

Dinamica di crescita delle radici nelle colture da frutto

David M. Eissenstat*

Pennsylvania State University, Department of Horticulture, 218 Tyson Building, University Park, PA 16802-4200 (USA)

Root dynamics in fruit crops

Abstract. Fruit crops have been one of the earliest plant systems where root dynamics have been studied, but in recent years, there have been many advances in our understanding of this important component of the crop. The amount of annual root production can be affected by plant photosynthesis, which can be affected by leaf area and light interception. It also can be affected by carbohydrate demand from competing sinks. High crop loads typically lead to reduced root growth. Limited pruning and irrigation can also lead to greater root production. Timing of root growth of fruit crops has been often reported as bimodal, with a large peak in late spring and a second peak in the fall. There are more examples where this pattern has not been found than where it has. Root growth in New York commonly occurs during the summer. Root growth in the fall may be much less common than generally realized, although each location needs to be evaluated independently. Root life span of many fruit crops like apple, peach and grape is typically about 60 d although it can range from less than 30d to more than 100d depending on the root population. In a species with tough coarse roots like citrus, root lifespan may be more on the order of 300 d. Limited research suggests that small diameter roots near the soil surface and born in early summer typically have the shortest life spans. Root life span may also be diminished if roots have higher nitrogen concentration or if their respiratory costs exceed the benefits they provide to the plant.

Key words: *Vitis*, *Citrus*, *Malus*, *Prunus*, Gala, root longevity, root phenology, root production.

Introduzione

La gestione delle colture arboree da frutto implica un attento controllo del carico produttivo al fine di mantenere la qualità dei frutti anno dopo anno. Questo richiede un bilanciamento fra la presenza di frutti, di foglie per aumentare la fotosintesi, e di radici per mantenere l'acqua e i nutrienti e per assicurare le riserve degli assimilati. La comprensione delle dinamiche

radicali delle colture da frutto è migliorata sensibilmente negli ultimi 10-15 anni anche se molti aspetti sono ancora scarsamente compresi. Nello studio delle radici è necessario considerare la quantità di radici prodotte, l'età delle radici e le variazioni della loro fisiologia con l'età. La comprensione dei meccanismi radicali è tuttavia solo parziale se non sono noti l'ambiente di crescita, la presenza o meno di associazioni con funghi micorrizici. Questo testo non intende coprire tutti gli studi condotti sulla dinamica radicale, ma vuole riassumere i principali lavori effettuati presso il mio laboratorio dove stiamo affrontando la comprensione della dinamica radicale tramite un approccio "costi-benefici".

Il nostro lavoro si è principalmente focalizzato sulla parte più effimera dell'apparato radicale, cioè sulle radici laterali che vengono sostituite una o più volte all'anno e che hanno solo pochi ordini di ramificazione. Spesso solo le radici dei primi due ordini di ramificazione hanno un ruolo importante dell'assorbimento di nutrienti e nel turnover del carbonio (Comas *et al.*, 2002; Pregitzer *et al.*, 1997; Wells e Eissenstat, 2001). Nella maggior parte delle colture arboree queste radici non hanno lo sviluppo secondario dello stele o del periderma, e ciò contribuisce alla loro natura effimera (Brundrett e Kendrick, 1988; Eissenstat e Achor, 1999). Generalmente, già alla nascita è possibile distinguere le radici che sono destinate a diventare parti permanenti del sistema radicale (radici strutturali) da quelle destinate a non ramificarsi, il cui ruolo è principalmente quello legato all'assorbimento. Le radici strutturali, in genere, hanno un diametro maggiore già alla nascita, un apice radicale più sviluppato e sono in grado di estendersi velocemente in modo indeterminato, raggiungendo così, in pochi giorni, una lunghezza di diversi centimetri. Al contrario, le radici destinate a non ramificarsi (o a ramificarsi solo limitatamente) e a fungere principalmente da radici assorbenti, mostrano una crescita determinata, non hanno accrescimento secondario e sono le prime ad essere colonizzate dalle micorrize.

Quantificazione della crescita radicale

Lo sviluppo delle radici effimere può essere molto dinamico e mostrare elevate fluttuazioni annuali. Per

* dme9@psu.edu

esempio, in uno studio su vite (varietà ‘Concord’) durato 4 anni (Comas *et al.*, 2005) è stata evidenziata un’elevata variabilità nella produzione di radici in funzione del livello di potatura della chioma e dell’umidità del suolo. Le piante di vite sottoposte a potatura minima tendevano a produrre radici più precocemente e in quantità maggiore (circa il 25%) rispetto alle viti potate più severamente. Nell’arancio della varietà Valencia la rimozione di un terzo della chioma ha portato ad una forte riduzione della lunghezza radicale per circa tre mesi (Eissenstat e Duncan, 1992). Gli effetti della potatura sono quindi notevolmente influenzati dal periodo in cui essa viene eseguita, ed in generale si può affermare che l’entità della potatura aerea è inversamente correlata con la crescita radicale.

