

Ecofisiologia del ciclo interno dell'azoto in alberi decidui da frutto

Peter Millard*

Macaulay Institute, Craigiebuckler, Aberdeen AB15 8QH UK

Ricevuto: 11 dicembre 2004; accettato: 27 gennaio 2005

Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen in deciduous fruit trees

Abstract. In EU Countries, society's expectations and political decisions have pushed the adoption of ecologically sustainable ways to manage orchards. Nitrogen (N) nutrition is a powerful means of controlling growth and fruiting of trees and guidelines for N management now aim to limit fertiliser applications below threshold values in order to reduce N losses. Increasing the effectiveness of the recycling of N pools available in the orchard is a basic step to reduce external N inputs. The availability of the stable isotope ^{15}N as experimental tool has made possible significant advancements in the knowledge of the fluxes of N in the soil-tree system. Within-tree N sources for vegetative tree growth and reproduction include remobilization of winter stored N (within the tree and between the years) and root-shoot-root N recycling (within the tree and within each year). Nitrogen remobilization from storage is the major source of N in spring, until root uptake becomes predominant. As trees age, relatively more N in new growth is derived from storage and trees become relatively less dependent on root N uptake. Specific amino acids and amides have been identified in the xylem sap of several trees, including apple and cherry, that are considered responsible for remobilization of N compounds in spring. Most evidence has been obtained with relatively young trees grown in pot so there is a need for developing new approaches for quantifying N storage by adult trees in the field. Shoot-root transport of N and subsequent xylem reloading at the root level is a normal feature of vascular plants. While qualitative evidence of this phenomenon are based on detailed analysis of phloem and xylem sap, quantifying reloading N in the xylem was approached by comparing the N fluxes in the xylem with the accumulation of N in tree canopy. Results indicate that recycling of N in the xylem is a mechanism by which plants might regulate N uptake by roots. The adoption of stable isotope techniques in tree physiology has led to significant improvements in our understanding of cycling of N in trees. It is clear that nitrogen has a very high mobility in the tree and that its initial partitioning to a target organ does not necessarily represent its final destination. Increasing the effectiveness of the recycling of

the N already present in the orchard is a basic step to reduce external N inputs. The better understanding of the role of internal tree cycling of N allows a fine tuning of N supply to improve its uptake efficiency and reduce potential losses.

Key words: Nitrogen storage, nitrogen remobilization, nutrient supply, shoot-root-shoot nitrogen recycling, xylem sap composition.

Introduzione

L'azoto (N) è l'elemento minerale che più spesso limita la produttività degli ecosistemi terrestri nell'emisfero nord e rappresenta uno dei principali fattori di controllo della crescita e fruttificazione delle specie arboree. Nei Paesi dell'Unione Europea le aspettative della società e gli indirizzi politici hanno favorito la diffusione di metodi sostenibili di conduzione degli ecosistemi arborei. In tale contesto, i principi di gestione della fertilizzazione azotata mirano a limitare le quantità apportate di questo elemento al di sotto di valori soglia con l'obiettivo di ridurre le perdite di N nell'ambiente. È evidente che per poter conciliare la salvaguardia dell'ambiente con la necessità di garantire un buon risultato produttivo e pertanto il reddito delle aziende frutticole, occorre da un lato ottimizzare l'uso delle risorse interne all'ecosistema arboreo e dall'altro utilizzare metodi efficienti di distribuzione dei fertilizzanti in modo da somministrarli nei periodi di massima necessità per la coltura.

La conoscenza del ciclo dell'N nelle varie componenti del frutteto è fondamentale per aumentarne la disponibilità per l'albero e per ridurre le sue perdite. L'N è un elemento dotato di elevata mobilità sia all'interno delle principali componenti del sistema (albero-suolo) sia tra di esse; in genere, maggiori sono le quantità che si muovono tra un compartimento e l'altro, maggiori sono le probabilità che l'N possa essere allontanato dal sistema. L'ecosistema produttivo arboreo ha un ciclo dell'N di tipo aperto, in cui i flussi di N provenienti dall'esterno si realizzano tramite i fertilizzanti, l'acqua di irrigazione, le deposizio-

*p.millard@macaulay.ac.uk

ni atmosferiche e la fissazione biologica simbiotica (es. leguminose nell'interfila) e non simbiotica. I flussi in uscita sono rappresentati dall'N contenuto dei frutti raccolti, dalle immobilizzazioni annuali di N nelle strutture permanenti dell'albero e dalle perdite di N per volatilizzazione e per lisciviazione. Sebbene sia inevitabile che flussi di N in entrata ed in uscita siano talvolta elevati (es. negli impianti molto produttivi), la gestione sostenibile dell'ecosistema arboreo dovrebbe implicare un elevato riciclo dell'N all'interno nelle diverse componenti.

