almeno una dozzina di trattamenti con fungicidi per stagione. Non vanno poi dimenticate malattie che vengono attualmente controllate con fungicidi antiperonosporici ed antioidici e che in futuro, alla luce dei cambiamenti nella gestione delle malattie e del clima, potrebbero rappresentare motivo di rilevanti perdite di produzione. Tra queste si segnala il Black rot o marciume nero (Fig. 1d), causato dall'ascomicete *Phyllosticta ampellicida*.

La coltivazione di vitigni resistenti è una delle strategie che si potrebbero adottare per una migliore gestione delle malattie in campo. Per quanto concerne peronospora e oidio, le fonti di resistenza si trovano principalmente nelle specie di vite americane, con le quali gli agenti causali della malattia si sono coevoluti (Merdinoglu et al., 2018). *P. viticola* e *E. necator*, infatti, sono patogeni originari del nord America introdotti nella seconda metà del XIX secolo in Europa a seguito degli intensi scambi di materiale vitato. Diverse specie di vite americane furono infatti importate in Europa per essere impiegate come portainnesti per *V. vinifera* e contrastare gli effetti distruttivi della fillossera, causata da *Daktulosphaira vitifoliae*, sulla vite eurasiatica (Gessler et al., 2011). La ricerca di strumenti adatti per la gestione delle malattie divenne rapidamente una priorità per i viticoltori. La scoperta dell'efficacia del rame e dello zolfo nel controllo delle malattie da una parte rappresentò un punto di svolta, poiché preservò la vite e la viticoltura dagli effetti distruttivi dei due patogeni ma portò anche ad un ridotto interesse da parte degli agricoltori nei confronti della coltivazione di varietà resistenti. Fortunatamente, grazie agli sforzi fatti per introgradire i geni di resistenza da altre specie di *Vitis*, quali *Vitis riparia*, *Vitis rupestris*, *Vitis berlandieri* e *Vitis labrusca* in *V. vinifera* nell'ambito di programmi di miglioramento genetico, possiamo attualmente disporre di cultivar resistenti nei confronti di uno o di entrambi i patogeni (Zini et al., 2019). Secondo quanto riportato sul sito *Vitis International Variety Catalogue* (VIVC³⁶), fino ad ora sono state identificate 35 regioni genomiche, o QTL (Quantitative Trait Loci), associate alla resistenza alla peronospora (*loci Rpv*) e 15 regioni (*loci Ren* o *Run*) correlate alla resistenza all'oidio. Considerando l'elenco delle varietà resistenti pubblicato sul sito VIVC, si può tuttavia notare che il novero di QTL impiegati nel miglioramento genetico è limitato a *Rpv3*, *Rpv10* e *Rpv12* per la peronospora e a *Run3* e *Run9* per l'oidio (Tabella 1).

Preservare la resistenza delle piante nei confronti dei patogeni è un fattore chiave per la gestione delle malattie, specialmente per quanto riguarda la vite, che deve rimanere produttiva per anni. Alcuni patogeni sono caratterizzati da un'elevata variabilità genetica e, di conseguenza, da un elevato potenziale evolutivo che conferisce loro la capacità di superare il meccanismo di resistenza delle piante (McDonald and Linde, 2002). La popolazione europea di *P. viticola* è caratterizzata da una limitata variabilità genetica per via della recente introduzione dall'America ma il verificarsi di cicli di riproduzione sessuata in vigneto sta progressivamente contribuendo all'aumento della variabilità e dell'adattabilità del patogeno (Maddalena et al., 2020). Studi con marcatori molecolari SSR hanno infatti evidenziato la presenza di due sottopopolazioni suddivise secondo l'asse est-ovest in Europa e in particolare in Italia, che sembrerebbe il luogo di origine di questa divisione (Fontaine et al., 2021; Maddalena et al., 2020). Il potenziale evolutivo di *P. viticola* è stato confermato dalla capacità di superare la resistenza che caratterizza alcune varietà come Bianca, che possiede il QTL di resistenza *Rpv3* (Delmotte et al., 2014; Toffolatti et al., 2012). Per questo motivo, da una parte è fondamentale introgradire più *loci* di resistenza nelle varietà per ridurre la probabilità di selezionare ceppi del patogeno in grado di superare la resistenza e, dall'altra, vanno adottate strategie di difesa che