L’umidità del suolo può avere un importante effetto sullo sviluppo delle radici fini, influenzandone lo sviluppo secondo diverse modalità. In primo luogo, se il suolo tende ad essiccarsi, specialmente se il contenuto di argilla è elevato, la sua resistenza meccanica aumenta e ciò limita notevolmente lo sviluppo delle radici (Bengough e Mullins, 1991; Browning *et al.*, 1975; Passioura, 1991). In aggiunta a ciò, è noto che la crescita radicale dipende dalla disponibilità di acqua e nutrienti, entrambi poco disponibili in condizioni di stress idrico del suolo. La risposta alla carenza idrica è diversa per i giovani semenzali e per le piante adulte. La sopravvivenza dei semenzali spesso dipende dalla rapidità con cui le radici raggiungono gli strati di suolo profondi, quelli più ricchi di acqua. Le radici, successivamente, quando il sistema radicale è sviluppato possono crescere anche in strati di suolo meno umidi (Etherington, 1987; Portas e Taylor, 1976). Questo adattamento può causare uno spostamento nell’allocazione della nuova biomassa prodotta verso l’apparto radicale per mantenere un “equilibrio funzionale” (Brouwer, 1983). In alcune colture arboree, come il melo o il pesco, le radici possono accrescersi, sebbene di poco, anche verso la metà o la fine dell’estate, quando l’umidità del suolo è particolarmente limitata (Eissenstat *et al.*, 2006a; Glenn e Welker, 1993). Nelle colture arboree caratterizzate da un apprezzabile crescita radicale estiva, essa è tuttavia assai limitata negli strati di suolo più secchi (Browning *et al.*, 1975, Comas *et al.*, 2005; Portas e Taylor, 1976). E’ stato osservato, ad esempio, che nelle viti della cultivar Concord la crescita radicale durante le estati con scarsa piovosità era pressoché doppia nelle piante irrigate rispetto a quelle non irrigate (Comas *et al.*, 2005) (fig. 1). Nello stesso studio è stato notato che viti non irrigate possedevano radici profonde con vasi xilematici molto larghi, quindi con un’elevata capacità di trasporto di acqua e soluti.

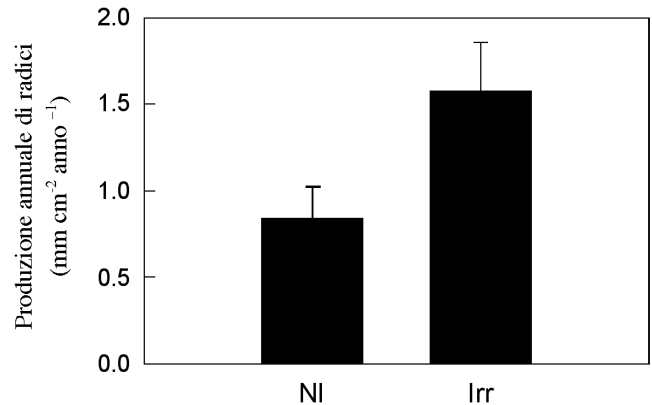


Fig. 1 - Produzione annuale di radici delle piante di vite (cv Concord) osservata sulla superficie di minirizotroni situati a Fredonia (New York) in estati siccitose (media 1998 e 1999) in piante irrigate (Irr) e non irrigate (NI) (adattato da Comas *et al.*, 2005). L’irrigazione non ha avuto effetto sulla produzione di radici nelle estati umide. Lunghezza radicale riferita all’unità di superficie osservata con il minirizotone

Fig. 1 - Annual root production of Concord grape observed on the surface of a minirhizotron root observation tube in Fredonia, NY in dry summers (average of 1998 and 1999) in irrigated (Irr) and non-irrigated (NI) vines (adapted from Comas *et al.*, 2005). Irrigation had no effect on root production in wet summers.

La crescita delle radici è influenzata sia dalla disponibilità che dalla richiesta di carboidrati da parte degli organi dell’albero. In condizioni di elevata radiazione luminosa e bassa richiesta da parte degli organi fortemente competitivi (germogli e frutti), la crescita delle radici viene stimolata dalla maggiore disponibilità di fotosintati (Edwards *et al.*, 2004; Eissenstat *et al.*, 2006b). La maggior parte degli studi atti a valutare gli effetti della competizione del carico produttivo con la crescita delle radici hanno concentrato la loro attenzione sulla biomassa radicale senza distinguere le radici fini da quelle strutturali. In generale, tutti gli studi tendono a sottostimare le radici fini a causa delle difficoltà di isolarle completamente dalle carote di suolo. In genere un aumento del carico di frutti è correlato negativamente con la produzione di radici: a questo riguardo esistono esempi su melo (Buwalda e Lenz, 1992; Maggs, 1963; Palmer, 1992), su pesco (Inglese *et al.*, 2002), su arancio (Duncan e Eissenstat, 1993) e su pistacchio (Rosecrance *et al.*, 1996). Un classico studio di Head (1969) ha esaminato l’effetto dell’assenza di frutti su piante di melo della varietà ‘Worcester Pearmain’ innestata su MM104, utilizzando il laboratorio di osservazione delle radici di East Malling (Gran Bretagna). Gli alberi senza gemme avevano una produzione di radici maggiore alla fine dell’estate (agosto) rispetto agli alberi in cui un maggior numero di frutti aumentava la richiesta di carboidrati. Sembra quindi che un ridotto carico produttivo porti ad un’elevata produzione di radici, non solo per soddisfare le immediate esigenze

della pianta, ma anche come via di incanalamento dei fotosintati in eccesso. In contrasto, alti carichi produttivi determinano una crescita radicale che potrebbe essere insufficiente a soddisfare le esigenze di lungo periodo della pianta.

