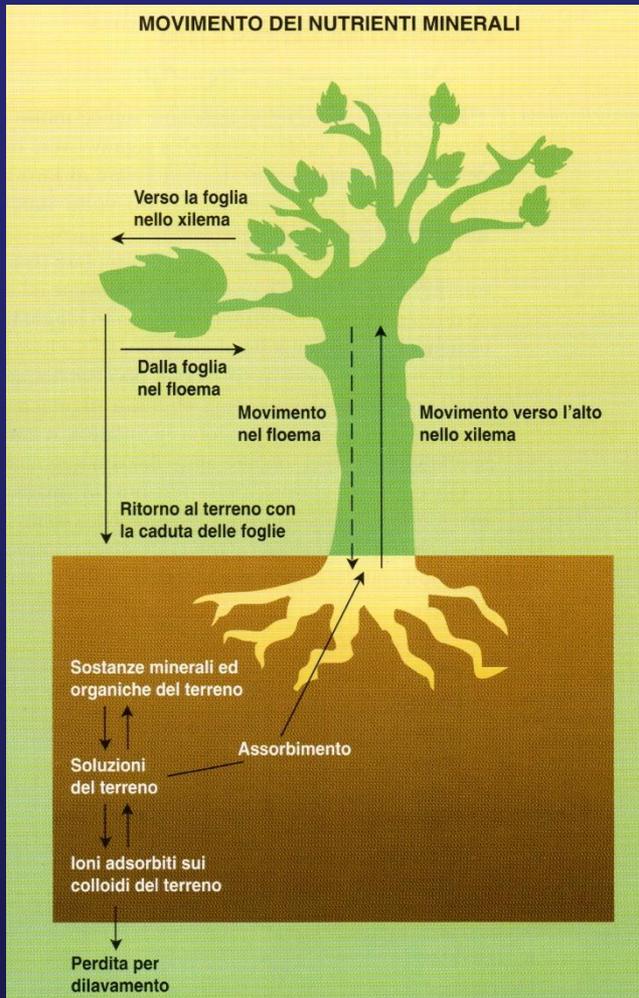


# La nutrizione minerale delle piante

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta



## Mobilità di un nutriente nella pianta

- ✓ Capacità di entrare nei tubi cribrosi del floema e sua mobilità nel flusso linfatico floematico
- ✓ Solubilità chimica

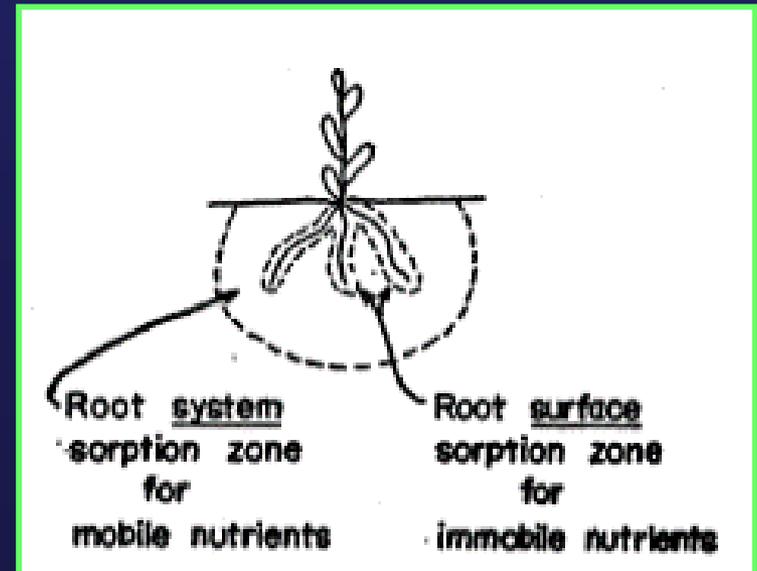
Le piante, pur vivendo in un ambiente in cui i nutrienti sono presenti come ioni in forma diluita e non bilanciata nella fase liquida del suolo, riescono ad assorbirli concentrandoli all'interno delle loro cellule, a traslocarli e ad assimilarli.

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## Bray's "Nutrient mobility concept"

Nel 1954, Bray ricercatore americano (i) ipotizzò che la disponibilità dei nutrienti per la pianta potesse essere fortemente influenzata anche dal loro livello di mobilità nel suolo, (ii) classificò i nutrienti presenti nel suolo in due categorie: i nutrienti mobili (**mobile nutrients**, ad es.  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{MoO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ) e i nutrienti poco mobili (**immobile nutrients**, ad es.  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ).

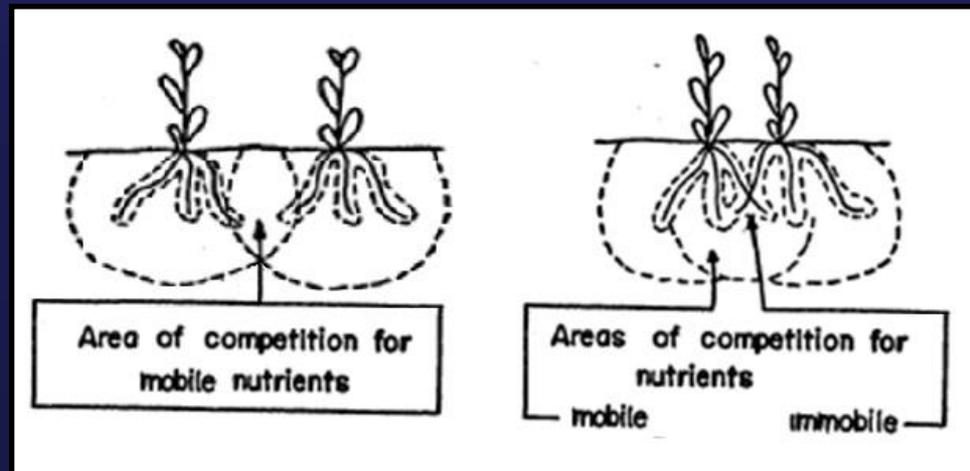
- ✓ Bray descrisse le modalità differenti operate dalle piante per prelevare i nutrienti, sia mobili sia poco mobili, dalla fase liquida del suolo.
- ✓ I "**mobile nutrients**" sono estratti da un ampio volume di suolo (*large root system sorption zone*); mentre gli "**immobile nutrients**" da un molto più piccolo volume di suolo (*small root system sorption zone*).



# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

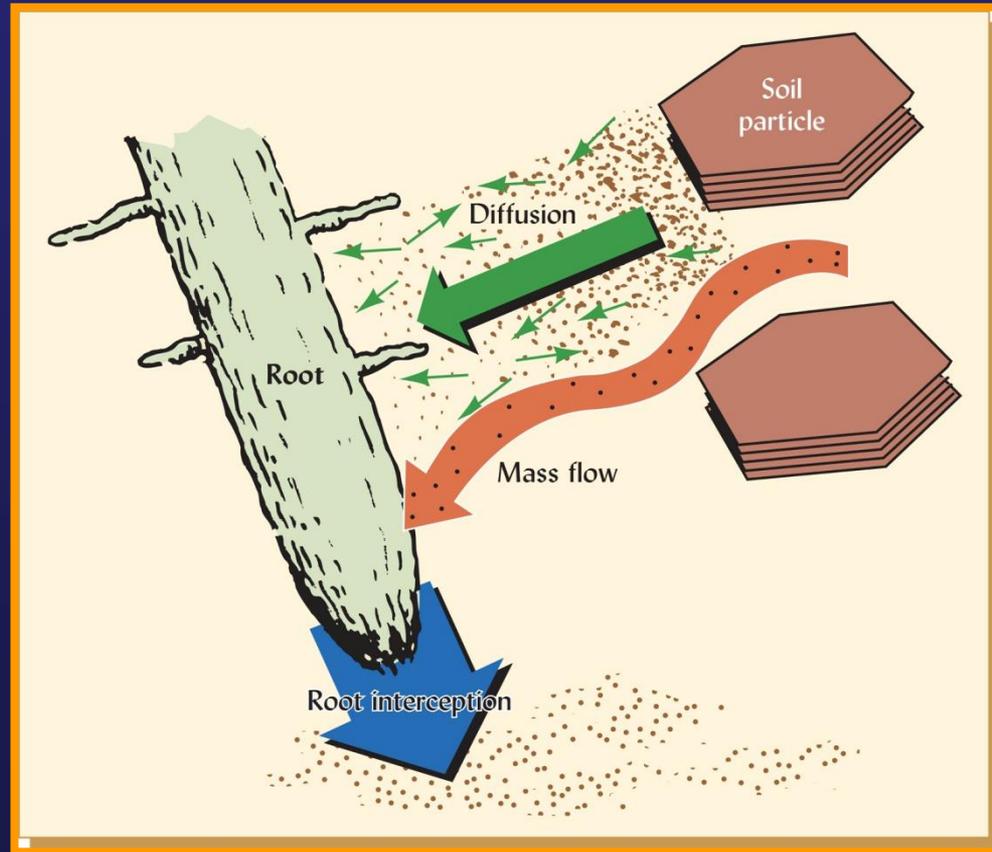
## Bray's "Nutrient mobility concept"

In forme di coltivazione intensiva, l'esplorazione di un ridotto volume di suolo determina la sovrapposizione delle zone radicali di esaurimento dei nutrienti, sia di quelli mobili (*a sin*) che di quelli poco mobili (*a dx*), generando l'instaurarsi di condizioni di competizione nutrizionale tra apparati radicali.



# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

I nutrienti disciolti nella fase liquida del suolo entrano in contatto con le superfici radicali mediante tre meccanismi. Questi possono agire simultaneamente e offrono un diverso contributo alla nutrizione minerale in relazione alla natura del nutriente.

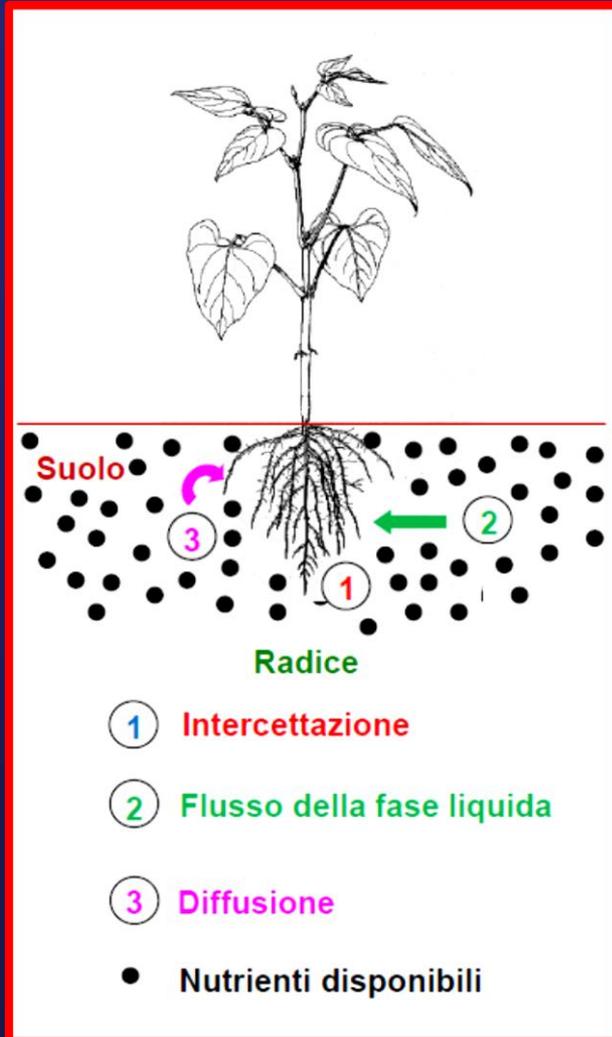


(da Weil & Brady, 2017)

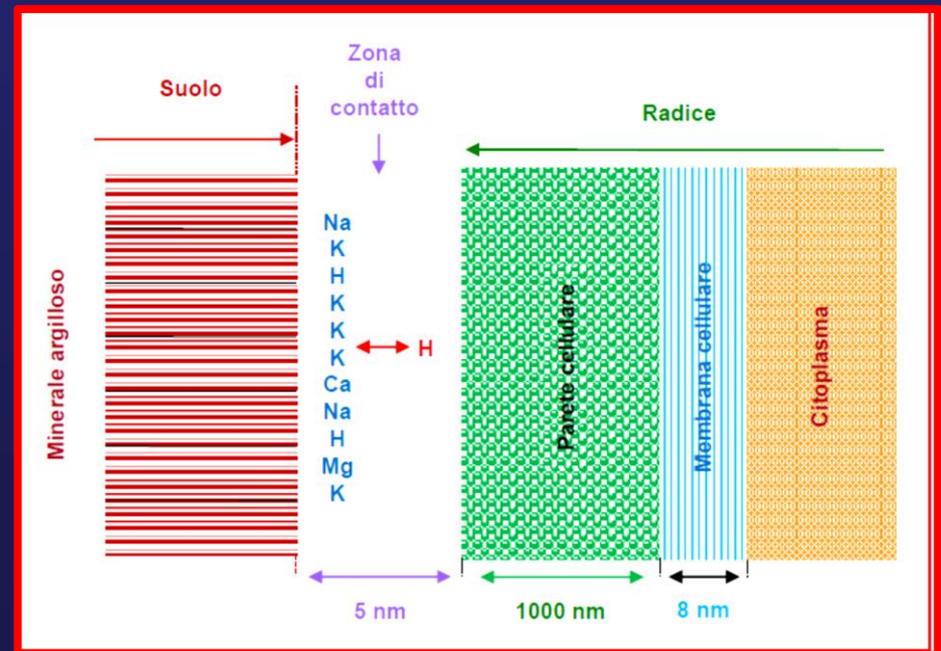
Comportamento diverso del  $\text{Ca}^{2+}$  e del  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  nel suolo e nella pianta

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 1. Intercettazione radicale



Per la particolare organizzazione strutturale delle pareti delle cellule, le radici hanno la capacità di fissare e scambiare cationi creando uno scambio diretto tra superfici del suolo e pianta.



Densità della massa radicale, quantità dei nutrienti disponibili nel suolo e porosità sono fattori importanti.

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 1. Intercettazione radicale

Tab. 33.5 - Valore medio ( $\text{cmol}_+ \cdot \text{kg}^{-1}$ ) della capacità di scambio cationico delle radici di alcune specie vegetali.