È possibile distinguere due principali cicli in cui l'N è coinvolto a livello del frutteto: un ciclo all'interno dell'albero e un ciclo tra suolo e albero (e viceversa). In questo testo verranno descritti i flussi dell'N all'interno degli alberi decidui da frutto e discusso il loro ruolo nella gestione sostenibile delle colture arboree. In particolare ci si soffermerà sull'accumulo e sulla rimobilizzazione dell'N tra un anno e quello successivo, e sui flussi annuali di N tra gli organi dell'albero.

Fonti di azoto per l'albero

Le necessità di N per sostenere la crescita e la fruttificazione degli alberi sono soddisfatte dall'assorbimento radicale e dalla rimobilizzazione dell'N accumulato durante la(e) stagione(i) precedenti, grazie ad un ciclo interno all'albero (Millard, 1996). L'N disponibile per l'assorbimento radicale può derivare dalla mineralizzazione della sostanza organica nativa del suolo (humus), di quella che ritorna annualmente al suolo (foglie abscisse, legno di potatura e rizodeposizione) o di quella introdotta mediante concimi o ammendanti organici, oppure dipendere dall'apporto di fertilizzanti minerali. Il ciclo dell'N interno all'albero (fig. 1) rappresenta un'importante strategia sviluppata dalle piante perenni per disgiungere i processi di crescita da quelli di assorbimento di N. Ciò consente all'albero di poter crescere e realizzare importanti fasi fenologiche anche in assenza di assorbimento radicale o in presenza di bassi livelli di N nel suolo. In questo senso esiste un'analogia con quanto avviene per il carbonio, la cui disponibilità all'inizio della stagione vegetativa in primavera nelle foglie e negli organi riproduttivi avviene a spese dalle riserve (amido) accumulate in precedenza e non dipende dall'attività fotosintetica, ancora bassa nelle foglioline non ancor espanse. La rimobilizzazione dell'N da un organo di accumulo verso un altro avviene soprattutto a) alla ripresa vegetativa, quando la quantità di radici fini è ancora bassa e la temperatura del suolo spesso è

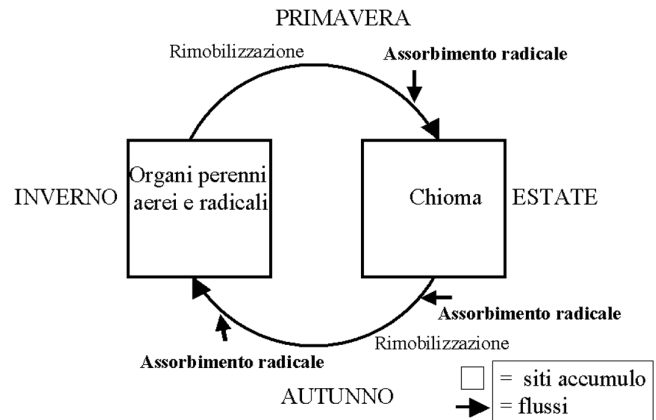


Fig. 1 - Schema del ciclo dell'N tra gli anni in alberi decidui, che include flussi e siti di accumulo (Millard, 1996).

Fig. 1 - The seasonal pattern of cycling of N between years in deciduous trees showing N fluxes and storage sites (Millard, 1996).

al di sotto dei valori che consentono la mineralizzazione dell'N organico e b) quando le crescenti necessità di N di un organo in rapido accrescimento (es. alcuni frutti in fase di maturazione) non sono appieno soddisfatte dall'N assorbito dalle radici.

Ciclo dell'azoto tra gli anni

Costituzione delle riserve azotate

In senso stretto, una molecola di N si può definire "accumulata" e diviene parte delle riserve invernali solo se sarà successivamente rimobilizzata in primavera. L'accumulo pertanto differisce dalla immobilizzazione, che riguarda invece la frazione di N che ogni anno viene definitivamente allocata verso gli organi perenni (branche, tronco, radici grosse). La capacità di un albero di accumulare N per poterlo usare successivamente è una caratteristica delle piante perenni, sia erbacee che arboree. Gli alberi giovani hanno una limitata capacità di accumulare N in inverno ed essendo caratterizzati da un'elevata crescita annuale in relazione alla biomassa dello scheletro, basano il proprio metabolismo azotato soprattutto sull'assorbimento di N che avviene ogni anno. Con l'aumento delle dimensioni dello scheletro e con l'età degli alberi aumenta anche la loro capacità di accumulare di N.