Modelli stagionali di crescita delle radici

I primi studi effettuati con l'ausilio dei rizotroni hanno concluso che le colture arboree tipiche delle zone a clima temperato mostrano flussi di crescita radicale in primavera, attorno alla fioritura, ed in autunno, dopo la raccolta. Nel libro *"Biology of the Grapevine"* (Mullins *et al.*, 1992), per esempio, si assume che la crescita radicale avvenga nel periodo della fioritura con un secondo picco, di maggiore entità, dopo la raccolta (Eissenstat *et al.* 2006a). Lo sviluppo di tecniche per l'osservazione delle radici, come i minirizotroni (Böhm, 1979; Johnson *et al.*, 2000; McMichael *et al.*, 1992) ci permette di studiare in maniera continua durante tutto l'anno la nascita delle nuove radici e quindi di valutare l'andamento della produzione di radici in modo più rigoroso. In un nostro esperimento la crescita delle radici di vite è stata studiata in funzione del portinnesto e dell'ambiente, confrontando due località con clima assai diverso. Il primo sito, Oakville (California), è caratterizzato da un andamento stagionale relativamente caldo e secco (temperatura giornaliera media estiva = 30,7 °C; precipitazioni totali medie = 18 mm). Il secondo sito, Fredonia (New York), è caratterizzato da un andamento stagionale freddo e umido (temperatura giornaliera media estiva = 24,7 °C; precipitazioni totali medie = 417 mm). La crescita delle radici nel 2003 nel vigneto di Oakville è avvenuta principalmente nel periodo tra la fioritura e l'invaiaitura (Eissenstat *et al.*, 2006a), mentre si è assistito ad una ridotta crescita radicale dopo l'invaiaitura in entrambi i siti. Questi risultati, seppure limitati ad un solo anno di dati, sono molto diversi da quelli finora descritti (Mullins *et al.*, 1992). A Fredonia le modalità di crescita radicale sono state esaminate per sei anni utilizzando i minirizotroni e, nonostante una consistente variabilità annuale, la crescita delle radici è risultata influenzata dalla potatura e dall'irrigazione (fig. 2) (Comas *et al.*, 2005). In questo esperimento però non è stato osservato l'andamento bimodale descritto nei libri di testo (fig. 2). Similmente al sito di Oakville, la maggior parte della crescita radicale è avvenuta fra la fioritura e l'invaiaitura, sia con un singolo picco, sia come andamento continuo senza picchi; una ridotta crescita radicale è avvenuta nelle settimane prima della raccolta o quando le viti erano dormienti.

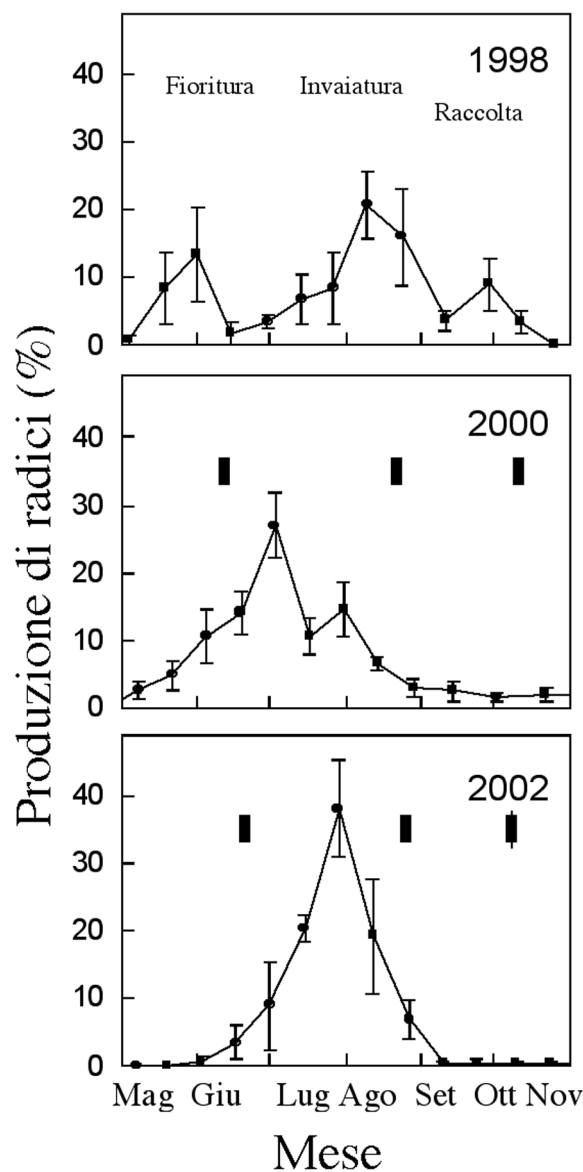


Fig. 2 - Crescita radicale relativa (\pm deviazione standard) in un vigneto irrigato della cv 'Concord' a Fredonia (New York) nel 1998, 2000 e 2002. La fenologia della parte aerea è indicata dalla linea verticale. Il segno sull'asse delle x indica l'inizio di ciascun mese. Nei mesi da novembre ad aprile, non sono state osservate radici. La produzione relativa di radici è calcolata come la percentuale di radici nate in una data prestabilita rispetto al numero totale di radici nate in quell'anno (dati da Comas *et al.*, 2005; adattati da Eissenstat *et al.*, 2006a).

Fig. 2 - Relative root production (\pm SE) in irrigated 'Concord' grapevines in Fredonia, NY, in 1998, 2000 and 2002. Shoot phenology indicated by vertical line. Tick on x axis indicates beginning of each month. In the months of November through April, essentially no roots were produced. Relative root production calculated as the percentage of roots born on a given date compared to the total number of roots born that year (data from Comas *et al.*, 2005; adapted from Eissenstat *et al.*, 2006a).

Alcuni autori hanno riportato come la crescita delle radici di melo avvenga con un andamento bimodale caratterizzato da flussi di crescita attorno alla fioritura ed a metà estate (Fallahi, 1994) od alla raccolta

(Rom, 1996). Su alberi della cv Gala su M9, nel secondo anno dopo la messa in posa dei minirizotroni (2002) è stato osservato un forte flusso di nuove radici attorno alla fioritura, mentre successivamente e per tutta la stagione si è osservata una modesta crescita radicale (Eissenstat *et al.*, 2006a). L'anno seguente (2003), invece, non è stato evidenziato nessun flusso primaverile, mentre dopo la raccolta è stata osservata una forte crescita. Dai dati ottenuti non è quindi stato possibile affermare che il flusso autunnale sia comune, né che la produzione di radici sia tipicamente bimodale.