³⁶ <https://www.vivc.de/index.php?r=site%2Findex>

prevedano anche il controllo del patogeno, per ridurre la pressione di selezione della pianta nei confronti dei ceppi in grado di superare la resistenza. Questo ci pone di fronte a nuove sfide, che prevedono la ricerca di nuovi geni di resistenza e di nuovi approcci per il contenimento delle infezioni da parte del patogeno.

LA BIODIVERSITÀ DELLE VARIETÀ DI *V. VINIFERA* CAUCASICHE COME FONTE DI RESISTENZA

Fino a pochi anni fa non si era considerata la possibilità che le varietà di *V. vinifera* potessero essere caratterizzate da tratti di resistenza nei confronti dell'agente della peronospora. La scoperta che il germoplasma di *V. vinifera* proveniente dalla Georgia (Sud del Caucaso) possedeva una notevole diversità genetica rispetto a quello delle varietà di vite principalmente coltivate (Imazio et al., 2013) ha aperto nuove prospettive in tal senso. Seguendo l'ipotesi che questa elevata variabilità genetica potesse contenere in sé anche potenziali fonti di resistenza contro patogeni importanti, sono stati condotti diversi studi per valutare i livelli di resistenza delle varietà georgiane nei confronti di *P. viticola*. Il primo di questi ha rivelato la presenza di 20 varietà con buoni livelli di resistenza nei confronti della peronospora all'interno di una collezione di 61 varietà autoctone georgiane (Bitsadze et al., 2015). A questo studio ne è immediatamente seguito un secondo, nel quale sono state esaminate complessivamente 93 accessioni di vite coltivate provenienti dalla Georgia, genotipizzate con SSR e SNP, nel corso di 3 anni (Toffolatti et al., 2016). Attraverso rilievi della malattia in pieno campo ed inoculazioni sperimentali in laboratorio è stato possibile identificare un piccolo gruppo di varietà, tra cui Kamuri Shavi, Mgaloblishvili e Ubakluri, caratterizzato da una ridotta intensità della malattia.

Tabella 1 - Loci (QTL) associati alla resistenza nei confronti degli agenti di peronospora (*Plasmopara viticola*) e oidio (*Erysiphe necator*) e numero di varietà presenti nel catalogo VIVC (*Vitis International Variety Catalogue*) negli elenchi "Genetic resources monitoring" e "Resistance loci/varieties". Data di accesso: 7/11/2023.

QTL*	Specie di vite	Patogeno	N varietà
<i>Rpv1, Rpv2</i>	<i>Muscadinia rotundifolia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Rpv3, Rpv 19, Rpv28</i>	<i>Vitis rupestris</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	52 (<i>Rpv3</i>)
<i>Rpv4, Rpv7, Rpv11, Rpv 17, Rpv18, Rpv20, Rpv21</i>	Specie americane non specificate	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Rpv5, Rpv6, Rpv9, Rpv13</i>	<i>Vitis riparia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Rpv27</i>	<i>Vitis aestivalis</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Rpv8, Rpv10, Rpv12, Rpv22-Rpv26</i>	<i>Vitis amurensis</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	10 (<i>Rpv10</i>), 1 (<i>Rpv12</i>)
<i>Rpv15, Rpv16</i>	<i>Vitis piasezkii</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Rpv29, Rpv30, Rpv31</i>	<i>Vitis vinifera</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	
<i>Ren1</i>	<i>Vitis vinifera</i> cv Kishmish vatkana	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Ren2</i>	ILLINOIS 547-1 (derivato da incrocio di <i>Vitis rupestris</i>)	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Ren3, Ren9</i>	<i>Vitis vinifera</i> cv Regent	<i>Erysiphe necator</i>	34 (<i>Ren3</i>), 34 (<i>Ren9</i>)
<i>Ren4</i>	<i>V. romanetti</i>	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Ren5, Ren10, Run1, Run2.1</i>	<i>Muscadinia rotundifolia</i>	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Ren6, Ren7</i>	<i>Vitis piasezkii</i>	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Ren8</i>	Sconosciuta	<i>Erysiphe necator</i>	
<i>Sen1</i>	<i>Vitis vinifera</i>	<i>Erysiphe necator</i>	