Gli alberi decidui accumulano preferibilmente N nei tessuti corticali dei rami, delle branche e del tronco e nelle radici strutturali (fig. 1). Una semplice prova dell'accumulo di N è costituita dall'incremento della sua concentrazione negli organi permanenti nel periodo invernale rispetto all'estate. La maggior parte delle riserve azotate negli organi aerei è rappresentata da specifiche proteine di riserva, già isolate in cellule

parenchimatice di alcune specie, mentre si ritiene che nelle radici fini, che non subiscono una vera e propria dormienza invernale, l'N si accumuli sotto forma di aminoacidi liberi (soprattutto arginina) o di proteine ricche in arginina. Mentre è noto che gli alberi giovani possono accumulare N sia nelle radici grosse che in quelle fini (Tagliavini *et al.*, 1998), il ruolo di quest'ultime negli alberi adulti deve essere ancora chiarito. La sintesi delle proteine di riserva è innescata dalla diminuzione delle ore di luce e stimolata dalla disponibilità di N (Coleman *et al.*, 1993). Diversamente dalle specie decidue, le conifere sempreverdi accumulano l'N in inverno negli aghi (Fife e Nambiar 1984; Millard e Proe 1992), spesso sotto forma della proteina Rubisco (Warren *et al.*, 2003).

Due sono i meccanismi che determinano la formazione delle riserve azotate: la ritraslocazione dell'N dalle foglie senescenti e l'allocazione diretta alle riserve dell'N assorbito nel periodo "tardivo" (autunnale) (fig. 1). La percentuale di N precedentemente accumulato nelle foglie che viene ritraslocata durante la senescenza varia dal 20% all' 80% nelle diverse specie e nelle diverse condizioni (Millard, 1996). In generale, l'N che arriva alla foglia nel periodo estivo-autunnale ha maggiori probabilità di essere ritraslocato fuori da essa prima della sua abscissione (Sanchez *et al.*, 1991; Tagliavini *et al.*, 1999). Una stima dell'N ritraslocato dalla chioma di alberi adulti di pesco ci è fornita da Niederholzer *et al.* (2001), che hanno quantificato il fenomeno in circa 30 kg N ha⁻¹ anno⁻¹; queste quantità sono di poco inferiori a quelle che il pesco ritrasloca dalle riserve verso gli organi in accrescimento alla ripresa vegetative. Calcoli simili basati su un meleto adulto nel nord Italia suggeriscono (tab. 1) valori variabili tra 18 e 27 kg N ha⁻¹ anno⁻¹ per LAI variabili tra 2 e 3.

Applicando tecniche isotopiche (¹⁵N), è stato dimostrato che le quantità di N ritraslocate dalle foglie agli organi perenni in autunno possono essere inferiori

all'N rimobilizzato nella primavera seguente (Neilsen *et al.*, 2001), il che si spiega considerando che una quota dell'N assorbito nel periodo estivo-autunnale va ad aumentare le riserve azotate in modo diretto, accumulandosi subito nell'apparato radicale. Non sembra essere necessariamente vero che le foglie con un elevato livello di N all'inizio dell'autunno rimobilizzano maggiori quantità dell'elemento durante la loro senescenza: in realtà esse possono cadere prima di aver completato il processo di traslocazione di N verso l'albero (ad esempio a causa di abbassamenti termici) e pertanto con un livello di N più elevato; in questo caso, comunque, si favorisce una rapida decomposizione delle foglie nel suolo, auspicabile per deprimere le infezioni di alcuni patogeni (es. ticchialatura nel melo).

È stato dimostrato in diverse specie arboree da frutto che è possibile aumentare le riserve azotate nell'albero mediante applicazioni fogliari di urea in post-raccolta dei frutti (Tagliavini *et al.*, 1998; Rosecrance *et al.*, 1998). Secondo Johnson *et al.* (2001) applicazioni fogliari di urea sono efficaci anche poco prima della senescenza fogliare, quando il rischio di fitotossicità è minimo. Apporti di concime azotato al suolo al termine dell'estate e nell'autunno sono stati più volte auspicati come strategia per aumentare l'N di riserva; se è stata dimostrata la sua efficacia per questo scopo (tab. 2), va tuttavia sottolineato che un aumento della disponibilità di N nel suolo in questo periodo facilmente ne favorisce il suo allontanamento tramite l'acqua di lisciviazione. Non va inoltre dimenticato che l'assorbimento di N in autunno prolunga l'attività vegetativa dell'albero e ritarda la caduta delle foglie ed il processo di lignificazione dei germogli.