Specie vegetale	Valori medi della CSC ( $\text{cmol}_+ \cdot \text{kg}^{-1}$ ss)
<b>Arbusti</b>	
Black Sagebrush ( <i>Artemisia nova</i> A.Nelson)	36,8
Big basin Sagebrush ( <i>Artemisia tridentata</i> Nuttall)	40,2
Shadscale saltbush ( <i>Atriplex confertifolia</i> Torr. e Frém.)	16,9
Winterfat ( <i>Ceratoides lanata</i> Pursh - A. Meeuse e Smit)	12,6
Rubber rabbitbrush ( <i>Chrysothamnus nauseosus</i> Pall. ex Pursh)	15,7
Yellow rabbitbrush ( <i>Chrysothamnus viscidiflorus</i> Hook.) Nutt.)	29,4
Leptodactylon pungens	22,2
Antelope Bitterbrush ( <i>Purshia tridentate</i> Pursh DC.)	36,6
Quercus gambelli	20,1
Spineless horsebrush ( <i>Tetradymia canescens</i> DC.)	14,3
Xanthocephalum sarothare	21,8
<b>Erbe infestanti</b>	
Agoseris ( <i>Agoseris</i> Raf.)	60,2
Astragalo ( <i>Astragalus</i> spp)	60,3
Hooker's balsamroot ( <i>Balsamorhiza hookeri</i> Hook.) Nutt.	29,4
Cryptanta spp	52,3
Povertyweed ( <i>Iva axillaris</i> Pursh)	36,5
Lomatium spp	27,9
Bearded lingua ( <i>Pestemon</i> spp)	36,5
Longleaf phlox ( <i>Phlox longifolia</i> Nutt.)	19,2
Sheaeralcea spp	25,2
Thelesperum subnudum	26,6
<b>Cereali</b>	
Frumento tenero ( <i>Triticale</i> spp)	23,0
Mais ( <i>Zea mays</i> L.)	29,0
Orzo ( <i>Hordeum vulgare</i> L.)	20-3
<b>Leguminose da granella</b>	
Fagiolo ( <i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	54,0

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

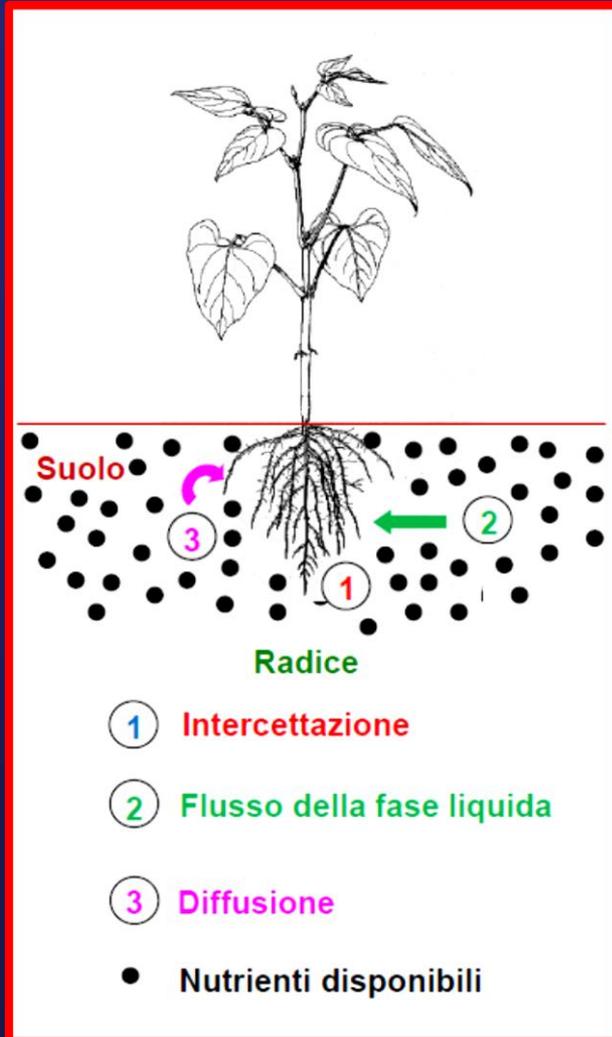
## 1. Intercettazione radicale

Specie vegetale	Valori medi della CSC ( $\text{cmol}_+ \cdot \text{kg}^{-1} \text{ss}$ )
<b>Foraggere</b>	
Trifoglio alessandrino ( <i>Trifolium alexandrinum</i> L.)	45,8
Trifoglio patense ( <i>Trifolium pratense</i> L.)	34,0
Loietto inglese ( <i>Lolium perenne</i> L.)	24,0
Ginestrino ( <i>Lotus corniculatus</i> L.)	34,9
<b>Piante da frutto</b>	
Pero ( <i>Pyrus communis</i> L.)	7,6
Pesco ( <i>Persica vulgaris</i> Mill.)	6,0
Vite ( <i>Vitis vinifera</i> L.)	11,7
Diospiro o Kaki ( <i>Diospyros kaki</i> L.)	7,7
Limone ( <i>Citrus limon</i> L.)	30,0
Arancio amaro ( <i>Citrus Aurantium</i> L.)	25,0
Arancio dolce ( <i>Citrus sinensis</i> L.)	23,0
Pompelmo ( <i>Citrus Paradisi</i> Macf.)	21,0
Arancio trifoliato ( <i>Poncirus trifoliata</i> L.)	32,0
Avocado - Guatemala ( <i>Persea americana</i> Mill.)	17,0
Avocado - Messico ( <i>Persea americana</i> Mill.)	14,0

Le infestanti hanno una CSC maggiore delle specie di interesse agrario. I fruttiferi hanno una bassa CSC.

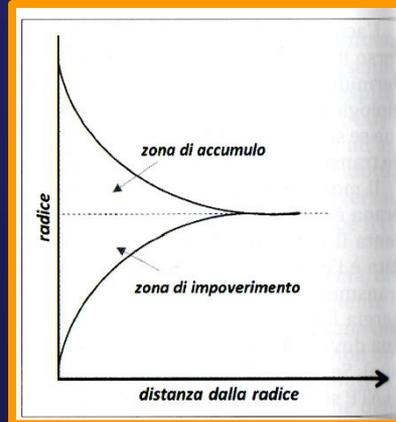
# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 2. Flusso di massa



I nutrienti vengono trascinati verso la radice dal flusso convettivo dell' $H_2O$  che si sposta verso le radici grazie alla traspirazione. Dipende dal:

- coefficiente di traspirazione
- concentrazione del nutriente nella fase liquida
- condizione idrologica del suolo



La zona di accumulo si genera quando l'apporto di un nutriente eccede la capacità di assorbimento (Ca, Mg).

Invece, quando  $v_{\text{assorbimento}} > v_{\text{apporto}}$  si crea nel volume adiacente alla superficie della radice una zona di depletion, o di esaurimento nutritivo ( $NO_3^-$ ).

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 2. Flusso di massa

Tab. 33.6 - Valore del coefficiente di traspirazione di piante diverse.

Pianta coltivata	Coefficiente di traspirazione
Sorgo	277
Mais	349
Barbabietola da zucchero	433
Frumento	491
Orzo	527
Patata	575
Avena	583
Segale	634
Trifoglio rosso	698
Lino	783
Erba medica	844

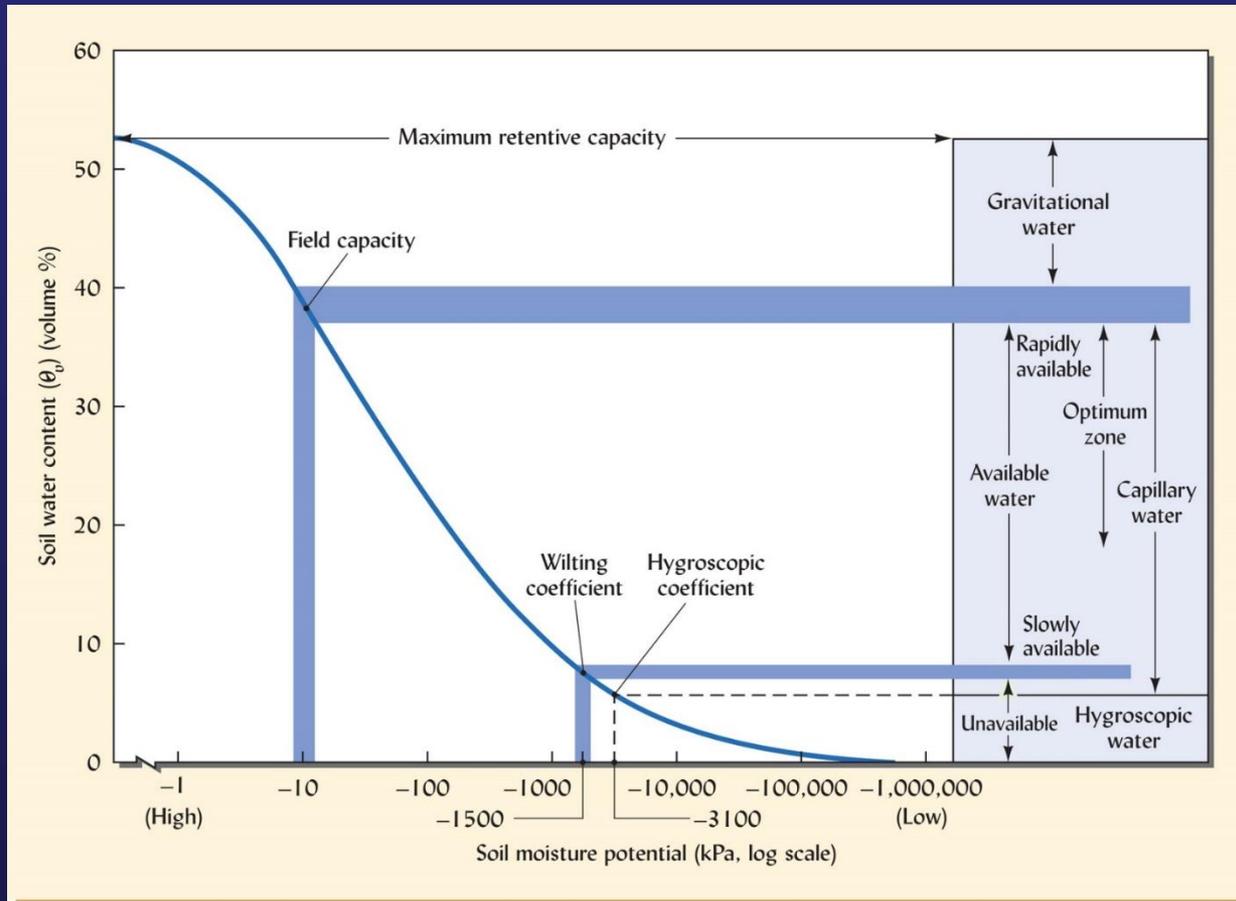
Tab. 33.7 - Concentrazione media annuale (\*) di nutrienti nella soluzione di un Luvisol (0-20 cm) caratterizzato da pH 7,7 (modificata da P. Marschner, 2012)

Concentrazione ( $\mu\text{M}$ )								
K	Ca	Mg	NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>3</sub> -N	SO <sub>4</sub> -S	PO <sub>4</sub> -P	Zn	Mn
510	1650	490	48	3100	590	1,5	0,38	0,002

(\*) Generalmente, nei suoli ben aerati, caratterizzati da pH neutro, la concentrazione di Ca, Mg, solfati ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) e nitrati è abbastanza alta, al contrario quella di ammonio e, in particolare, quella di fosfati è molto bassa. La concentrazione di K è funzione del contenuto d'argilla e dalla composizione dei minerali argillosi

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 2. Flusso di massa

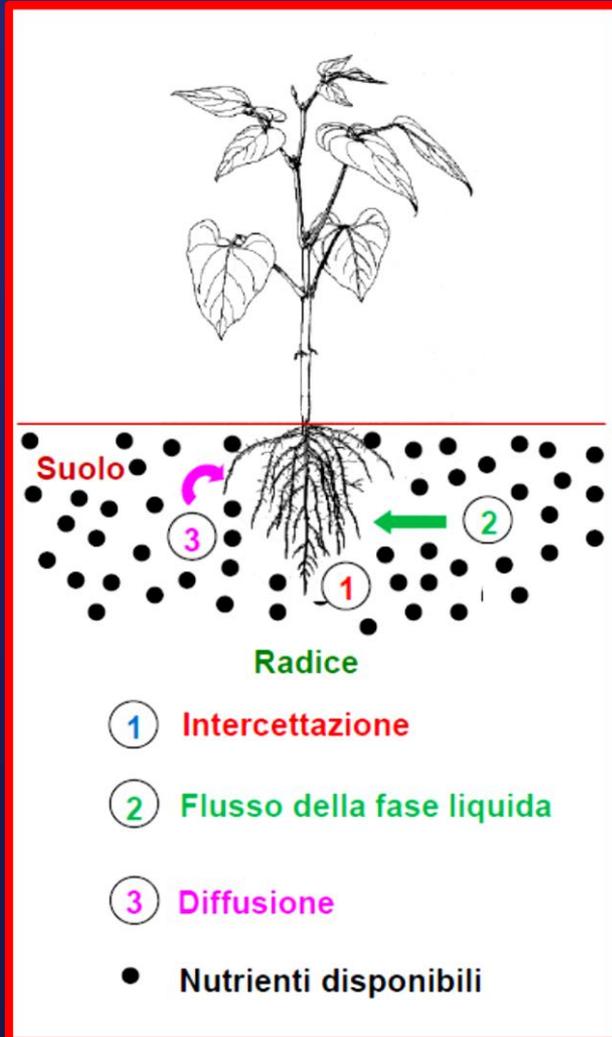


(da Weil & Brady, 2017)

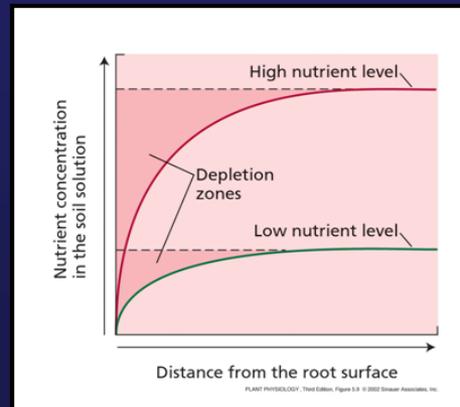
Al diminuire del contenuto idrico, l'acqua assorbita è maggiore di quella apportata per flusso di massa con conseguente essiccamento del suolo e diminuita disponibilità di nutrienti.