In molti dei lavori effettuati con rizotroni, specialmente a East Malling (Gran Bretagna) (Head, 1966 e 1967; Atkinson e Wilson, 1980) si osserva una sorprendente mancanza di rigore nel generalizzare i modelli di crescita radicale. Per esempio, Atkinson e Wilson (1980) presentano dati sulla crescita di nuove radici di un solo albero di melo (Worcester/MM 104) nell'arco di quattro anni. In tre dei quattro anni è stato osservato un andamento bimodale. L'affermazione che le radici si sviluppano secondo un modello bimodale è quindi basata su un solo albero che ha mostrato questo andamento solo nel 75% dei casi. Un esperimento condotto su melo (Head, 1967) dimostra un chiaro andamento bimodale relativamente alla lunghezza totale delle radici bianche, tuttavia l'autore non riporta nulla sulle epoche di produzione di nuove radici. Tutti gli studi che indicano che lo sviluppo delle radici di melo è bimodale sono limitati alla località in cui è stata fatta la prova e riguardano varietà e portinnesti non più in uso. Uno studio più recente eseguito con minirizotroni su 15 alberi di 'Matsu'/M9 per 2 anni a New York indica un singolo picco di crescita di radici principalmente in giugno e luglio con una piccola crescita radicale sia in primavera che in autunno (Psarras *et al.*, 2000).

Longevità delle radici

La dimensione e la struttura del sistema radicale è determinata dal tasso di nascita e da quello di morte di ciascuna radice; forti perdite di radici, come quelle causate dalla siccità o da attacchi di patogeni, non sono favorevoli alla produzione di frutti. Anche un'eccessiva produzione di nuove radici, comunque, crea degli squilibri all'interno della pianta in quanto una grande quantità di carboidrati e nutrienti vengono indirizzati alle radici a scapito degli organi fotosintetici o della produzione.

Si può ipotizzare che, a parità di altri fattori, la crescita complessiva dell'albero tenda ad essere maggiore quando l'apparato radicale massimizza l'efficienza

di acquisizione di acqua e nutrienti, ovvero sfrutti al meglio i prodotti della fotosintesi inviati alle radici per l'assorbimento (Thornley, 1998). In teoria, se le radici fossero prodotte nelle zone del terreno più favorevoli e morissero quando non sono più efficienti nell'assorbimento di acqua ed elementi nutritivi, la produzione sarebbe massimizzata.

Una prolungata vita delle foglie è stata spesso associata con una loro bassa area specifica (rapporto area/massa), con la concentrazione di N, con l'elevato spessore, con il contenuto in lignina e con la densità dei tessuti (Reich *et al.*, 1997). Correlazioni simili potrebbero avvenire anche nelle radici (Eissenstat, 1992; Reich *et al.*, 1998, Tjoelker *et al.*, 2005), anche se la scarsità di informazioni determina una maggiore difficoltà nell'osservare eventuali correlazioni. Ryser (1996) ha osservato densità dei tessuti radicali particolarmente elevate nelle specie del cotico erboso caratterizzato da radici assai longeve. Risultati simili sono stati riscontrati nel confronto fra melo e arancio, dove una lunga durata delle radici, tipica dell'arancio, era associata con radici di grosso diametro ed elevata densità dei tessuti (Eissenstat *et al.*, 2000), basso tasso di respirazione di mantenimento ed elevata capacità di assorbimento di fosforo (P) (Bouma *et al.*, 2001). Studi recenti su piante da pascolo (Tjoelker *et al.*, 2005) e su specie forestali (Withington *et al.*, 2006) hanno rilevato che la durata delle radici è inversamente correlata al rapporto N/C delle radici stesse, ovvero decresce al crescere della concentrazione di N nelle radici, in linea quindi con quanto si ritiene avvenga nelle foglie (fig. 3).

Il diametro delle radici influisce notevolmente sulla durata della loro vita; in un esperimento su melo è stato osservato come le radici con diametro superiore a 0,5 mm sopravvivessero per tutto l'inverno e fossero in grado di funzionare per più di una stagione vegetativa (Wells e Eissenstat, 2001). Al contrario, le radici con diametro minore di 0,3 mm non sopravvivevano durante l'inverno e avevano una vita media inferiore ai due mesi (tab. 1).

La maggior parte delle specie temperate, come la vite, il melo e il pesco, evidenziano una durata radicale media variabile fra 30 e 100 giorni (Anderson *et al.*, 2003; Wells e Eissenstat, 2001; Wells *et al.*, 2002), in funzione di fattori endogeni ed ambientali. Nella vite, per esempio, è stato osservato che le radici avevano vita più breve quando nascevano presto nella stagione (ad esempio durante la fioritura), se avevano un diametro ridotto o se si sviluppavano negli strati più superficiali. Risultati simili sono stati riscontrati su altre colture da frutto (Wells e Eissenstat, 2001, Wells *et al.*, 2002). Una parziale spiegazione di questo

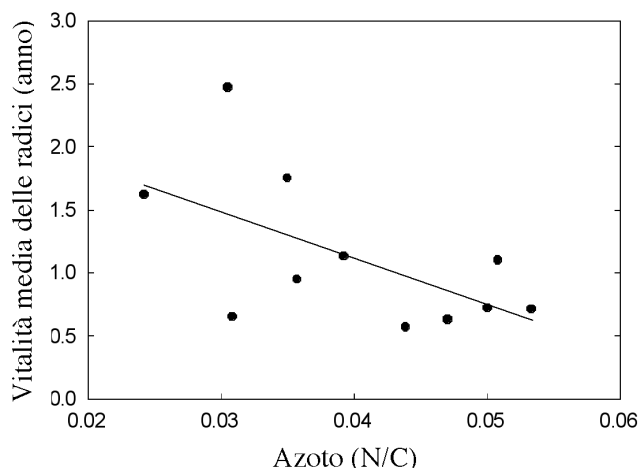


Fig. 3 - Correlazione fra la durata delle radici di 11 specie arboree con la concentrazione radicale di N, stimata come rapporto N/C (Withington *et al.*, 2006).