LA RESISTENZA ALLA PERONOSPORA IN *V. VINIFERA*

Tra le accessioni georgiane esaminate, Mgaloblishvili ha dimostrato un'elevata e costante resistenza nei confronti di *P. viticola*. Pertanto, su questa varietà sono stati svolti studi più approfonditi, volti a caratterizzarne il meccanismo di resistenza. Analisi di microscopia confocale, nelle quali è stato valutato il processo di colonizzazione di *P. viticola* in accessioni dal diverso profilo di suscettibilità, hanno consentito di osservare una netta differenza tra Mgaloblishvili (*V. vinifera* resistente), Pinot nero (*V. vinifera* suscettibile) e Bianca (ibrido interspecifico resistente). In Mgaloblishvili, non si è assistito alla risposta ipersensibile, causata dalla morte cellulare programmata nel punto di infezione da parte del patogeno tipica delle accessioni di derivazione americana, ma a un incapsulamento delle ife in una matrice presumibilmente di callosio a partire dal terzo giorno dall'inoculazione (Toffolatti et al., 2018). Ciò ha portato alla morte delle strutture vegetative e ad una inferiore produzione di spore rispetto a quanto osservato in Pinot nero. Grazie alla trascrittomico, è stato possibile risalire ai geni coinvolti nella risposta di Mgaloblishvili a *P. viticola* (Toffolatti et al., 2020, 2018). Il meccanismo di resistenza di Mgaloblishvili si basa su un incremento nell'espressione di geni che codificano per recettori per il riconoscimento dei patogeni (recettori PAMP - Pathogen Associated Molecular Patterns e un recettore NB-LRR, denominato Lr10, specifico per il riconoscimento di effettori fungini) e dei danni alla parete cellulare (recettori DAMP - Damage-Associated Molecular Patterns); trasduzione del segnale mediata dall'etilene; rafforzamento delle pareti cellulari; e sintesi di terpeni e flavonoidi con azione antimicrobica.

Parallelamente, sulle accessioni caucasiche di *V. vinifera* è stata eseguita anche un'analisi GWA (Genome Wide Association) volta ad identificare i *loci* associati alla resistenza nella specie (Sargolzaei et al., 2020). A tale scopo, 132 genotipi (84 costituiti da una popolazione ottenuta mediante autoimpollinazione di Mgaloblishvili, e 48 afferenti alla collezione di germoplasma georgiano) sono stati caratterizzati per la suscettibilità nei confronti di *P. viticola* e genotipizzati con il chip array Vitis18kSNP. Grazie all'analisi GWA sono stati identificati tre nuovi *loci* altamente significativi sui cromosomi 14 (*Rpv29*), 3 (*Rpv30*) e 16 (*Rpv31*) associati a un ridotto livello di infezione e sporulazione da parte di *P. viticola*. Questi *loci*, localizzati in regioni del genoma di vite non precedentemente associate alla resistenza nei confronti di *P. viticola*, sono stati considerati nuovi *loci* di resistenza specifici di *V. vinifera*. I *loci Rpv29, Rpv30 e Rpv31* sembrano essere associati a geni di difesa delle piante contro stress biotici, come geni coinvolti nel riconoscimento del patogeno e nella trasduzione del segnale, geni coinvolti nella formazione della parete secondaria, nel trasporto di acidi grassi e lipidi e nell'idrolisi di legami estere, ammidici e carbammati. Uno studio approfondito sul contenuto genico di questi *loci* è attualmente in corso, grazie al sequenziamento del genoma di Mgaloblishvili.