# Il flusso dei nutrienti nel sistema suolo-pianta

## 3. Diffusione



Il gradiente di concentrazione determina il movimento diffusionale degli ioni verso la superficie assorbente. Specie poco mobili ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) si spostano per diffusione di  $0,13$  e  $0,004$   $\text{cm d}^{-1}$ . La strategia chemiotropica della radice è di spostarsi verso zone ricche del nutriente.



L'estensione della zona di carenza dipende dal livello dei nutrienti nella fase liquida del suolo.

Essiccamento e basse temperature riducono la velocità di diffusione. Le micorrize favoriscono l'assorbimento di nutrienti poco mobili.

# Contributo dei fenomeni di intercettazione radicale, flusso di massa e diffusione

Tab. 33.8 - Quantità di nutrienti ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) che possono essere disponibili per una coltura di mais in conseguenza di fenomeni d'intercettazione, di flusso di massa e di diffusione (modificata da Barber, 1984).

Nutriente	Quantità necessaria per realizzare una produzione di $9500 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ di granella	Quantità mediamente disponibile per		
		Intercettazione	Flusso di massa	Diffusione
Azoto	190	2	150	38
Fosforo	40	1	2	37
Potassio	195	4	35	156
Calcio	40	60	150	0
Magnesio	45	15	100	0
Zolfo	22	1	65	0

Quantità di nutrienti ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) che possono essere disponibili per una coltura di mais in conseguenza dei fenomeni di intercettazione radicale, flusso di massa e diffusione.

Le differenti richieste nutrizionali della pianta creano le zone di impoverimento (N, P, K) o di accumulo (Ca, Mg, S).

# L'apparato radicale



L'apparato radicale è l'organo della pianta deputato all'assorbimento di acqua e nutrienti dal suolo; occupa mediamente l'1% del volume della pedosfera e contribuisce per un 25-30% all'emissione della  $CO_2$  biogenica (*respirazione autotrofa*).

# L'apparato radicale

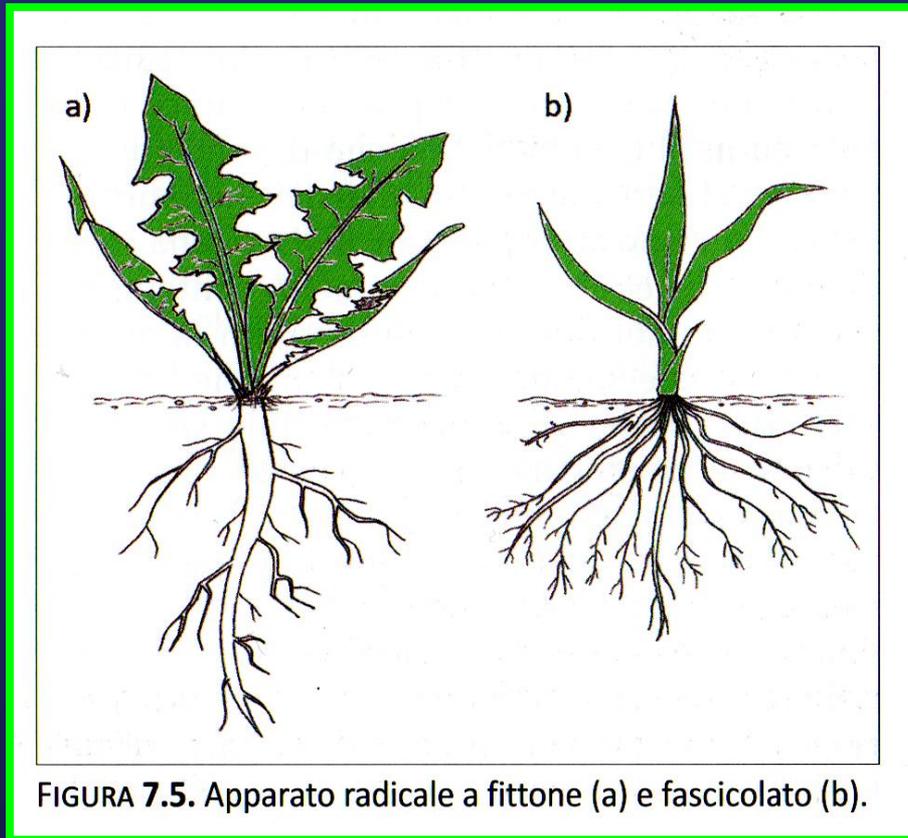


FIGURA 7.5. Apparato radicale a fittone (a) e fascicolato (b).

Gli apparati radicali si sviluppano, attraverso una serie complessa di processi differenziativi post-embriogenici, dalla radice seminale primaria che in germinazione è protrusa dal seme verso il suolo. Da questa si sviluppano radici di ordine superiore che formano l'insieme delle radici laterali.

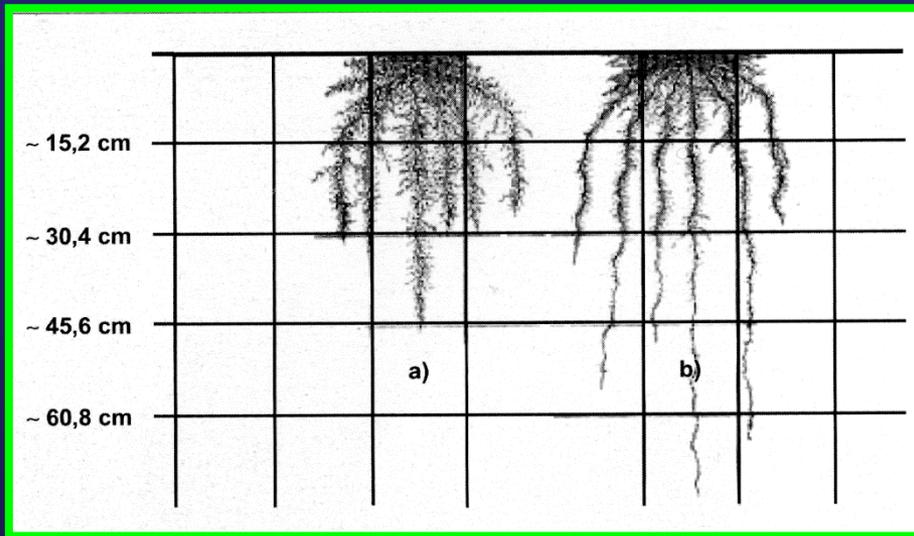
Esistono due schemi generali di sviluppo del sistema radicale.

Nel modello (a) (dicotiledoni) la radice primaria seminale si sviluppa con geotropismo positivo generando radici laterali di minor diametro.

Nel modello (b) (monocotiledoni) la radice seminale presto degenera e dai meristemi nodali alla base del fusto si differenziano le radici nodali, formando poi le radici avventizie meno dipendenti dalla gravità.

# L'apparato radicale: architettura

Indipendentemente dalla loro ontogenesi, i singoli elementi (assi radicali) dell'apparato radicale sono anatomicamente simili e la loro crescita è regolata da fattori endogeni (ormonali) ed esogeni (fisici, chimici e microbici) dell'ambiente suolo.



Radici di piante di frumento allevate su:  
a) suolo secco  
b) suolo irrigato

Le piante hanno evoluto strategie modulari di sviluppo delle radici in grado di indirizzare la crescita verso zone di suolo più favorevoli per l'acquisizione di acqua e nutrienti. L'insieme dei tratti morfologici e topologici costituiscono l'architettura dell'apparato radicale.

# L'apparato radicale: apici

Le radici in accrescimento presentano gradienti longitudinali sia fisiologici sia anatomici.

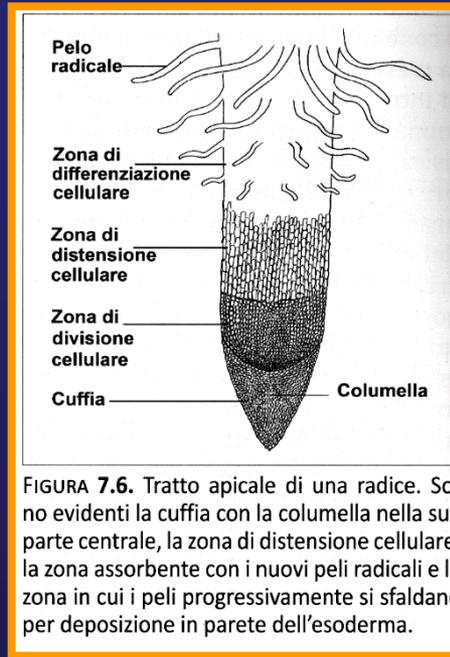
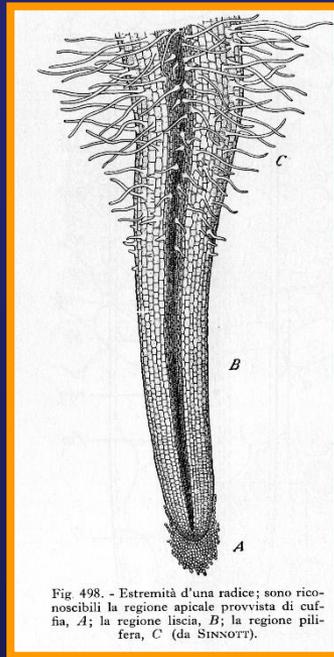
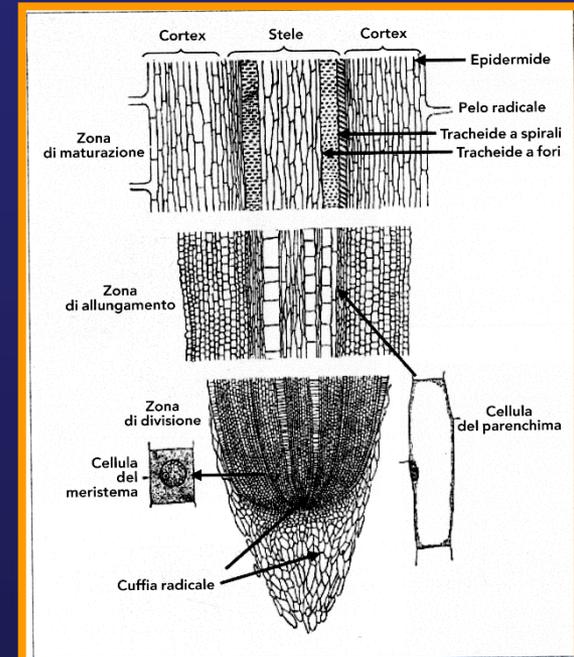


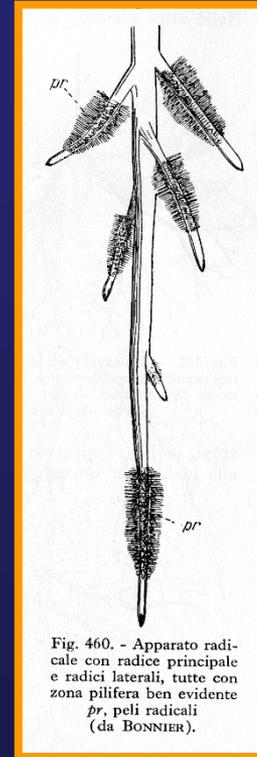
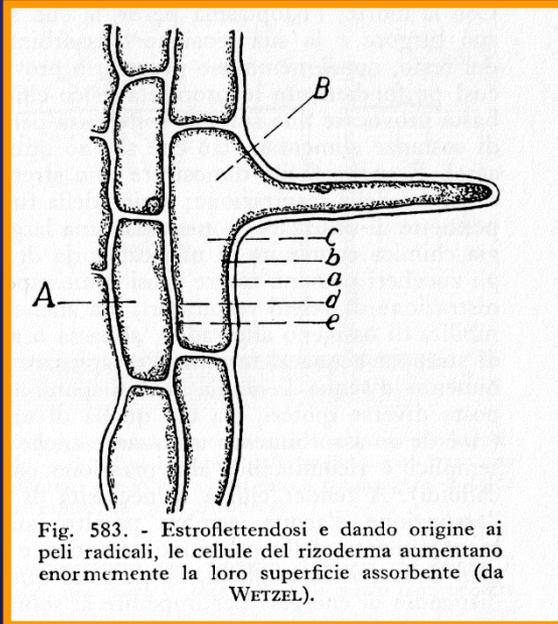
FIGURA 7.6. Tratto apicale di una radice. Sono evidenti la cuffia con la columella nella sua parte centrale, la zona di distensione cellulare, la zona assorbente con i nuovi peli radicali e la zona in cui i peli progressivamente si sfaldano per deposizione in parete dell'esoderma.



Il tratto apicale comprende l'apice, costituito dal meristema apicale coperto da una cuffia protettiva, e la zona di accrescimento per distensione posta immediatamente al di sotto delle zone di differenziazione. In tale regione si differenzia la struttura primaria della radice costituita dal cilindro centrale, dalla corteccia e dal rizoderma che origina i peli radicali assorbenti.

# L'apparato radicale: peli radicali

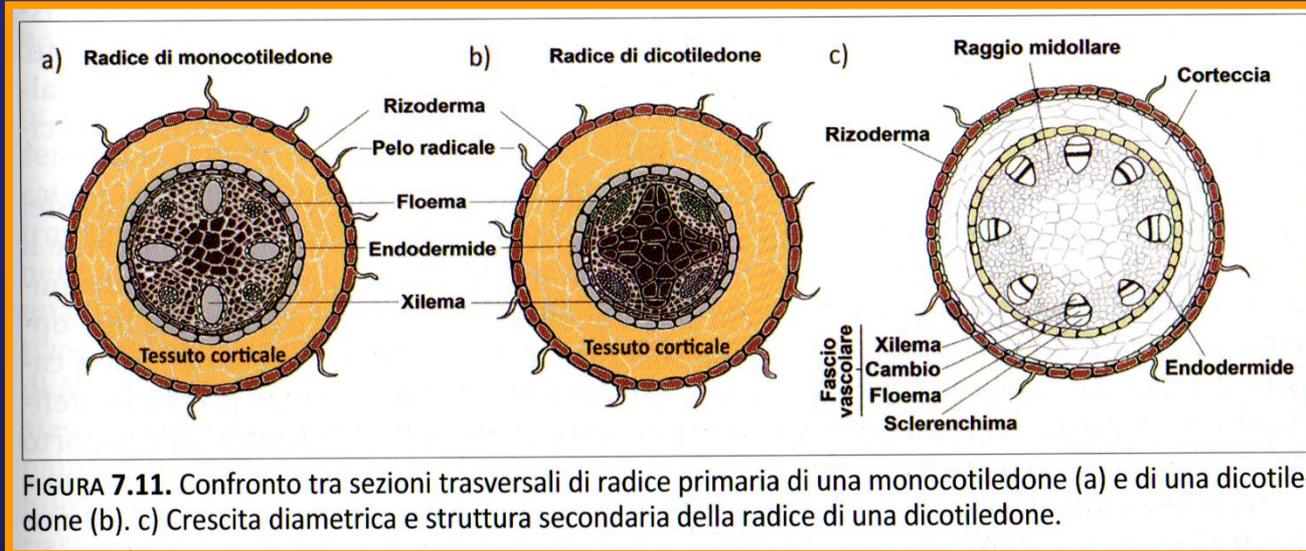
Ai peli radicali, che identificano la zona pilifera, è devoluta la funzione di assorbimento.