Rimobilizzazione dell'azoto in primavera

La rimobilizzazione in primavera dell'N accumulato in inverno fornisce una frazione consistente dell'N necessario per l'albero nel corso della stagione

Tab. 1 - Variazione del contenuto di N nelle foglie di actinidia (cv Hayward in vaso) e di melo (cv M. Gala in campo) durante la fase di senescenza fogliare e traslocazione netta di azoto dalle foglie verso gli organi perenni in funzione del livello di concimazione azotata.

Tab. 1 - Variation of leaf N content and net N withdrawal (per m² of leaf area) to perennial organs during leaf senescence in potted kiwifruit vines (cv Hayward) and field-grown apple trees (cv Mondial Gala on M9) subjected to differential N supply.

Livello di concimazione azotata al suolo	Concentrazione fogliare di N (g N m ⁻²) nell'actinidia		Concentrazione fogliare di N (g N m ⁻²) nel melo		Flusso netto di N dalle foglie senescenti (g N m ⁻²)	
	Prima della senescenza	Foglie abscisse	Prima della senescenza	Foglie abscisse	Actinidia	Melo
Basso	2,5	2,0	2,0	1,1	0,5	0,9
Alto	3,6	2,6	2,3	1,5	1,0	0,8

(Melo - apple : Tagliavini e Millard, 2005; Actinidia - kiwifruit: Tagliavini *et al.*, 2000).

Tab. 2 - Assorbimento di N da parte di alberi di pesco nel periodo precoce (primaverile-estivo) e in quello tardivo (estivo-autunnale) e sua ripartizione tra foglie abscisse e scheletro.

Tab. 2 - Nitrogen uptake by peach trees in the spring-summer and summer-autumn period and its partitioning between abscised leaves and tree framework.

Epoca di assorbimento	Assorbimento totale (mg N albero ⁻¹)	N nelle foglie abscisse (mg N albero ⁻¹)	N nello scheletro (mg N albero ⁻¹)
Precoce	2.404	882	1.522
Tardivo	2.820	297	2.523

(Tagliavini *et al.*, 1999).

(Millard 1996; Neilsen *et al.*, 1997; Weinbaum e van Kessel, 1998). Nonostante il fatto che solo pochi studi hanno descritto in dettaglio la dinamica di questi processi, è chiaro che in alcune specie una parte della rimobilizzazione si realizza prima che avvenga l'inizio dell'assorbimento di N da parte della radice (es. *Prunus persica*, Rufat e DeJong, 2001; *Sorbus aucuparia*, Millard *et al.*, 2001; *Malus domestica*, Dong *et al.*, 2001; *Prunus avium*, Grassi *et al.*, 2002); in altre specie, i due processi avvengono contemporaneamente (es. *Juglans nigra x regia*, Frak *et al.*, 2002). La grande variabilità dei dati sul contributo relativo dell'N derivante da rimobilizzazione rispetto all'N totale presente nelle foglie (tab. 3) dipende, oltre che dalla specie, dalla diversa età degli alberi, dalla fertilità del suolo e dal periodo dell'anno in cui lo studio è

Tab. 3 - Esempi di contributo dell'N proveniente da rimobilizzazione per il metabolismo delle foglie di alcune specie arboree durante la stagione vegetativa.

Tab. 3 - Examples of contribution of remobilised N on total N recovered in the canopy of several trees along the vegetative season.

Specie	N rimobilizzato/ N totale ¹	Riferimento
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,40 - 0,62	Millard e Proe, 1991
<i>Betula pendula</i>	0,50 - 0,80	Wendler e Millard, 1996
<i>Juglans nigra x regia</i>	0,88 - 0,92	Frak <i>et al.</i> , 2003
<i>Juglans regia</i>	0,58	Weinbaum e VanKessel, 1998
<i>Malus domestica</i>	0,18 - 0,92	Neilsen <i>et al.</i> , 1997, 2001
<i>Picea sitchensis</i>	0,43 - 0,76	Millard e Proe, 1992
<i>Pinus sylvestris</i>	0,30 - 0,70	Millard <i>et al.</i> , 2001
<i>Prunus persica</i>	0,38 - 0,46	Tagliavini <i>et al.</i> , 1998
<i>Prunus avium</i>	0,12 - 0,27	Grassi <i>et al.</i> , 2002
<i>Pyrus communis</i>	0,88	Tagliavini <i>et al.</i> , 1997

¹ I valori rappresentano l'intervallo misurato sperimentalmente usando fertilizzanti marcati con ¹⁵N per caratterizzare l'azoto assorbito o rimobilizzato in giovani alberi spesso allevati in sabbia.