I GENI DELLA VITE LEGATI ALLA SUSCETTIBILITÀ AI PATOGENI

La scoperta di geni coinvolti nella resistenza in *V. vinifera* ha consentito di identificare anche alcuni geni di suscettibilità nella specie. I geni di suscettibilità sono essenziali per l'interazione pianta-patogeno e la loro interruzione porta alla resistenza, come nel caso del gene *mlo*, il cui silenziamento è coinvolto nella resistenza a *E. necator* (Pessina et al., 2016). I geni di suscettibilità sono stati identificati tramite la comparazione del trascrittoma di foglie di Mgaloblishvili e Pinot nero inoculate con *P. viticola*, ipotizzando che i geni di suscettibilità dovessero essere maggiormente espressi in Pinot nero e non modulati in Mgaloblishvili. Il primo gene candidato correlato alla suscettibilità a *P. viticola* in *V. vinifera* codifica per una proteina contenente un dominio LOB (LBD) (Toffolatti et al., 2020), precedentemente associata alla suscettibilità di *Arabidopsis thaliana* nei confronti

di *Fusarium oxysporum* (Thatcher et al., 2012). La rimodulazione del metabolismo rappresenta una caratteristica comune nelle interazioni tra piante e patogeni: la pianta, da un lato, ha bisogno di sintetizzare metaboliti associati alla difesa, mentre il patogeno necessita di acquisire nutrienti (C e N) dal suo ospite. In particolare, l'espressione dei geni coinvolti nel metabolismo dell'azoto è comunemente influenzata dall'infezione da parte dei patogeni (Fagard et al., 2014). Approfondimenti su geni coinvolti nella nutrizione azotata hanno portato alla scoperta di nuovi potenziali geni di suscettibilità nei confronti di *P. viticola* nella cultivar Pinot nero che sono, al momento attuale, oggetto di indagine (Marcianò et al., 2023).

V. VINIFERA COME FONTE DI NUOVI MEZZI DI CONTROLLO NEI CONFRONTI DELLA PERONOSPORA

Il ritrovamento di geni di resistenza e suscettibilità in *V. vinifera* non solo apre nuovi interessanti scenari nel miglioramento genetico per la resistenza della vite alla peronospora, ma ci offre spunti per la messa a punto di nuovi mezzi per protezione della vite da peronospora. Da un lato, infatti, si può sfruttare il meccanismo di resistenza di Mgaloblishvili per sviluppare nuovi fungicidi, dall'altro si può interferire con i geni di suscettibilità delle varietà suscettibili per renderle resistenti. Per quanto riguarda i geni di resistenza, l'espressione in Mgaloblishvili di geni coinvolti nella sintesi di sostanze terpeniche in seguito all'inoculazione con *P. viticola*, ha portato a condurre uno studio approfondito di analisi del volatiloma della varietà per individuare eventuali sostanze volatili coinvolte nella risposta di resistenza nei confronti del patogeno (Ricciardi et al., 2021). Lo studio ha evidenziato la presenza di quattro sostanze terpeniche, valencene, ocimene, farnesolo e nerolidolo, in grado di ridurre la gravità della peronospora in saggi di laboratorio. Queste molecole, se ulteriormente sviluppate, potrebbero costituire la base per lo sviluppo di fungicidi di origine naturale.