Fig. 3 - Relationship of root lifespan of 11 tree species with root nitrogen concentration, estimated by the N/C ratio (from Withington *et al.* 2006).

fenomeno può dipendere dal fatto che le radici nate in maggio o ai primi di giugno sono esposte alle alte temperature per un periodo superiore rispetto alle radici nate più tardi nel corso della stagione vegetativa.

Secondo alcuni autori (Tjoelker *et al.*, 2005; Withington *et al.*, 2006) la concentrazione di N nelle radici ne influenza l'attività metabolica: le radici che si sviluppano negli strati più profondi hanno spesso concentrazioni di N più basse rispetto a quelle che si sviluppano in superficie. Si ritiene che l'attività metabolica delle radici sia correlata positivamente con il loro tasso di azoto che ne influenza il tasso di respirazione (Eissenstat *et al.*, 2000; Pregitzer *et al.*, 1998).

Un altro approccio per predire la durata delle radici è attraverso il modello di ottimizzazione, secondo il quale le radici fini forniscono un servizio (assorbimento di acqua e nutrienti) che, dal punto di vista dell'intera pianta, ha un costo. Questo costo è rappresentato dal materiale e dall'energia necessaria per costruire e mantenere le radici. Nel caso in cui una pianta investa in radici, per ottimizzare l'efficienza del investimento è necessario che il rapporto fra benefici (definiti come l'assorbimento di risorse limitate, sia acqua ed elementi nutritivi) e costi (definiti come le spese di carbonio e nutrienti) sia massimo. L'approccio costi-benefici non è limitato allo studio della durata ottimale della vita delle radici, ma può essere usato per mostrare il valore delle radici di piccolo diametro (Yanai *et al.*, 1995), la proliferazione di radici in un suolo nuovo (Caldwell, 1979; Eissenstat *et al.*, 2002) e l'associazione con le micorrize (Eissenstat *et al.*, 1993; Peng *et al.*, 1993).

Gli approcci alla modellizzazione sulla durata delle radici in base a questo modello dipendono dalla comprensione di come i costi e i benefici cambiano durante la vita delle radici. Le radici assorbenti di basso ordine (es. le radici molto fini e non ramificate) mostrano un rapido declino nella capacità di assorbimento con l'età; il periodo di tempo e l'intensità di questo declino dipendono dalla specie e dal nutriente che viene misurato. Numerosi esperimenti su cereali, colture annuali e piante arboree confermano che la regione apicale della radice presenta un maggiore tasso di assorbimento di nutrienti dalla soluzione, anche se in molti casi l'assorbimento avviene in tutte le porzioni dell'apparato radicale (Wells e Eissenstat, 2003).

Tab. 1 - Sopravvivenza delle radici di melo sviluppatosi in autunno in funzione delle classi di diametro (Wells e Eissenstat, 2001).

Tab. 1 - Survivorship data of four diameter class of apple roots (Wells e Eissenstat, 2001).

Diametro radicale (mm)	Giorni necessari perchè si verifichi il 25, 50 o 75% di mortalità radicale			Sopravvivenza invernale delle radici (%)
	25 %	50 %	75 %	
1994-1995				
0,1-0,2	19	34	56	3
0,2-0,3	19	36	58	4
0,3-0,5	46	97	> 211	30
0,5-1,1	56	> 211	> 211	55
1995-1996				
0,1-0,2	35	57	117	5
0,2-0,3	32	45	146	12
0,3-0,5	110	143	>242	30
0,5-1,1	151	240	>242	60

Il declino di assorbimento che avviene con l'avanzare dell'età è diverso a seconda della morfologia e della durata delle radici delle diverse specie arboree. Se si confrontano le radici grosse e dense dell'arancio con quelle più sottili di melo (Bouma *et al.*, 2001; Eissenstat *et al.*, 2000) si osserva che le radici di arancio hanno una vita media cinque volte più lunga di quella del melo (es 300 gg vs 60 gg). La massima capacità di assorbimento di un nutriente assai importante come il fosforo (Imax) delle radici giovani di arancio è però considerevolmente più bassa di quelle di melo (ca. 400 pmol P g⁻¹ s⁻¹ vs 2.000 pmol P g⁻¹ s⁻¹).

Le radici di melo e di arancio mostrano una diversa capacità di assorbire i nutrienti in funzione dell'età (fig. 4). Bouma *et al.* (2001) hanno dimostrato che la capacità di assorbimento di fosforo delle radici di arancio raggiunge il massimo all'età di 4 giorni, cala di un 65% entro una settimana e rimane a questo livello in tutte le radici con un'età fino a 100 giorni. Al contrario, le radici di melo mantengono un'elevata capacità di assorbimento di P durante i primi 25 giorni di vita, dopodichè la loro capacità di assorbimento cala gradualmente con l'avanzare dell'età. Questi risultati suggeriscono che le radici caratterizzate da una vita più lunga potrebbero avere tassi di assorbimento più bassi. In un portinnesto di vite (3309C) (Volder *et al.*, 2005), le cui radici sono simili a quelle di melo per struttura e longevità (vita media 50-70 gg), la capacità di assorbimento dello ione nitrato cala del 30% rispetto al massimo entro 10 giorni, mentre fra i 10 e i 23 giorni il calo della capacità di assorbimento è meno evidente.