In radici di mais si sono contati sino a 420 peli radicali  $\text{mm}^{-2}$ .

Di pochi giorni è la durata di vita dei peli radicali: la crescita radicale produce nuovi peli, mentre quelli via via più distanti dall'apice perdono di funzionalità e cadono, dando origine alla zona suberosa, non permeabile.

# L'apparato radicale: strutture

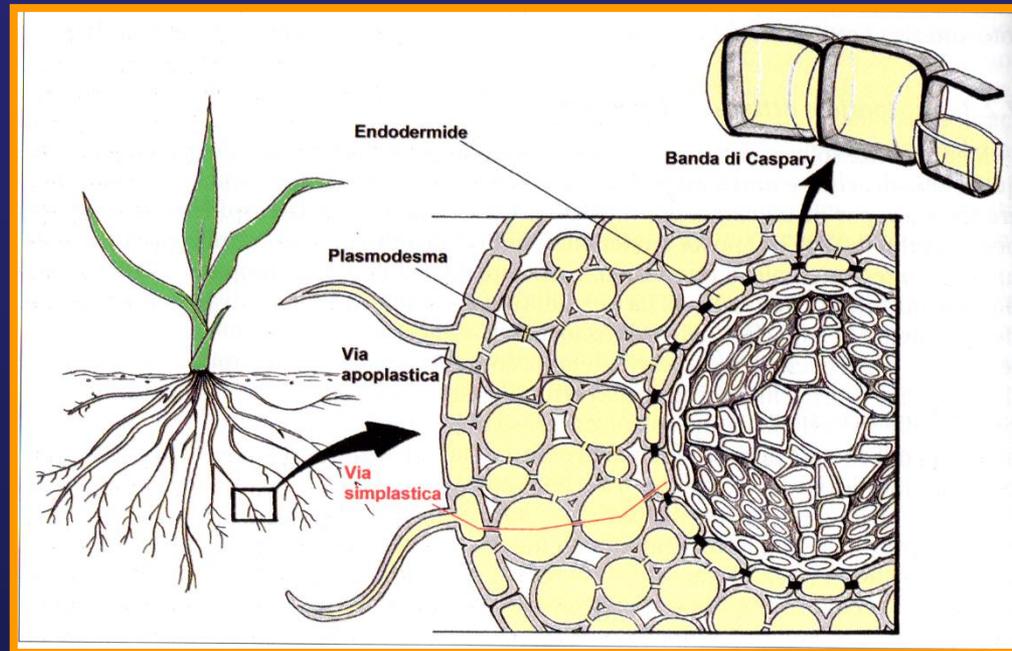


Nelle monocotiledoni la struttura primaria della radice si mantiene inalterata per tutta la lunghezza dell'asse radicale, seppur si depositi suberina e lignina sulle superfici delle cellule dei segmenti più vecchi.

Nelle dicotiledoni l'attività dei meristemi secondari tende a sopprimere il tessuto corticale lasciando ampi spazi intercellulari che aumentano la conducibilità idraulica assiale delle radici. Queste regioni sono scarsamente permeabili ad acqua e soluti.

# L'apparato radicale: assorbimento

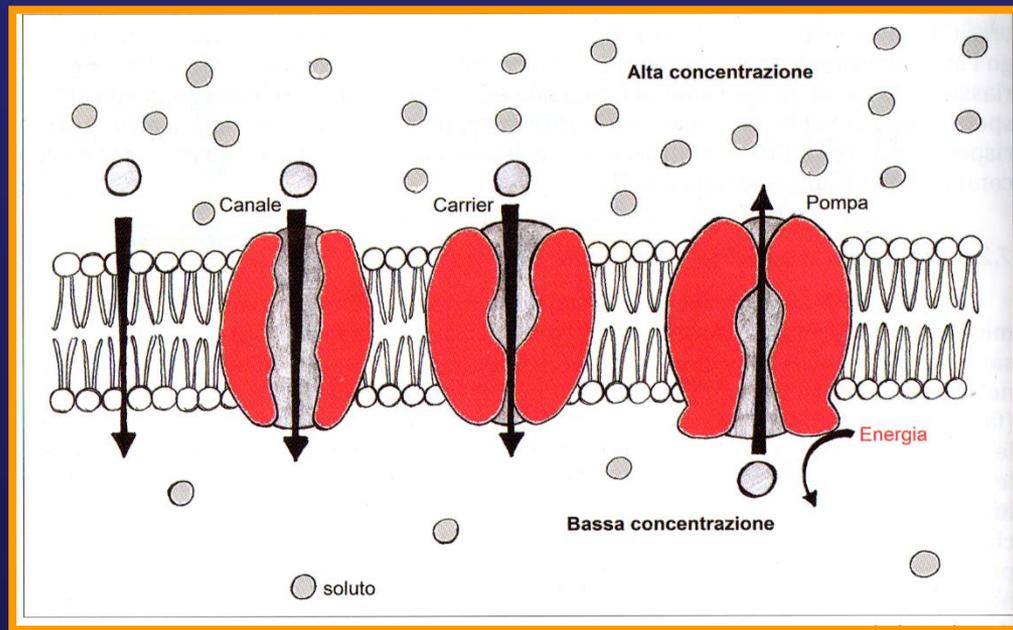
Mediamente solo il 20% circa della lunghezza dell'apparato radicale partecipa all'acquisizione di acqua e nutrienti dal suolo.



Le cellule tegumentali delle zone comprese tra l'apice radicale e la zona assorbente non presentano nelle pareti materiali di natura idrofobica e pertanto la soluzione dello spazio apoplastico (pareti e spazi intercellulari) è collegata con la fase liquida del suolo. Differenze di concentrazione e composizione tra le due soluzioni determinano il **movimento radiale** di acqua e soluti verso i tessuti più interni della radice.

# L'apparato radicale: permeasi

L'influsso della soluzione esterna nel simplasto prevede obbligatoriamente il passaggio attraverso il plasmalemma, garantito da strutture proteiche transmembrana definite permeasi, che realizzano una permeabilità selettiva.



Le permeasi (*carrier* e canali) trasportano specifici soluti.

- ✓ Le acquaporine trasportano acqua.
- ✓ I canali mediano il trasporto passivo.
- ✓ I *carrier* mediano il trasporto passivo ed attivo.
- ✓ Localizzazione ed espressione dei *carrier* sono finemente regolati a livello genico.

# Per superare la mancanza di disponibilità nella zona di esaurimento nutritivo o di "depletion" la radice utilizza differenti strategie

Variazione del rapporto shoot/root



Stabilirsi di comunità microbiche radicali

Accrescimento orientato dell'apparato radicale verso ioni poco mobili

Manipolazione chimica del suolo rizosferico

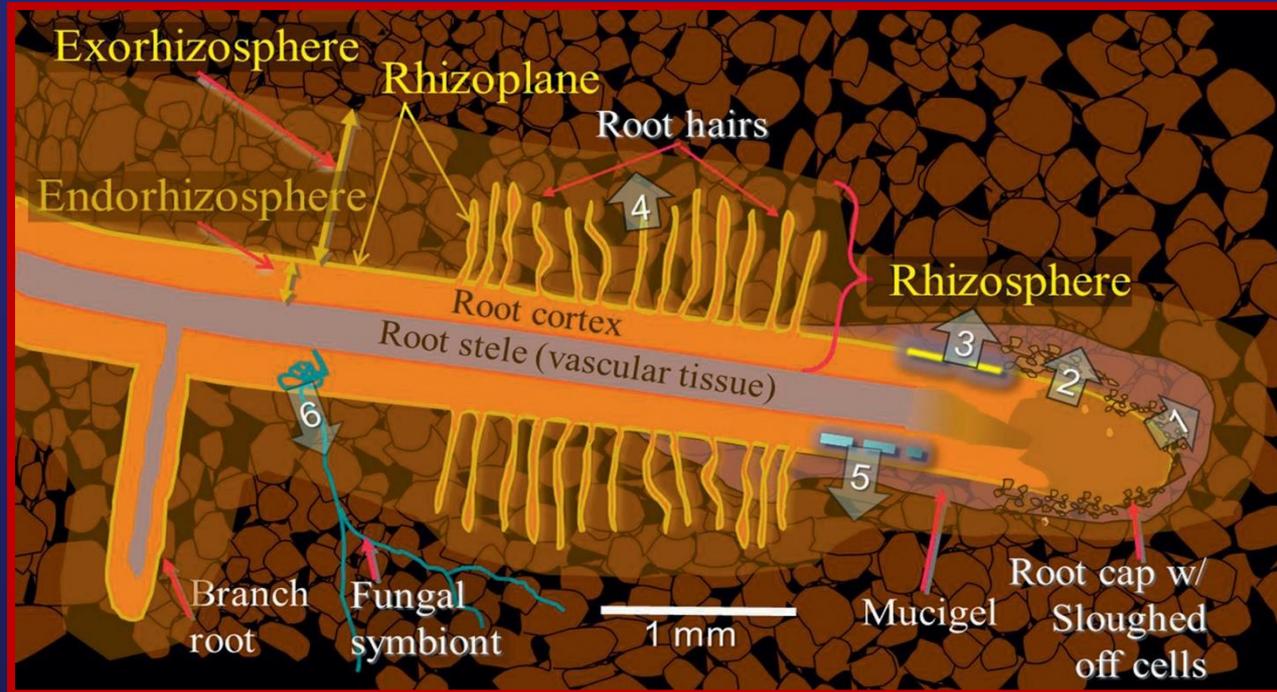
Variazione del numero e della lunghezza dei peli radicali

Variazione della morfologia della radice

Strategie diversificate di assorbimento di ioni poco mobili

(da Weil & Brady, 2017)

# La rizosfera: struttura



(da Weil & Brady, 2017)

Termine coniato da Hiltner nel 1904. Definisce quella porzione di suolo dove avvengono spostamenti di acqua, scambi di energia, di nutrienti e di segnali molecolari che rendono la fisica, la chimica e la biologia del **rizosuolo** (*rhizosphere soil*) differente da quella del **suolo indisturbato** (*bulk soil*) per favorire l'adattamento della pianta alle avverse condizioni del suolo.

# La rizosfera: struttura

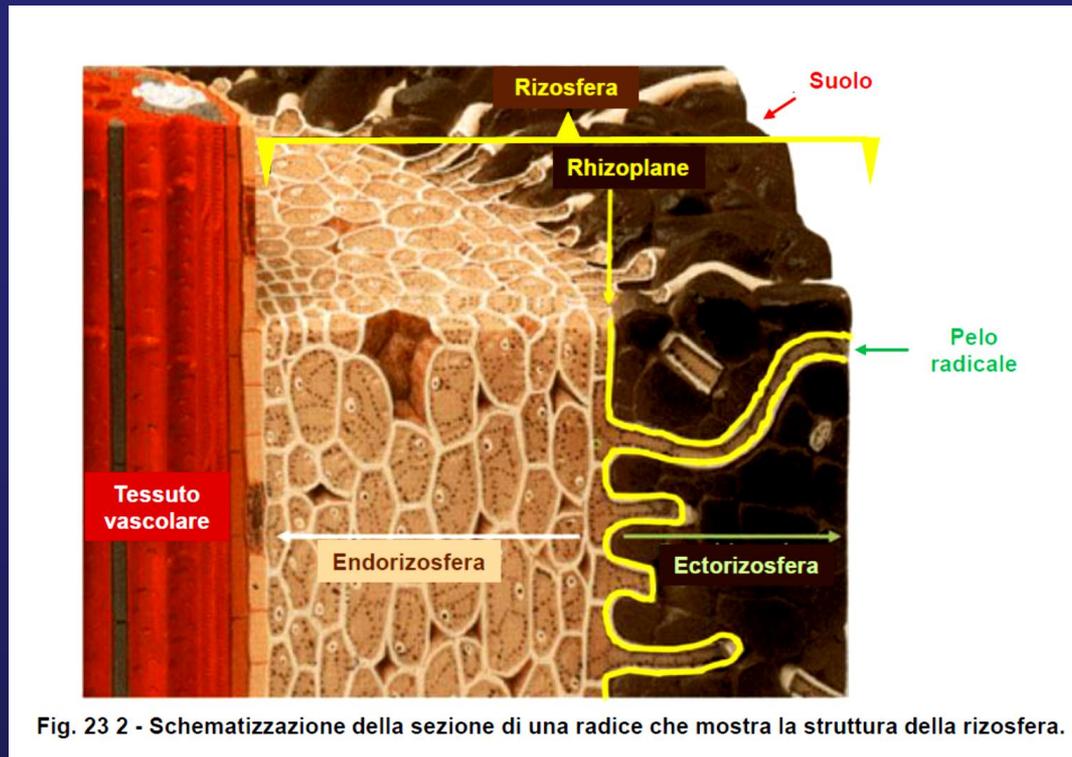


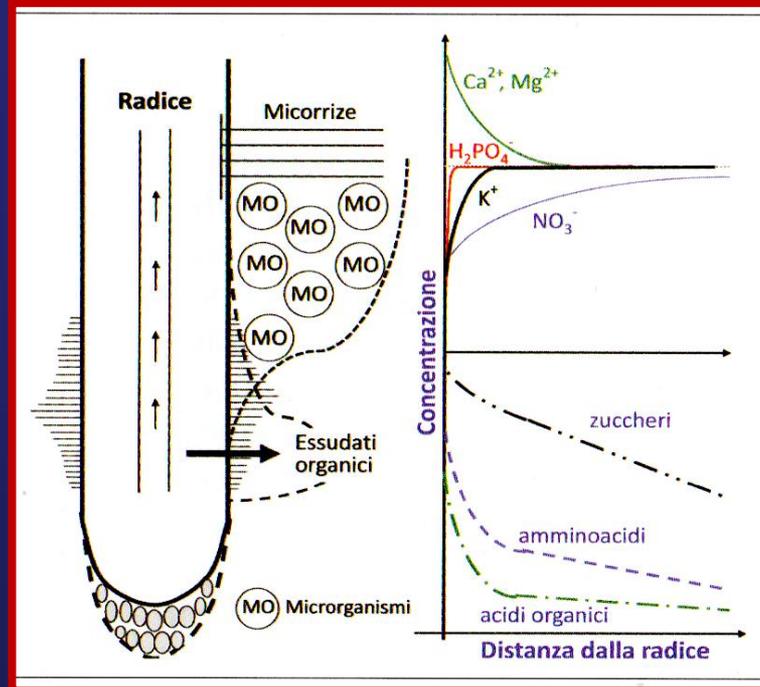
Fig. 23 2 - Schematizzazione della sezione di una radice che mostra la struttura della rizosfera.