I geni di suscettibilità, se silenziati, ostacolano il processo di infezione da parte del patogeno. Un approccio adottato per la protezione delle piante dalle avversità si basa sul silenziamento genico mediato da RNA (RNA interference). L'RNAi è un processo molecolare che avviene naturalmente all'interno di numerosi organismi e determina il silenziamento di geni specifici. L'RNAi può essere indotto impiegando frammenti di RNA a doppio filamento (dsRNA) esogeni in grado, una volta trasformati in RNA a singolo filamento, di legarsi all'RNA messaggero (mRNA) complementare del gene target e impedire temporaneamente la sintesi di una specifica proteina. Il vantaggio del dsRNA è che può essere applicato in modalità spray sulle piante. Un primo tentativo di silenziare il gene di suscettibilità codificante per la proteina contenente un dominio LOB (LBD) identificata in precedenza ha prodotto risultati davvero incoraggianti. Infatti, nei campioni fogliari trattati con il dsRNA, disegnato in modo da silenziare il gene LBD, ha portato al silenziamento del gene a cinque giorni dal trattamento e ad una significativa riduzione della gravità della malattia rispetto al controllo non trattato nella varietà suscettibile Pinot nero. In questo momento, nel corso del progetto Grape4vine - Recycling grape wastes to protect grapevine from fungal pathogens (<https://grape4vine.unimi.it/>) finanziato da Fondazione Cariplo nell'ambito bando denominato "Circular Economy - Promoting research for a sustainable future - 2022", si stanno producendo molecole di dsRNA in grado di indurre il fenomeno dell'RNAi su diversi geni di suscettibilità di *V. vinifera* nei confronti della peronospora e su geni di *B. cinerea* importanti per la crescita e l'infezione per il controllo della muffa grigia, cercando di ridurre i costi di sintesi del dsRNA che al momento impediscono l'eventuale applicazione di questa tecnologia in pieno campo.

CONCLUSIONI E PROSPETTIVE FUTURE

I risultati ottenuti in questi anni hanno permesso di sfruttare il meccanismo di resistenza/suscettibilità della pianta in molteplici modi, non solo per l'ottenimento di varietà resistenti ma anche per lo sviluppo di fungicidi biotecnologici innovativi, caratterizzati da un'elevata specificità nei confronti del patogeno bersaglio e quindi meno pericolosi per organismi non bersaglio o fungicidi di origine naturale da impiegare non solo nella difesa integrata ma anche in quella biologica. Va infatti sottolineato che il novero di fungicidi disponibili in quest'ultimo regime di difesa è talmente ridotto da essere essenzialmente limitato al rame, con tutte le problematiche tossicologiche legate al suo impiego. La difesa integrata, basata sull'impiego coordinato e razionale di tutti i mezzi di protezione a disposizione, è sicuramente la via da seguire per ottenere un controllo ottimale e sostenibile delle malattie.

Ulteriori indagini sono in corso per caratterizzare il profilo di resistenza delle accessioni caucasiche presenti nella collezione del Dipartimento di Scienze Agrarie ed Ambientali dell'Università degli Studi di Milano nei confronti dell'agente dell'oidio. Nel corso del progetto europeo INNOVINE (<https://cordis.europa.eu/project/id/311775>), inoltre, sono state caratterizzate 910 accessioni per la resistenza all'oidio e 1187 accessioni per la resistenza alla peronospora, provenienti dall'Europa e dal Caucaso e sono state riscontrate ben 26 accessioni contemporaneamente resistenti ad entrambi i patogeni. Questo interessantissimo dato ci incoraggia a proseguire le indagini volte a caratterizzare i meccanismi di resistenza e suscettibilità della vite, non solo caucasica.

Vogliamo infine sottolineare come la scoperta di nuove fonti di resistenza sia stata possibile grazie agli sforzi profusi nella conservazione della biodiversità della vite. In tal senso, auspichiamo che i risultati ottenuti nel percorso di valutazione della resistenza della *V. vinifera* possano contribuire a promuovere ulteriori investimenti nella conservazione e caratterizzazione del germoplasma.