Anche la respirazione cala con l'età della radice sia in melo che in arancio (fig. 4). L'arancio evidenzia un'elevata respirazione nelle radici di 4 giorni, proba-

bilmente legata alla crescita di una parete dell'esoderma spessa e lignificata (Eissenstat e Achor, 1999); entro una settimana la respirazione cala già fortemente, ma poi rimane stabile su valori di 20 nmol O₂ g⁻¹ s⁻¹ nelle radici con età compresa fra i 20 e i 100 giorni. La respirazione delle radici di melo, invece, diminuisce, raggiungendo nelle radici di circa 40 giorni livelli di 11 nmol O₂ g⁻¹ s⁻¹. In un altro esperimento, la respirazione delle radici di vite della varietà 'Concord' è calata linearmente con l'età fino ad un tasso minimo di 12 nmol O₂ g⁻¹ s⁻¹ nelle radici di 50 giorni (Comas *et al.*, 2000). Un declino simile nella respirazione di radici individuali è stato anche osservato nelle specie di cactus *Ferocactus acanthodes* e *Opuntia ficus-indica* (Palta e Nobel, 1989).

Il modello di ottimizzazione è stato applicato a radici di melo ed arancio prendendo in considerazione gli andamenti dell'assorbimento e della respirazione in funzione dell'età. Gli aranceti sono generalmente diffusi in ambienti caratterizzati da suoli sabbiosi e poco fertili; è quindi necessario intervenire con concimazioni a base di P e altri nutrienti. In un esperimento è stato misurato l'assorbimento di P e le perdite di carbonio (C) per respirazione su radici di arancio di età nota (Eissenstat e Yanai, 2002). L'efficienza cumulata dell'assorbimento di P aumenta inizialmente, mentre il costo in C cala con lo sviluppo delle radici. Se si assume che la disponibilità di P nel suolo rimanga alta, come in un frutteto concimato, allora l'efficienza rimane alta e la durata ottimale delle radici è infinita. Al contrario, se si ipotizza che il P nel suolo si esaurisce nel tempo a causa dell'assorbimento radicale, allora l'efficienza delle radici cala dopo circa 35 giorni e l'efficienza cumulativa raggiunge il massimo a circa 50 giorni. Questo intervallo di tempo è però molto più breve rispetto a quanto osservato da altri autori (Eissenstat *et al.*, 2000), il che suggerisce che la radice rimane efficiente nell'assorbire nutrienti per un tempo più lungo rispetto quello ipotizzato nel modello di ottimizzazione.

Come detto in precedenza, le radici laterali del melo, in contrasto con quelle di arancio, sono molto fini ed espanse e anche più effimere, in quanto hanno una vita media di 30-60 giorni (Eissenstat *et al.*, 2000; Wells e Eissenstat, 2001). Una simulazione del modello costi e benefici sulle radici di melo non è stata in grado di misurare la vita ottimale delle radici, anche quando si ipotizzava che l'assorbimento di nutrienti esaurisse il P nel suolo (Bouma *et al.*, 2001). In questo caso, è stato ipotizzato che il P non sia importante per il modello, ma che la durata ottimale delle radici sia quella che massimizza l'abilità della pianta di acquisire le risorse limitate. Siccome le radi-

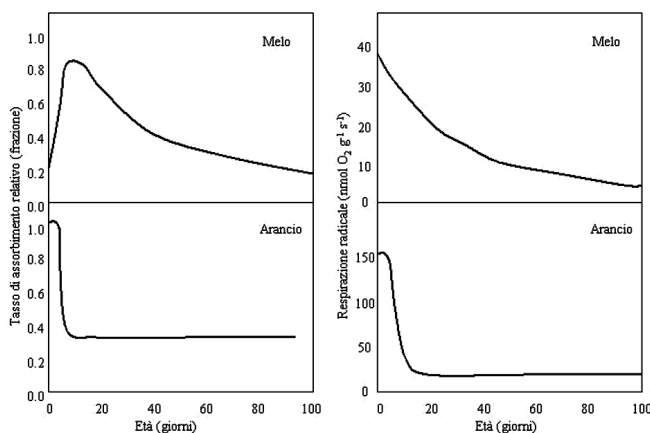


Fig. 4 - Tasso di assorbimento di P e respirazione di radici di arancio e melo di età diversa (adattato da Bouma *et al.*, 2001).
Fig. 4 - Relative rates of P uptake and respiration of citrus and apple roots of different ages (Bouma *et al.*, 2001)

ci di melo rispondono maggiormente alle applicazioni di N rispetto a quelle di P, per valutare il modello di ottimizzazione su melo sarebbe opportuno considerare l'assorbimento di N come profitto, anche se la cinetica di assorbimento di N in funzione dell'età non è ancora stata misurata.

Conclusioni

Le nostre conoscenze sulla dinamica delle radici delle colture da frutto è cresciuta negli ultimi 15 anni, tuttavia è ancora ampiamente limitata rispetto alle acquisizioni ottenute sull'apparato aereo. L'entità della produzione di radici può aumentare riducendo la potatura, abbassando il carico di frutti e, per alcune specie, aumentando l'umidità del suolo. Tuttavia, la variazione annuale della produzione di radici è spesso elevata e non può essere spiegata da fattori colturali o ambientali. Pochi sono i risultati che avvalorano la tesi della crescita bimodale su vite e melo, mentre è noto che le radici non crescono vicino alla raccolta dei frutti e durante la stagione di riposo vegetativo, quando il suolo è molto freddo. Le radici tendono a vivere meno se sono vicine alla superficie, se hanno un piccolo diametro, se sono di basso ordine e se hanno un elevato contenuto di N. Nella vite è stata inoltre riscontrata una durata inferiore nelle radici che nascono in prossimità della fioritura. Con il miglioramento delle tecnologie e l'aumento dell'interesse nelle radici, potremo continuare ad incrementare la comprensione di questa "metà nascosta".