(da Violante, 2013)

Si distinguono tre regioni:

- **Ectorizosfera**: lo strato di suolo ad immediato contatto con la radice, sede di attività biologica ed influenzato dalla rizodeposizione
- **Rizoplano**: la linea di demarcazione tra queste due regioni costituita dalla superficie esterna della radice
- **Endorizosfera**: l'insieme degli elementi strutturali del sistema radicale dove risulta possibile lo sviluppo dei microrganismi del suolo

# La rizosfera: gradienti longitudinali e radiali



La sua estensione non è definibile e dipende dall'attività di assorbimento della radice, dalla qualità e quantità delle *rizodeposizioni* e dalla dinamica di sviluppo delle popolazioni microbiche lungo l'asse della radice.

La rizosfera presenta gradienti longitudinali e radiali che si sviluppano lungo l'asse radicale ed accompagnano la crescita della radice nel suolo.

# La rizosfera: rizodeposizioni

La pianta distribuisce il C fissato nel processo di fotosintesi tra i vari distretti vegetali, riallocandolo tra la porzione aerea (*shoot*) (~50%) e quella radicale (*root*) (~50%).

Tab. 23.2 - Stima approssimata della distribuzione del carbonio fissato nel processo di fotosintesi da piante coltivate in pieno campo (modificata da Ure, 2001).

Fotosintesi	100%
<i>Parti epigee</i>	50%
Tessuti vegetali	45%
Respirazione	5%
<i>Parti ipogee</i>	50%
Biomassa radicale	25%
Prodotti dell'attività radicale	25%
Respirazione	15%
Residui delle strutture cellulari	10%
Sostanze rilasciate passivamente	< 1% (quantità presunta)
Secrezioni	< 1% (quantità presunta)

La rizodeposizione non è costante, ma varia in funzione della **specie vegetale**, **età della radice**, **stato nutrizionale della pianta**, **intensità luminosa**, **caratteristiche del suolo** (tessitura, pH, T, CO<sub>2</sub>, umidità, carica ed attività microbica, concentrazione dei nutrienti e di composti tossici, barriere alla crescita radicale), **condizioni di stress biotico e abiotico**.

# La rizosfera: rizodeposizioni

La pianta rilascia nel suolo una notevole varietà e quantità di composti organici ed inorganici, solubili ed insolubili, ad alto o basso PM, derivanti dalla fotosintesi o no, che modificano le caratteristiche del suolo circostante e ne esaltano l'attività biologica.

TABELLA 7.2. Rizodeposizioni rilasciate dagli apparati radicali di piante superiori.

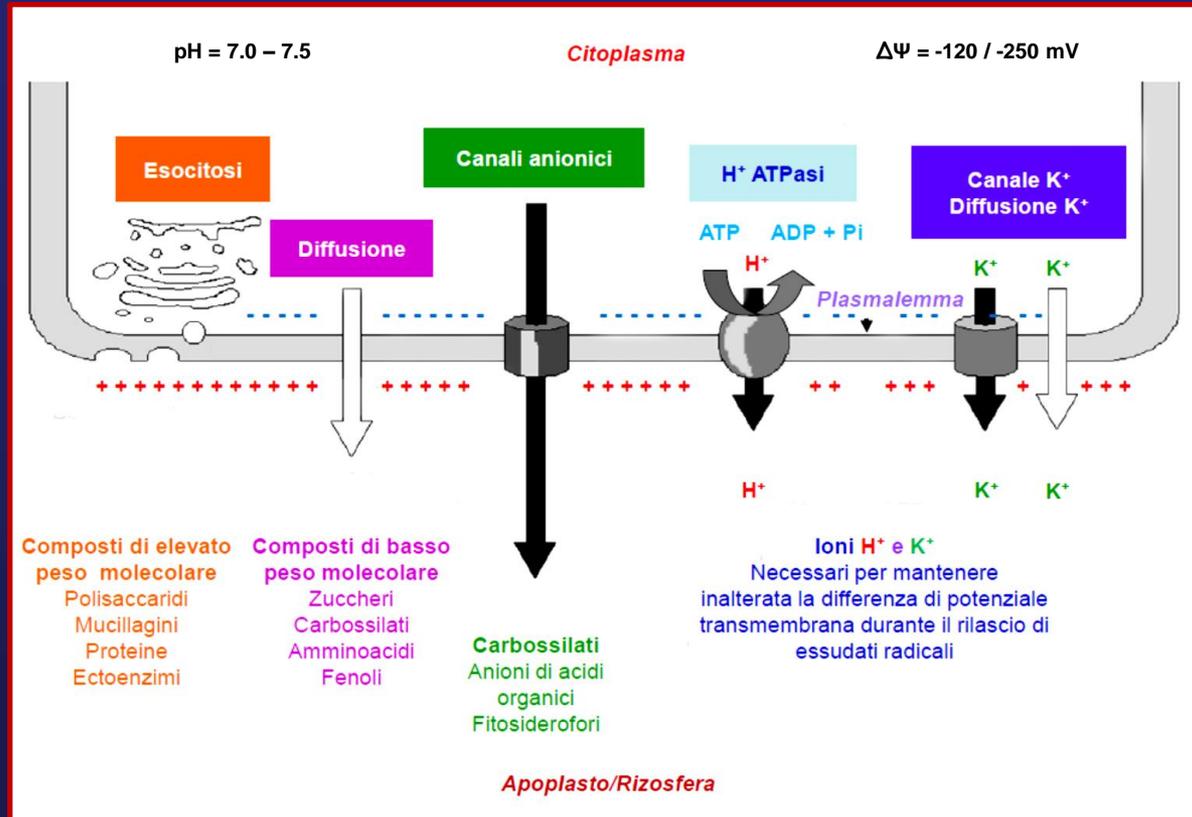
<b>Cellule intere (<i>border cells</i>)</b>	
<b>Frammenti cellulari</b>	
<b>Mucillagini (<i>mucigel</i>)</b>	
<b>Essudati radicali organici</b>	
Zuccheri	Arabinosio, glucosio, fruttosio, maltosio, raffinoso, ramnosio, ribosio, saccarosio, xilosio
Amminoacidi e ammidi	Tutti i 20 amminoacidi essenziali, ac. aminobutirrico, omoserina, cistationina, fitosiderofori derivati dall'ac. mugineico (ac. deossimugineico, idrossimugineico, epidrossimugineico, ac. avenico, ac. disticonico A)
Acidi alifatici	Formico, acetico, propionico, malico, citrico, isocitrico, ossalico, fumarico, malonico, succinico, maleico, tartarico, ossalacetico, piruvico, glicolico, $\alpha$ -chetoglutonico, scichimico, cis-aconitico, trans-aconitico, valerico, gluconico
Acidi aromatici	<i>p</i> -Idrossibenzoico, caffeico, <i>p</i> -cumarico, ferulico, gallico, gentisico, protocatecuico, salicilico, sinapico, siringico
Composti fenolici	Flavonoli, flavoni, flavanoni, antocianine, isoflavonoidi, cumarine
Acidi grassi	Linoleico, linolenico, oleico, palmitico, stearico
Steroli	Campestrolo, colesterolo, sitosterolo, stigmasterolo
Enzimi	Amilasi, invertasi, cellobiasi, desossiribonucleasi, ribonucleasi, fosfatasi acida, fitasi, pirofosfato apirasi, perossidasi, proteasi
Altri	Vitamine, regolatori di crescita (auxine, citochinine, gibberelline) solfuri alchilici, etanolo
<b>Essudati radicali inorganici</b>	H <sup>+</sup> , K <sup>+</sup> , nitrato, fosfato, HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , OH <sup>-</sup> , elettroni

Le rizodeposizioni possono essere classificate secondo:

- le proprietà chimiche
- le modalità di deposizione
- la possibilità di utilizzazione da parte dei microrganismi del suolo
- le funzioni svolte

# La rizosfera: rizodeposizioni

La rizodeposizione avviene utilizzando diversi meccanismi di rilascio in funzione delle caratteristiche chimiche (peso molecolare, carica, solubilità) del composto organico.



I flussi di queste componenti determinano variazioni nelle condizioni fisico-chimiche della rizosfera, particolarmente a carico del **pH** e dell'**E<sub>h</sub>** del rizosuolo che possono differire notevolmente da quelle del *bulk soil*.

# La rizosfera: assorbimento dei nutrienti e pH

L'assorbimento di cationi e anioni contribuisce, rispettivamente, al rilascio di ioni  $H^+$  e  $OH^-/HCO_3^-$  nella rizosfera, necessario per la mantenere il pH citoplasmatico e la carica elettrica di membrana nel range tra 7.0 e 7.5 e tra -120 e -250 mV.

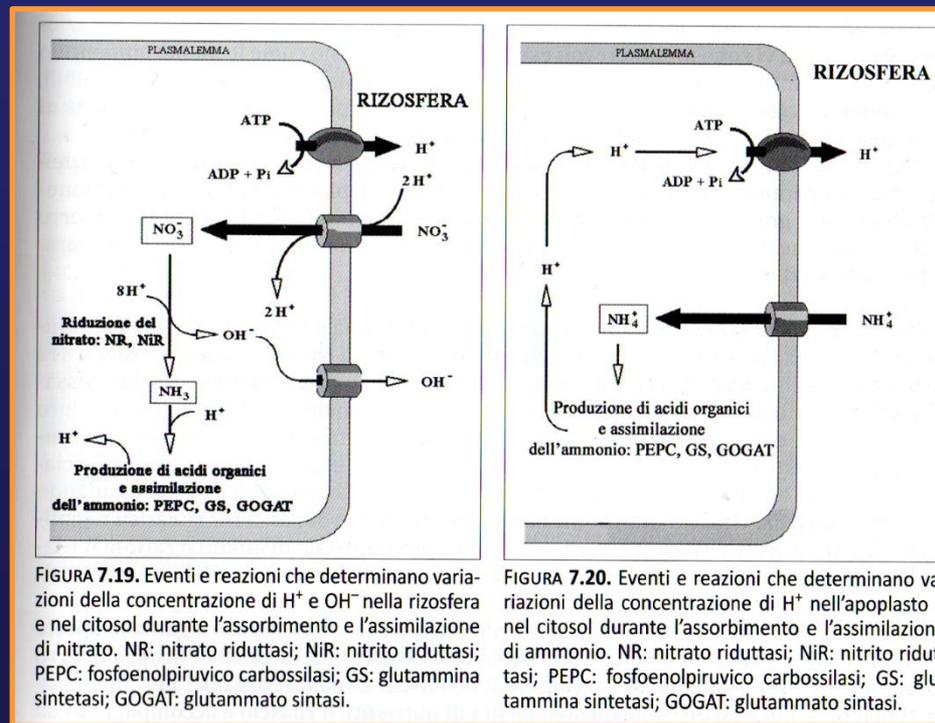


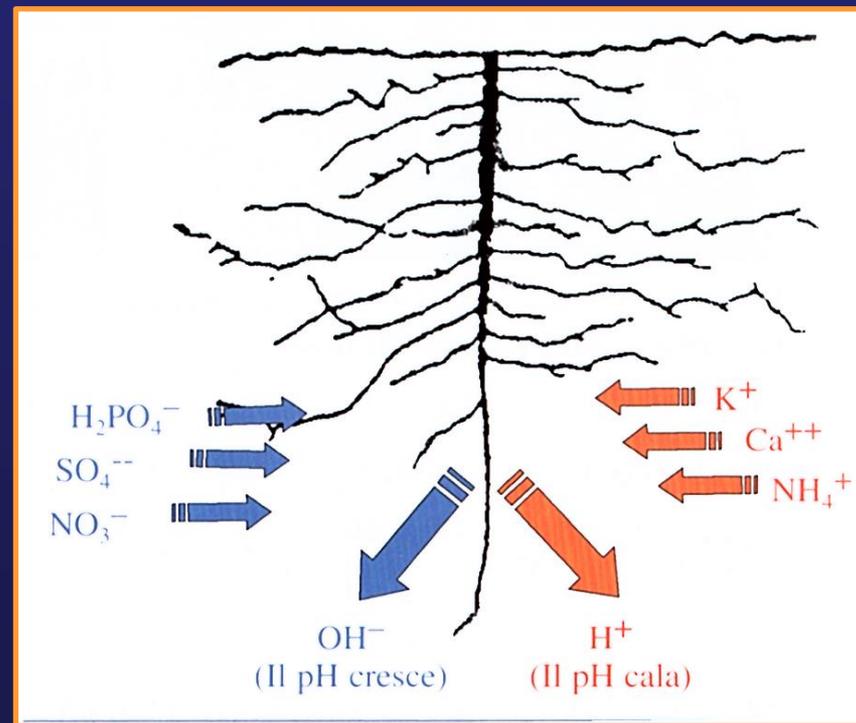
FIGURA 7.19. Eventi e reazioni che determinano variazioni della concentrazione di  $H^+$  e  $OH^-$  nella rizosfera e nel citosol durante l'assorbimento e l'assimilazione di nitrato. NR: nitrato riduttasi; NiR: nitrito riduttasi; PEPC: fosfoenolpiruvico carbossilasi; GS: glutammina sintetasi; GOGAT: glutammato sintasi.