RINGRAZIAMENTI

Le autrici desiderano ringraziare Osvaldo Failla e David Maghradze per il coinvolgimento nel progetto di valutazione del materiale georgiano; Giuliana Maddalena, Valentina Ricciardi, Demetrio Marciànò, Elena Marone Fassolo, Piero A. Bianco, Paola Casati, Alessandro Passera, Fabio Quaglinò e Matteo Brilli per il supporto nelle analisi; Giovambattista Simone di Lorenzo, Stefania Prati e Andrea Giupponi per la gestione delle collezioni. Questo lavoro è dedicato alla memoria della prof.ssa Annamaria Vercesi, che ha svolto con grande entusiasmo e competenza il processo di caratterizzazione fenologica per la resistenza.

BIBLIOGRAFIA

- Bitsadze, N., Aznarashvili, M., Vercesi, A., Chipashvili, R., Failla, O., Maghradze, D., 2015. Screening of Georgian grapevine germplasm for susceptibility to downy mildew (*Plasmopara viticola*). *Vitis - J. Grapevine Res.* 54, 193-196.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2014.1032.25>
- Delmotte, F., Mestre, P., Schneider, C., Kassemeyer, H.H., Kozma, P., Richart-Cervera, S., Rouxel, M., Delière, L., 2014. Rapid and multiregional adaptation to host partial resistance in a plant pathogenic oomycete: Evidence from European populations of *Plasmopara viticola*, the causal agent of grapevine downy mildew. *Infect. Genet. Evol.* 27, 500-508.
<https://doi.org/10.1016/j.meegid.2013.10.017>
- Fagard, M., Launay, A., Clement, G., Courtial, J., Dellagi, A., Farjad, M., Krapp, A., Soulie, M.-C., Masclaux-Daubresse, C., 2014. Nitrogen metabolism meets phytopathology. *J. Exp. Bot.* 65, 5643-5656.