Ringraziamenti

Questa ricerca è stata supportata dai fondi della "National Science Foundation, Eastern and Western Viticulture Consortium, the NY Wine and Grape Foundation" e "Washington Tree Fruit Research Commission". Vorrei anche ringraziare i numerosi collaboratori, il supporto tecnico, i dottorandi e gli altri studenti per aver reso possibile lo svolgimento di questa ricerca.

Riassunto

Le radici delle colture da frutto sono state studiate da molto tempo, tuttavia, solo recentemente vi sono stati notevoli progressi nella conoscenza di questa fondamentale parte della pianta. La quantità di radici prodotte durante un anno può essere influenzata dalla fotosintesi, dall'entità della potatura e dall'irrigazione. La dinamica di crescita radicale è sempre stata riportata come bimodale, con un ampio picco in tarda pri-

mavera e un secondo picco in autunno, ma recenti evidenze dimostrano a volte l'esistenza di un unico picco di crescita in estate. La vita media delle radici di melo, pesco e vite può variare fra 30 e di 100 giorni in base alle caratteristiche delle radici. La vita delle radici varia in funzione della concentrazione di azoto, del diametro, dell'epoca di nascita e della profondità in cui le radici si sviluppano.

Parole chiave: dinamica radicale, fenologia della radice, melo, pesco, vitalità delle radici, vite.

Bibliografia

- ANDERSON L.J., COMAS L.H., LAKSO A.N., EISSENSTAT D.M., 2003. *Multiple risk factors in root survivorship: a 4-year study in Concord grape*. *New Phytol*, 158: 489-501.
- ATKINSON D., WILSON S.A., 1980. *The growth and distribution of fruit tree roots: some consequences for nutrient uptake*. In: D. Atkinson, J.E. Jackson, R.O. Sharples, e W.M. Waller eds. *The Mineral Nutrition of Fruit Trees*: 137-150.
- BENGOUGH A.G., MULLINS C.E., 1991. *Penetrometer resistance, root penetration resistance and root elongation rate in two sandy loam soils*. *Plant Soil*, 131: 59-66.
- BÖHM W., 1979. *Methods of Studying Root Systems*. Springer-Verlag, New York.
- BOUMA T.J., EISSENSTAT D.M., YANAI R.D., ELKIN A., HARTMOND U., FLORES D.E., 2001. *Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting lifespan: comparing apples and oranges*. *New Phytol.*, 150: 685-695.
- BROUWER R., 1983. *Functional equilibrium: sense or nonsense?* *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 31: 335-348.
- BROWNING V.D., TAYLOR H.M., HUCK M.G., KLEPPER B., 1975. *Water relations of cotton: a rhizotron study*. Alabama Agricultural Experiment Station: 3-70.
- BRUNDRETT M.C., KENDRICK B., 1988. *The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest*. *Canadian Journal of Botany*, 66: 1153-1173.
- BUWALDA J.G., LENZ F., 1992. *Effects of cropping, nutrition and water supply on accumulation and distribution of biomass and nutrients for apple trees on M9 root systems*. *Physiol. Plant.*, 84: 21-28.
- CALDWELL M.M., 1979. *Root structure: The considerable cost of belowground function*. In: O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson, e P.H. Raven Topics eds. *Plant Population Biology*: 408-427.
- COMAS L.H., BOUMA T.J., EISSENSTAT D.M., 2002. *Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species*. *Oecologia* 132: 34-43.
- COMAS L.H., ANDERSON L.J., DUNST R.M., LAKSO A.N., EISSENSTAT D.M., 2005. *Canopy and environmental control of root dynamics in a long-term study of Concord grape*. *New Phytol*, 167: 829-840.
- COMAS L.H., EISSENSTAT D.M., LAKSO A.N., 2000. *Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning*. *New Phytol*, 147: 171-178.
- DUNCAN L.W., EISSENSTAT D.M., 1993. *Responses of Tylenchulus semipenetrans to citrus fruit removal: implications for carbohydrate competition*. *J. Nematology*, 25: 7-14.
- EDWARDS E.J., BENHAM D.G., MARLAND L.A., FITTER A.H., 2004. *Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community*. *Global Change Biol*, 10: 209-227.
- EISSENSTAT D.M., 1992. *Costs and benefits of constructing roots of small diameter*. *J. Plant Nutrition*, 15: 763-782.