FIGURA 7.20. Eventi e reazioni che determinano variazioni della concentrazione di  $H^+$  nell'apoplasto e nel citosol durante l'assorbimento e l'assimilazione di ammonio. NR: nitrato riduttasi; NiR: nitrito riduttasi; PEPC: fosfoenolpiruvico carbossilasi; GS: glutammina sintetasi; GOGAT: glutammato sintasi.

L'assorbimento preferenziale di **anioni** determina il rilascio di  $OH^-$  e/o  $HCO_3^-$  ed **alcalinizzazione** della rizosfera. L'assorbimento preferenziale di **cationi** si accompagna al rilascio di  $H^+$  con conseguente **acidificazione**.

# La rizosfera: assorbimento dei nutrienti e pH

L'assorbimento di cationi e anioni contribuisce, rispettivamente, al rilascio di ioni  $H^+$  e  $OH^-/HCO_3^-$  nella rizosfera, necessario per la mantenere il pH citoplasmatico e la carica elettrica di membrana nel range tra 7.0 e 7.5 e tra -120 e -250 mV.



L'attività radicale è in grado di modificare il pH della rizosfera di 1-2 unità. Ciò consente alla pianta di modulare la biodisponibilità e la mobilità sia di nutrienti poco mobili (Fe, P) sia di specie chimiche tossiche (Al, metalli pesanti).



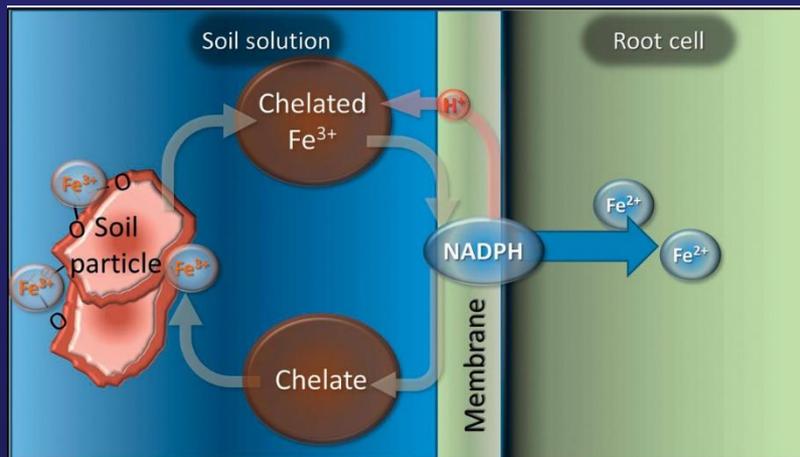
## La rizosfera. Facilitazione nell'assorbimento di Fe, P e nella tolleranza all'Al

La manipolazione del rizosuolo costituisce una evidente strategia della pianta per facilitare l'assorbimento dei nutrienti o contrastare condizioni di avversità pedochimica.

# La rizosfera: assorbimento di Fe

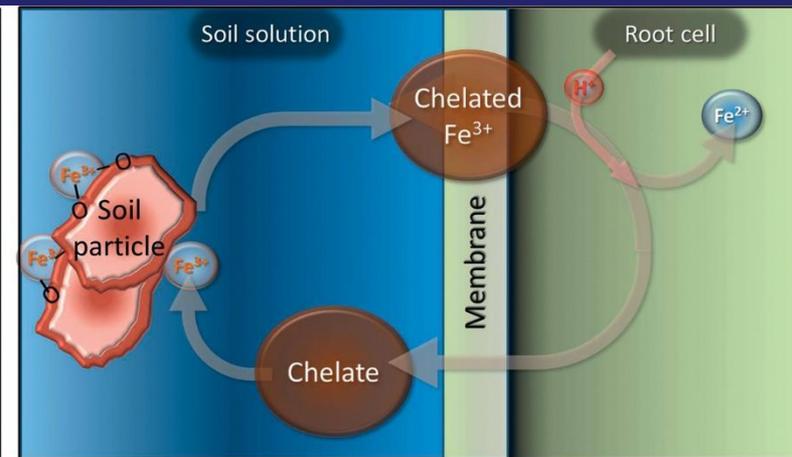
Le piante adottano due diversi meccanismi per fronteggiare la limitata disponibilità nutrizionale del Fe nel suolo.

## (Strategia I)



(a)

## (Strategia II)



(b)

(da Weil & Brady, 2017)

Two ways in which plants utilize micronutrients held in chelated form.

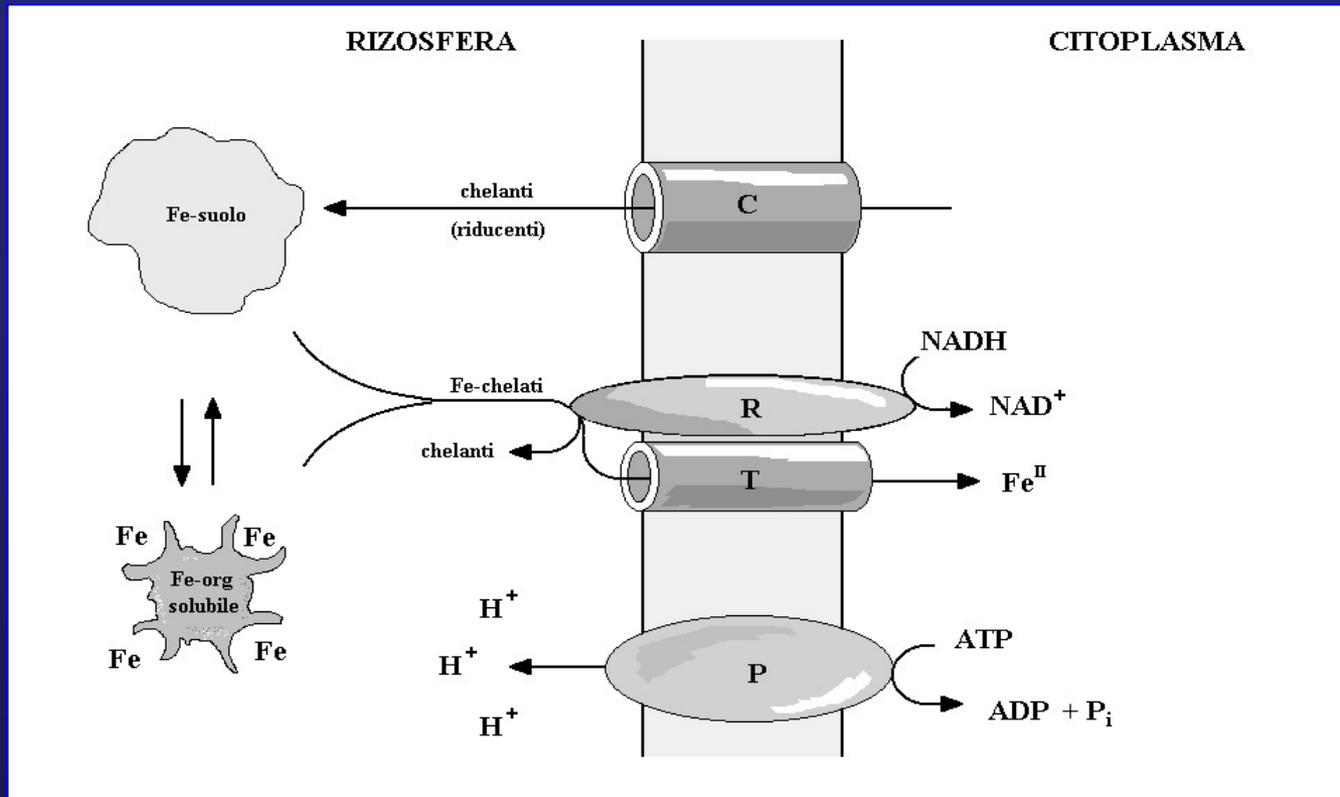
(Left) Most nongrass plants **exude H<sup>+</sup> ions to acidify the rhizosphere enough to solubilize Fe(III)** and strong reducing agents (NADPH) to reduce iron to the more soluble Fe(II) at the outer surface of the root membrane. They then take in only the reduced iron, leaving the organic chelate in the soil solution where it can complex another iron atom.

(Right) Grass plants (Graminaceae) such as wheat or corn exude mugineic acids and similar chelating agents which then complex with iron in the rhizosphere. The roots then take the entire chelate-metal complex into their cells. Inside the cells, the iron is removed from the chelate and reduced to Fe(II) while the chelate is returned to the soil solution.

(Diagram courtesy of Ray R. Weil)

Principali attività presenti sulla membrana plasmatica coinvolte nell'acquisizione del ferro e nelle modificazioni indotte dalla carenza del micronutriente in piante dicotiledoni e monocotiledoni non Graminacee.

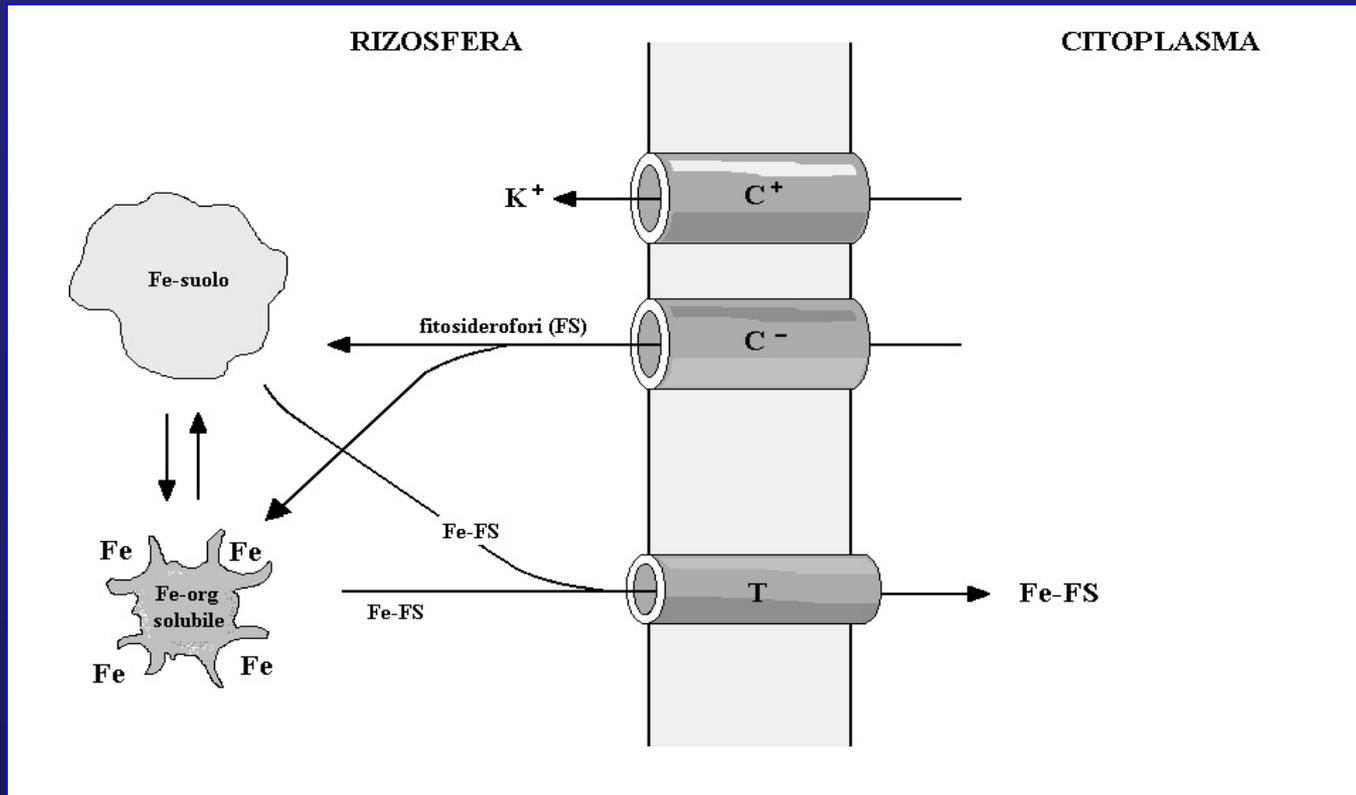
## (Fe-carezza: Strategia I)



C = canale; R = Fe-chelato riduttasi; T = trasportatore per Fe<sub>II</sub>; P = H<sup>+</sup>-ATPasi  
La Fe-chelato riduttasi ha un ottimo di attività a pH acido. Le molecole chelanti (acido citrico, fenoli) formano complessi con il Fe<sub>III</sub> stabili fino ad un pH non superiore a 6.5. La strategia I è inefficace in suoli calcarei.

Principali attività presenti sulla membrana plasmatica coinvolte nell'acquisizione del ferro e nelle modificazioni indotte dalla carenza del micronutriente in piante Graminacee.