- Fontaine, M.C., Labbé, F., Dussert, Y., Delière, L., Richart-cervera, S., Giraud, T., Delmotte, F., 2021. Europe as a bridgehead in the worldwide invasion history of grapevine downy mildew , *Plasmopara viticola*. *Curr. Biol.* 31, 2155-2166. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.009>
- Gessler, C., Pertot, I., Perazzolli, M., 2011. *Plasmopara viticola*: A review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management. *Phytopathol. Mediterr.* 50, 3-44. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-9360
- Imazio, S., Maghradze, D., de Lorenzis, G., Bacilieri, R., Laucou, V., This, P., Scienza, A., Failla, O., 2013. From the cradle of grapevine domestication: Molecular overview and description of Georgian grapevine (*Vitis vinifera* L.) germplasm. *Tree Genet. Genomes* 9, 641-658. <https://doi.org/10.1007/S11295-013-0597-9>
- Lévesque, C., 2011. Fifty years of oomycetes-from consolidation to evolutionary and genomic exploration. *Fungal Divers.* 50, 35-46. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0128-7>
- Maddalena, G., Delmotte, F., Bianco, P.A.P.A., De Lorenzis, G., Toffolatti, S.L., 2020. Genetic structure of Italian population of the grapevine downy mildew agent, *Plasmopara viticola*. *Ann. Appl. Biol.* 176, 257-267. <https://doi.org/10.1111/aab.12567>
- Marcianò, D., Ricciardi, V., Maddalena, G., Massafra, A., Fassolo, E.M., Masiero, S., Bianco, P.A., Failla, O., De Lorenzis, G., Toffolatti, S.L., 2023. Influence of Nitrogen on Grapevine Susceptibility to Downy Mildew. *Plants* 12, 263. <https://doi.org/10.3390/plants12020263>
- Mccarthy, C.G.P., Fitzpatrick, D.A., 2017. Phylogenomic Reconstruction of the Oomycete Phylogeny Derived from 37 Genomes. *mSphere* 2, e00095-17.
- McDonald, B.A., Linde, C., 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40, 349-379. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.120501.101443>
- Merdinoglu, D., Schneider, C., Prado, E., Wiedemann-Merdinoglu, S., Mestre, P., 2018. Breeding for durable resistance to downy and powdery mildew in grapevine. *Oeno One* 52, 203-209. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2018.52.3.2116>
- Money, N.P., 1998. Why oomycetes have not stopped being fungi. *Mycol. Res.* 102, 767-768. <https://doi.org/10.1017/S095375629700556X>
- Pessina, S., Lenzi, L., Perazzolli, M., Campa, M., Dalla Costa, L., Urso, S., Valè, G., Salamini, F., Velasco, R., Malnoy, M., 2016. Knockdown of MLO genes reduces susceptibility to powdery mildew in grapevine. *Hortic. Res.* 3. <https://doi.org/10.1038/hortres.2016.16>
- Ricciardi, V., Marcianò, D., Sargolzaei, M., Maddalena, G., Maghradze, D., Tirelli, A., Casati, P., Bianco, P.A., Failla, O., Fracassetti, D., Toffolatti, S.L., De Lorenzis, G., 2021. From plant resistance response to the discovery of antimicrobial compounds: The role of volatile organic compounds (VOCs) in grapevine downy mildew infection. *Plant Physiol. Biochem.* 160, 294-305. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.01.035>
- Sargolzaei, M., Maddalena, G., Bitsadze, N., Maghradze, D., Bianco, P.A., Failla, O., Toffolatti, S.L., De Lorenzis, G., 2020. *Rpv29*, *Rpv30* and *Rpv31*: Three Novel Genomic Loci Associated With Resistance to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera*. *Front. Plant Sci.* 11, 562432. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.562432>
- Thatcher, L.F., Powell, J.J., Aitken, E.A.B., Kazan, K., Manners, J.M., 2012. The lateral organ boundaries domain transcription factor LBD20 functions in Fusarium wilt susceptibility and jasmonate signaling in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 160, 407-418. <https://doi.org/10.1104/pp.112.199067>
- Toffolatti, S., Maddalena, G., Salomoni, Maghradze, Bianco, P.A.P., Failla, O., Salomoni, D., Maghradze, D., Bianco, P.A.P., Failla, O., 2016. Evidence of resistance to the downy mildew agent *Plasmopara viticola* in the Georgian *Vitis vinifera* germplasm. *Vitis* 55, 121-128. <https://doi.org/10.5073/vitis.2016.55.121-128>
- Toffolatti, S.L., De Lorenzis, G., Brillì, M., Moser, M., Shariati, V., Tavakol, E., Maddalena, G., Passera, A., Casati, P., Pindo, M., Cestaro, A., Maghradze, D., Failla, O., Bianco, P.A., Quaglino, F., 2020. Novel Aspects on The Interaction Between Grapevine and *Plasmopara*

- viticola*: Dual-RNA-Seq Analysis Highlights Gene Expression Dynamics in The Pathogen and The Plant During The Battle For Infection. *Genes*. 11, 261. <https://doi.org/10.3390/genes11030261>
- Toffolatti, S.L., De Lorenzis, G., Costa, A., Maddalena, G., Passera, A., Bonza, M.C., Pindo, M., Stefani, E., Cestaro, A., Casati, P., Failla, O., Bianco, P.A., Maghradze, D., Quaglino, F., 2018. Unique resistance traits against downy mildew from the center of origin of grapevine (*Vitis vinifera*). *Sci. Rep.* 8, 12523. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30413-w>
- Toffolatti, S.L., Venturini, G., Maffi, D., Vercesi, A., 2012. Phenotypic and histochemical traits of the interaction between *Plasmopara viticola* and resistant or susceptible grapevine varieties. *BMC Plant Biol.* 12, 124. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-124>
- Zini, E., Dolzani, C., Stefanini, M., Gratl, V., Bettinelli, P., Nicolini, D., Betta, G., Dorigatti, C., Velasco, R., Letschka, T., Vezzulli, S., 2019. R-Loci Arrangement Versus Downy and Powdery Mildew Resistance Level: A *Vitis* Hybrid Survey. *Int. J. Mol. Sci.* 20, 3526. <https://doi.org/10.3390/ijms20143526>