- EISSENSTAT D.M., ACHOR D.S., 1999. *Anatomical characteristics of roots of citrus rootstocks that vary in specific root length*. New Phytol, 141: 309-321.
- EISSENSTAT D.M., DUNCAN L.W., 1992. *Root growth and carbohydrate responses in bearing citrus trees following partial canopy removal*. Tree Physiology, 10: 245-257.
- EISSENSTAT D.M., GRAHAM J.H., SYVERTSEN J.P., DROUILLARD D.L., 1993. *Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status*. Annals of Botany, 71: 1-10.
- EISSENSTAT D.M., HUANG X., LAKSO A.N., 2006b. *Modeling carbon allocation below ground*. Acta Hort.: 143-150
- EISSENSTAT D.M., LAKSO A.N., NEILSEN D., SMART D.R., BAUERLE T.L., COMAS L.H., NEILSEN G.H., 2006a. *Seasonal patterns of root growth in relation to shoot phenology in grape and apple*. Acta Hort.: 21-26.
- EISSENSTAT D.M., WELLS C.E., WANG L., 2002. *Root efficiency and mineral nutrition in apple*. Acta Hort.: 165-184.
- EISSENSTAT D.M., WELLS C.E., YANAI R.D., WHITBECK J.L., 2000. *Building roots in a changing environment: implications for root longevity*. New Phytol, 147: 33-42.
- EISSENSTAT D.M., YANAI R.D., 2002. *Root lifespan, efficiency, and turnover*. In Y. Waisel, A. Eshel, e U. Kafkafi eds. Plant Roots: The Hidden Half: 221-238. Marcel Dekker, Inc, New York.
- ETHERINGTON J.R., 1987. *Penetration of dry soil by roots of Dactylis glomerata L. clones derived from well-drained and poorly drained soils*. Funct Ecology, 1: 19-24.
- FALLAHI E., 1994. *Root physiology, development, and mineral uptake*. In: A.B. Peterson e R.G. Stevens eds. Tree Fruit Nutrition: 19-30.
- GLENN D.M., WELKER W.V., 1993. *Root development patterns in field grown peach trees*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118: 362-365.
- HEAD G.C., 1966. *Estimating seasonal changes in the quantity of white unsiberized root on fruit trees*. J. Hort. Sci., 41: 197-206.
- HEAD G.C., 1967. *Effects of seasonal changes in shoot growth on the amount of unsiberized root on apple and plum trees*. J. Hort. Sci., 42: 169-180.
- HEAD G.C., 1969. *The effects of fruiting and defoliation on seasonal trends in new root production on apple trees*. J. Hort. Sci., 44: 175-181.
- INGLESE P., CARUSO T., GUGLIUZZA G., PACE L., 2002. *Crop load and rootstock influence on dry matter partitioning in trees of early and late ripening peach cultivars*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 127: 825-830.
- JOHNSON M.G., TINGEY D.T., PHILLIPS D.L., STORM M.J., 2000. *Advancing fine root research with minirhizotrons*. Environ. Exper. Bot., 45: 263-289.
- MAGGS D.H., 1963. *The reduction in growth of apple trees brought about by fruiting*. J. Hort. Sci., 38: 119-128.
- MCMICHAEL B.L., UPCHURCH D.R., TAYLOR H.M., 1992. *Transparent wall techniques for studying root growth and function in soil*. J. Plant Nutr., 15: 753-762.
- MULLINS M.G., BOUQUET A., WILLIAMS L.E. (1992) *Biology of the grapevine*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PALMER J.W., 1992. *Effects of varying crop load on photosynthesis, dry matter production and partitioning of Crispin/M.27 apple trees*. Tree Physiol., 11: 19-33.
- PALTA J.A., NOBEL P.S., 1989. *Influences of water status, temperature, and root age on daily patterns of root respiration for two cactus species*. Annals Bot., 63: 651-662.
- PASSIOURA J.B., 1991. *Soil structure and plant growth*. Aust. J. Soil Res. 29:717-728.
- PENG S.B., EISSENSTAT D.M., GRAHAM J.H., WILLIAMS K., HODGE N.C., 1993. *Growth depression in mycorrhizal citrus at high-phosphorus supply-analysis of carbon costs*. Plant Physiol., 101: 1063-1071.
- PORTAS C.A.M., TAYLOR H.M., 1976. *Growth and survival of young plant roots in dry soil*. Soil Sci. 121: 170-175.
- PREGITZER K.S., KUBISKE M.E., YU C.K., HENDRICK R.L., 1997. *Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species*. Oecologia, 111: 302-308.
- PREGITZER K.S., LASKOWSKI M.J., BURTON A.J., LESSARD V.C., ZAK D.R., 1998. *Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth*. Tree Physiol. 18: 665-670.
- PSARRAS G., MERWIN I.A., LAKSO A.N., RAY J.A., 2000. *Root growth phenology, root longevity, and rhizosphere respiration of field grown 'Matsu' apple trees on 'Malling 9' rootstock*. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 125: 596-602.
- REICH P.B., WALTERS M.B., ELLSWORTH D.S., 1997. *From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning*. Proceedings of National Academy of Sciences, 94: 13730-13734.
- REICH P.B., WALTERS M.B., TJOELKER M.G., VANDERKLEIN D., BUSCHENA C., 1998. *Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate*. Functional Ecology, 12: 395-405.
- ROM C.R., 1996. *Coordination of root and shoot growth: roots and rootstocks*. In: K.M. Maib, P.K. Andrews, G.A. Lang, e K. Mullinix eds. Tree Fruit Physiology: Growth and Development, pp. 53-67. Good Fruit Grower, Yakima.
- ROSECRANCE R., WEINBAUM S., BROWN P., 1996. *Assessment of nitrogen, phosphorus, and potassium uptake capacity and root growth in mature alternate bearing pistachio (Pistacia vera) trees*. Tree Physiology, 16: 949-956.
- RYSER P., 1996. *The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses*. Functional Ecology, 10: 717-723.
- THORNLEY J.H.M., 1998. *Modelling shoot:root relations: the only way forward?* Annals Bot., 81: 165-171.
- TJOELKER M.G., CRAINE J.M., WEDIN D., REICH P.B., TILMAN D., 2005. *Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species*. New Phytol, 167: 493-508.
- VOLDER A., SMART D.R., BLOOM A.J., EISSENSTAT D.M., 2005. *Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape: implications for root efficiency and competitive effectiveness*. New Phytol, 165: 493-502.
- WELLS C.E., EISSENSTAT D.M., 2001. *Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters*. Ecology, 82: 882-892.
- WELLS C.E., EISSENSTAT D.M., 2003. *Beyond the roots of young seedlings: The influence of age and order on fine root physiology*. J. Plant Growth Reg., 21: 4.
- WELLS C.E., GLENN D.M., EISSENSTAT D.M., 2002. *Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, Prunus persica (Rosaceae)*. Amer. J. Bot., 89: 79-87.
- WITHINGTON J.M., REICH P.B., OLEKSYN J., EISSENSTAT D.M., 2006. *Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees*. Ecol. Monographs, 76: 381-397.
- YANAI R.D., FAHEY T.J., MILLER L., 1995. *Efficiency of nutrient acquisition by fine roots and mycorrhizae*. In: W. Smith e T.M. Hinckley eds. Resource Physiology of Conifers, pp. 75-103. Academic Press, Inc., New York.