## (Fe-carezza: Strategia II)



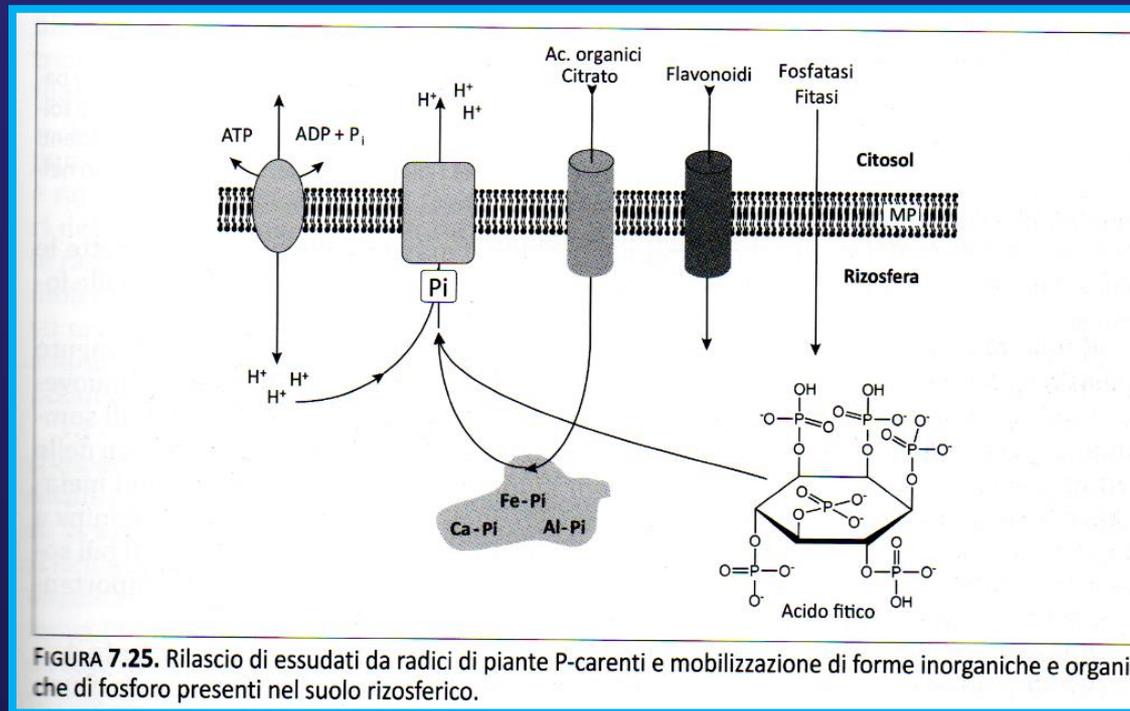
C<sup>+</sup> = canale per il potassio (K<sup>+</sup>); C<sup>-</sup> = trasportatore dei fitosiderofori (FS);  
T = trasportatore del complesso Fe<sub>III</sub>-FS

Le molecole chelanti (amminoacidi non proteino-genici) formano complessi con il Fe<sub>III</sub> stabili ad un pH superiore a 7.0. La strategia II è efficace in suoli calcarei.

Tolleranza alla carenza di Fe: orzo > grano > avena > segale > mais > sorgo > riso

# La rizosfera: assorbimento di P

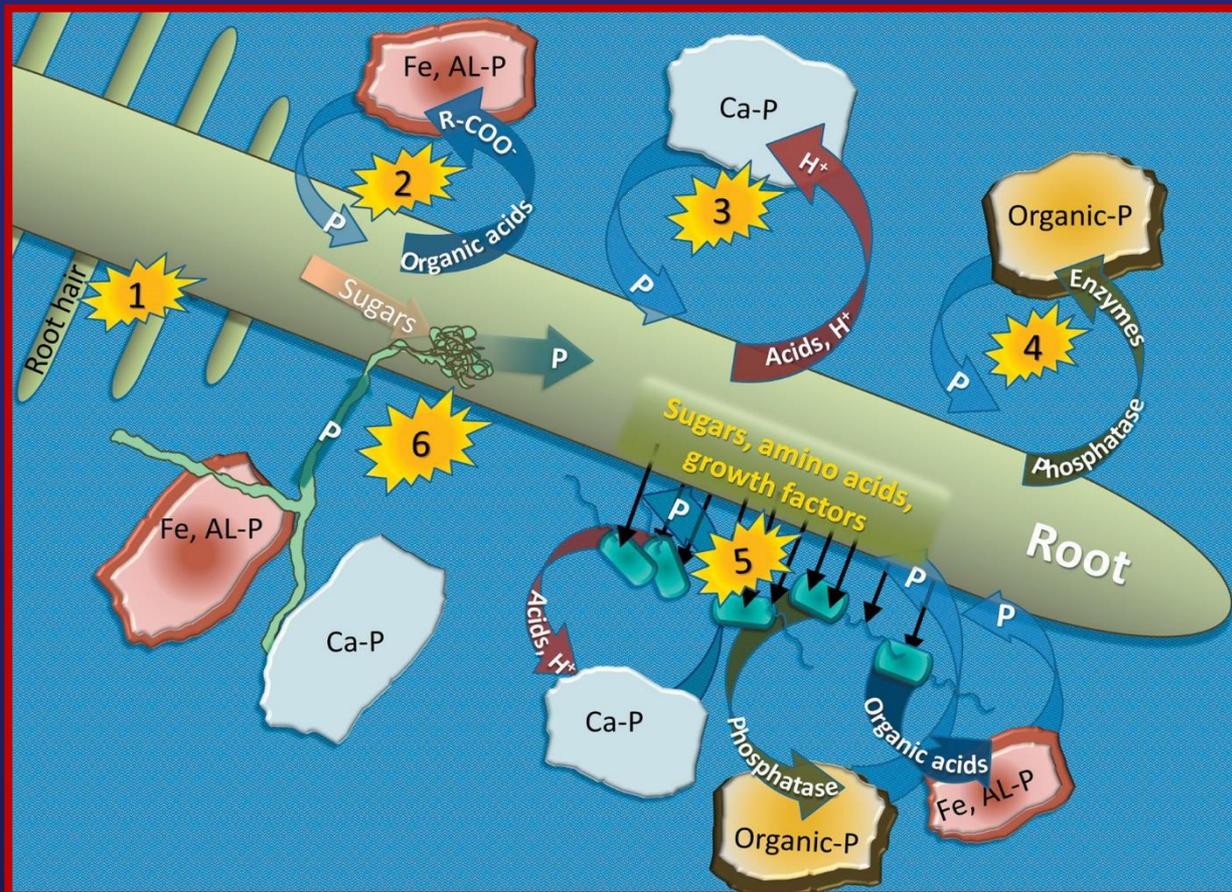
La carenza di fosforo produce, in relazione alla specie vegetale, una alterazione della rizodeposizione.



Possono essere rilasciati protoni, anioni di acidi organici, composti fenolici, enzimi idrolitici. Le fosfatasi acide sono rilasciate dalle piante, le fitasi dai microrganismi. I flavonoidi possono agire da molecole segnale per le micorrize.

Specie P-inefficienti possono beneficiare della consociazione con specie P-efficienti. Meccanismi attivi nella zona di proliferazione dei peli radicali.

# Strategie di assorbimento nutrizionale del fosfato

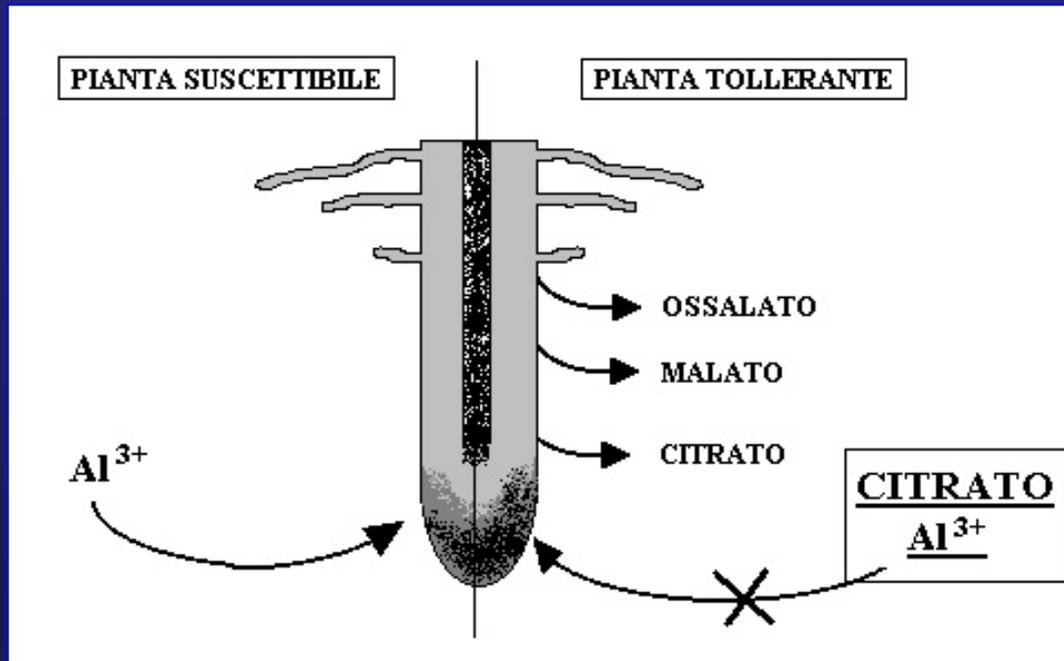


(da Weil & Brady, 2017)

Six basic strategies that plant roots may employ to enhance their uptake of various forms of phosphorus from soils. (1) Increased root absorptive surface area. (2) Chelate iron or aluminum to release P. (3) Dissolve Ca-P compounds with acid exudates (4) Exude phosphatase enzymes to release P from organic compounds. (5) Exude substances to stimulate P-solubilizing rhizobacteria. (6) Encourage colonization by mycorrhizal fungi that help plants take up P. (Diagram courtesy of Ray R. Weil)

# La rizosfera: tolleranza ad Al

Il meccanismo di tolleranza all'alluminio è basato sul rilascio di acidi organici. Le piante Al-tolleranti essudano quantità di anioni di acidi organici sufficienti a chelare l'alluminio monomero solubile e prevenendone il contatto con l'apice radicale.



In suoli acidi le specie monomeriche dell'Al limitano la crescita della radice per l'azione citotossica che svolgono avendo come bersaglio principale i meristemi degli apici radicali.

Anioni di acidi inorganici promuovono anche l'alterazione dei minerali.

# La rizosfera: rizodeposizioni

Le rizodeposizioni producono degli effetti **positivi** e **negativi**, diretti ed indiretti sulla crescita della pianta.

## Effetti positivi diretti

- Stimolano l'infezione micorrizica
- Inducono la formazione dei noduli radicali
- Limitano la tossicità dell'alluminio
- Aumentano la disponibilità dei nutrienti
- Accrescono la capacità idrica del suolo
- Contrastano le infezioni di entità patogene

## Effetti positivi indiretti

- Favoriscono la fissazione dell' $N_2$  atmosferico e il trasferimento dell'azoto nella pianta
- Inducono la produzione microbica di ormoni e vitamine che favoriscono la crescita delle piante

Composti organici del carbonio, solubili e insolubili, derivati dalla fotosintesi o da altri processi vegetali, rilasciati dalla pianta nella rizosfera

## Effetti negativi diretti

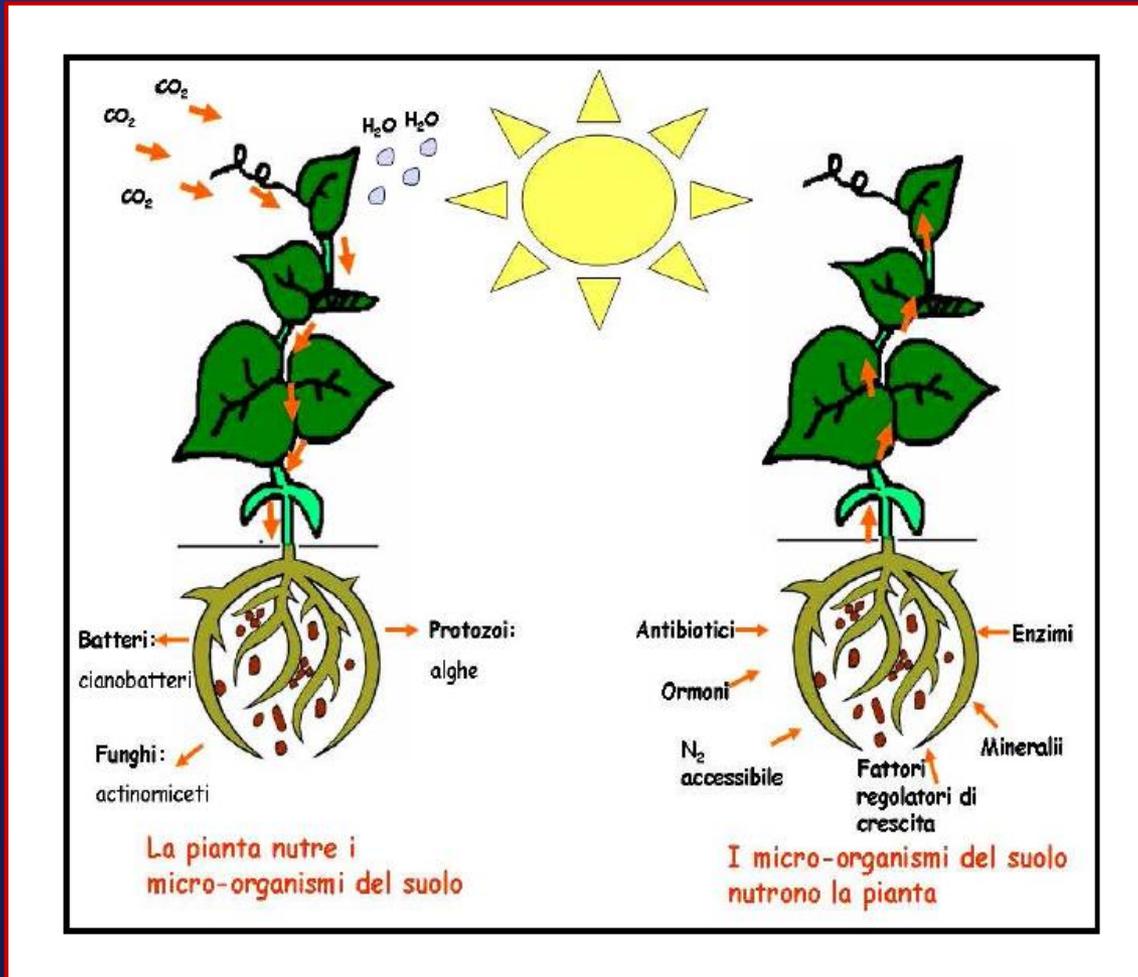
- Provocano lo sviluppo di patogeni fungini
- Attraggono i nematodi fitofagi

## Effetti negativi indiretti

- Provocano l'immobilizzazione dei nutrienti diminuendone la disponibilità per le piante
- Aumentano la produzione di fitotossine microbiche

Oltre che ad apportare nutrienti ed energia per la **componente microbica** della rizosfera, le rizodeposizioni possono svolgere un importante ruolo nell'approvvigionamento idrico e nutrizionale della **pianta** e di adattamento a **condizioni pedologiche** sfavorevoli, compresa la tossicità da Al e da metalli pesanti.

# L'apparato radicale della pianta interagisce dinamicamente con la popolazione microbica della rizosfera



Interazione mutualistica pianta-suolo mediata dalle comunità microbiche della rizosfera. Oltre a *Rhizobium* e micorrize si segnalano i PGPR.

La **NUE** (*nutrient use efficiency*) esprime l'efficienza d'uso di un nutriente (Moll, 1982)

Esprime la quantità di sostanza secca utile ottenuta per unità di nutriente somministrata o per unità di nutriente assimilata.

Il concetto di efficienza è utilizzato per caratterizzare le relazioni che legano gli apporti di nutriente e la resa produttiva in differenti situazioni (pieno campo, ambiente controllato, fuori suolo) con specifico riferimento alle peculiari caratteristiche pedoclimatiche, genetiche e di gestione del suolo.

La **NUE** (nutrient use efficiency) esprime l'efficienza d'uso di un nutriente (Moll, 1982)

$$\text{NUE} = \frac{\text{Gw (sostanza secca prodotta)}}{\text{Ns (nutriente fornito)}}$$

$$\frac{\text{Gw}}{\text{Ns}} = \frac{\text{Nt}}{\text{Ns}} \times \frac{\text{Gw}}{\text{Nt}}$$

NUE = uptake efficiency (**NU<sub>p</sub>E**) x utilization efficiency (**NU<sub>t</sub>E**)

$$\frac{\text{Gw}}{\text{Nt}} = \frac{\text{Gw}}{\text{Tw}} \times \frac{\text{Tw}}{\text{Nt}}$$

$\text{G}_w/\text{N}_t =$  harvest index x biomass production efficiency

# Nutrient Use Efficiency (NUE)

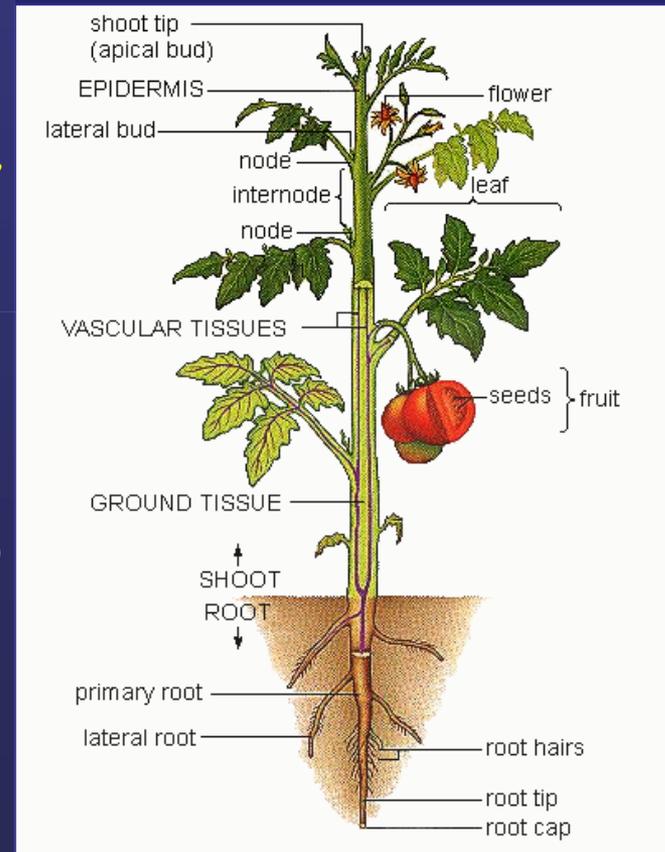
- Total biomass produced per unit of fertilizer applied
- Multiple interacting environmental and genetic factors

**NUE (Utilization) =  $Gw/Nt$**

- Long distance transport
- Nutrient assimilation efficiency
- Nutrient balance

**NUE (Uptake) =  $Nt/Ns$**

- ✓ Phenological stage
- ✓ Type and amount of fertilizer
- ✓ Nutrient placement in soil
- ✓ Application timing
- ✓ Climatic conditions
- ✓ Plant root system and microbial interactions at rhizosphere level



La **NU<sub>p</sub>E** è utilizzata soprattutto per N e P. Viene definita l'**efficienza agronomica apparente dell'N** (ANR) la quantità percentuale di N distribuita con il concime che viene assorbita dalla coltura.

Per **N**, la **NU<sub>p</sub>E** diminuisce con l'aumentare della dose di N distribuito, delle perdite per **lisciviazione**, per **denitrificazione**, per **erosione**, per **volatilizzazione** nonché per **immobilizzazione microbica** e **fissazione dell'ammonio** nei fillosilicati.

Per **P**, la **NU<sub>p</sub>E** diminuisce con la **retrogradazione**.

Per i nutrienti contenuti nei **concimi minerali** la media attuale è di circa **60%**, per quelli dei **concimi organici** e degli **ammendanti zootecnici** varia dal **20 al 90%**.

La **NUtE** è anche definita **l'efficienza fisiologica**, ovvero la quantità di sostanza secca utile prodotta in risposta alla quantità di nutriente assorbito.

La **NUtE** esprime l'attitudine della pianta ad utilizzare uno specifico nutriente per una determinata produzione e valuta gli **aspetti fisiologici dell'efficienza** con cui le piante lo utilizzano.

La **NUtE** presenta una tipica **curva di risposta a campana**: all'aumentare della concentrazione del nutriente si osserva una risposta positiva della pianta fino ad un massimo, oltre il quale, per dosi ancora crescenti, la NUtE decresce per l'instaurarsi di una condizione di stress/tossicità.

# Nutrient Use Efficiency (NUE)

Una maggiore efficienza nell'utilizzazione di un nutriente da parte della coltura può essere ottenuta attraverso:

- la selezione genetica
- l'inoculazione radicale
- la tecnica colturale e di gestione del suolo
- la tecnica di concimazione (epoca, tipo e modalità distribuzione del concime)

# Nitrogen Use Efficiency (NUE): un esempio

## The combined effect of constant water deficit and nitrogen supply on WUE, NUE and $\Delta^{13}\text{C}$ in durum wheat potted plants

L. Cabrera-Bosquet<sup>1</sup>, G. Molero<sup>1</sup>, J. Bort<sup>1</sup>, S. Nogués<sup>1</sup> & J.L. Araus<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Unitat de Fisiologia Vegetal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

<sup>2</sup> International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), El Batán, México

**Table 2** WUE, NUE and carbon isotope discrimination of shoots

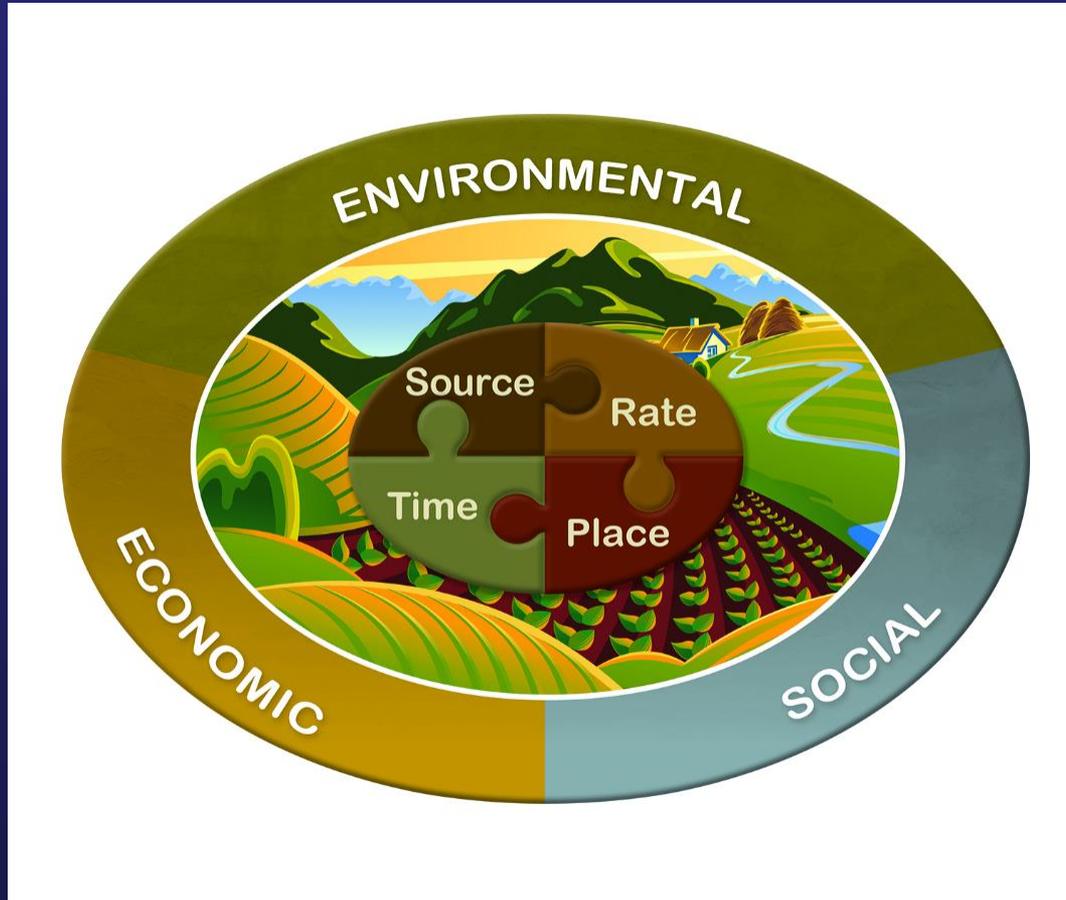
	Water Regime <sup>y</sup>			N Supply <sup>z</sup>		Genotype <sup>x</sup>				ANOVA		
	40%	70%	100%	Low	High	Lahr <sup>v</sup>				Water regime	Nitrogen supply	Genotype
						Bicrecham-1	Haucan	Mexa	Omrabi-3			
WUE <sub>biomass</sub> (g shoot DM L <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O ET)	2.9 <sup>b</sup>	2.9 <sup>ab</sup>	3.2 <sup>a</sup>	2.4 <sup>b</sup>	3.6 <sup>a</sup>	2.9 <sup>b</sup>	3.0 <sup>b</sup>	2.6 <sup>c</sup>	3.4 <sup>a</sup>	1.6 <sup>***</sup>	29.5 <sup>***</sup>	7.1 <sup>***</sup>
WUE <sub>intrinsic</sub> (μmol CO <sub>2</sub> mol <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O)	66.3 <sup>a</sup>	63.3 <sup>a</sup>	63.0 <sup>a</sup>	55.5 <sup>b</sup>	73.1 <sup>a</sup>	61.9 <sup>b</sup>	66.1 <sup>b</sup>	57.5 <sup>b</sup>	71.7 <sup>a</sup>	181.2 <sup>ns</sup>	7375.7 <sup>***</sup>	2614.6 <sup>***</sup>
WUE <sub>instantaneous</sub> (μmol CO <sub>2</sub> mmol <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O)	6.1 <sup>a</sup>	6.1 <sup>a</sup>	6.2 <sup>a</sup>	5.5 <sup>b</sup>	6.8 <sup>a</sup>	5.9 <sup>b</sup>	6.0 <sup>b</sup>	5.7 <sup>b</sup>	6.9 <sup>a</sup>	0.5 <sup>ns</sup>	38.8 <sup>***</sup>	20.6 <sup>*</sup>
$\Delta^{13}\text{C}$ shoots (‰)	18.7 <sup>a</sup>	18.8 <sup>a</sup>	18.9 <sup>a</sup>	19.5 <sup>a</sup>	18.1 <sup>b</sup>	18.8 <sup>b</sup>	18.6 <sup>b</sup>	19.7 <sup>a</sup>	18.0 <sup>c</sup>	0.7 <sup>ns</sup>	47.7 <sup>***</sup>	33.5 <sup>***</sup>
N uptake efficiency (shoot N per N applied)	0.53 <sup>b</sup>	0.53 <sup>b</sup>	0.61 <sup>a</sup>	0.71 <sup>a</sup>	0.40 <sup>b</sup>	0.59 <sup>b</sup>	0.59 <sup>bc</sup>	0.47 <sup>c</sup>	0.61 <sup>a</sup>	0.2 <sup>***</sup>	2.2 <sup>***</sup>	0.3 <sup>***</sup>
N utilisation efficiency (shoot DM per shoot N)	46.6 <sup>a</sup>	43.2 <sup>b</sup>	42.2 <sup>b</sup>	53.7 <sup>a</sup>	34.3 <sup>b</sup>	42.3 <sup>b</sup>	42.4 <sup>b</sup>	47.3 <sup>a</sup>	44.1 <sup>b</sup>	340.1 <sup>**</sup>	9063.9 <sup>***</sup>	391.2 <sup>**</sup>
NUE (shoot DM per N applied)	25.6 <sup>b</sup>	23.8 <sup>c</sup>	27.8 <sup>a</sup>	37.8 <sup>a</sup>	13.6 <sup>b</sup>	24.8 <sup>c</sup>	26.5 <sup>b</sup>	23.4 <sup>d</sup>	28.2 <sup>b</sup>	265.3 <sup>***</sup>	14093.9 <sup>***</sup>	317.0 <sup>***</sup>
PNUE (μmol CO <sub>2</sub> mol <sup>-1</sup> N s <sup>-1</sup> )	187.9 <sup>a</sup>	178.7 <sup>a</sup>	182.2 <sup>a</sup>	205.0 <sup>a</sup>	160.8 <sup>b</sup>	175.8 <sup>b</sup>	173.4 <sup>b</sup>	210.6 <sup>a</sup>	171.9 <sup>b</sup>	1394.3 <sup>ns</sup>	46871.7 <sup>***</sup>	24588.6 <sup>**</sup>

Data are the mean of 24<sup>x</sup>, 32<sup>y</sup> or 48<sup>z</sup> replicates. Within each row and each water/nitrogen treatment or genotype, values with different super-scripted letters are significantly different according to LSD test ( $P < 0.05$ ). The ANOVA is shown as the associated percentage of the sum of squares for the water regime, the nitrogen supply and the genotype.

$\Delta^{13}\text{C}$ , carbon isotope discrimination; ANOVA, analysis of variance; DM, dry matter; ET, evapotranspiration; NUE, nitrogen use efficiency; PNUE, photosynthetic nitrogen use efficiency; WUE<sub>biomass</sub>, time-integrated water use efficiency; WUE<sub>intrinsic</sub>, intrinsic water use efficiency; WUE<sub>instantaneous</sub>, instantaneous water use efficiency.

The probabilities are shown as \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$  and not significant (ns). The d.f. are 2, 1, 3 for the water, nitrogen and genotype variable, respectively.

# 4R Nutrient Stewardship concept



International Plant Nutrition Institute