¹ Values represent the range measured experimentally using ¹⁵N labelling techniques on young, immature trees often grown in sand culture and are presented to demonstrate the range of possible values obtained.

stato realizzato. La maggior parte dell'N contenuto nelle foglie delle lamburde nel melo e nel pero (dal 70 al 95 % circa) (Neilsen *et al.*, 1997; Tagliavini *et al.*, 1998) deriva da rimobilizzazione delle riserve, mentre successivamente, i germogli in crescita beneficiano sia dell'N assorbito dalle radici che di quello rimobilizzato (fig. 2) (Neilsen *et al.*, 1997).

La conoscenza della durata del processo di rimobilizzazione in funzione delle fasi fenologiche consente la realizzazione di apporti più mirati di concime azotato al fine di migliorarne l'efficienza d'uso. Diversi studi hanno dimostrato che l'entità della rimobilizzazione non è significativamente influenzata dall'entità dell'assorbimento primaverile di N, mentre dipende in gran parte dalla quantità di N che è stata accumulata in inverno. Nel melo e nel ciliegio (Grassi *et al.*, 2002; Guak *et al.*, 2003) è stato dimostrato che la rimobilizzazione si completa in gran parte entro 40 giorni dall'inizio del germogliamento, ma, come è possibile osservare in figura 3, tale durata è maggiore (circa 2 mesi) negli alberi che hanno accumulato maggiori riserve azotate, in seguito a un'abbondante concimazione l'anno precedente. Si ha ragione di credere che alla ripresa vegetativa, i primi organi di riserva che "si scaricano" dell'N accumulato siano i rami e gli organi aerei, mentre il contributo delle radici avviene in un secondo tempo (Tagliavini *et al.*, 1998).

La misura della capacità di accumulo e della rimobilizzazione dell'N in un albero è difficile e spesso gli studi hanno reso necessario l'uso di tecniche basate sull'isotopo ¹⁵N e campionamenti distruttivi dell'intero albero (Millard, 1996). Questi studi sono stati spesso limitati ad alberi giovani, talvolta non in produzione e allevati in vaso su sabbia o in idroponica. In condizioni di pieno campo, il bilancio dei flussi di N è in

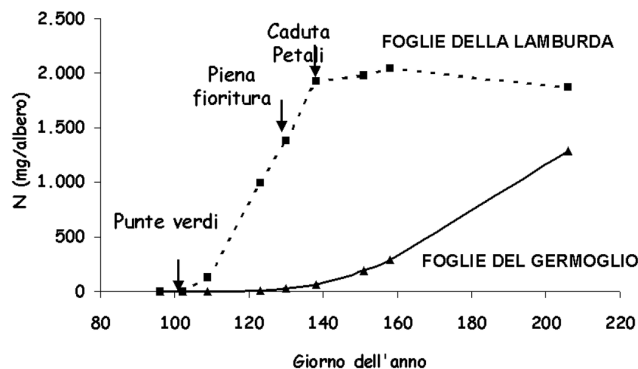


Fig. 2 - Quantità di N rimobilizzato verso le foglie della lamburda e verso quelle dei germogli in alberi di melo in campo (Neilsen *et al.*, 1997).

Fig. 2 - Amounts of N remobilized toward spur and shoot leaves in field grown apple trees (Neilsen *et al.*, 1997).

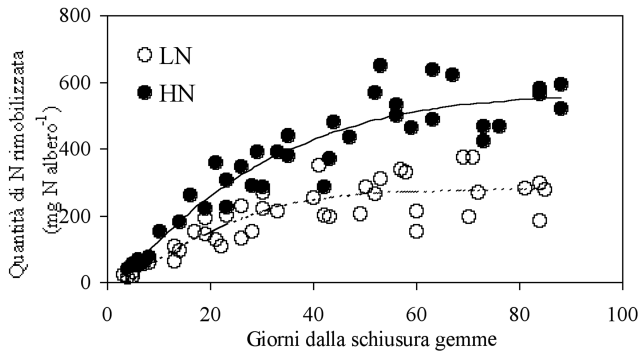


Fig. 3 - Tipico andamento delle rimobilizzazione dell’N verso i germogli di ciliegio dolce in primavera (HN e LN si riferiscono rispettivamente ad alberi con elevate o ridotte riserve azotate; Grassi *et al.*, 2002).

Fig. 3 - Typical pattern of N remobilisation in spring toward developing shoots. Data refer to cherry trees with moderate (LN) or high (HN) N storage pools (Grassi *et al.*, 2002).

genere impreciso, sebbene si supponga che sia proprio negli impianti adulti che il ciclo interno rappresenta la fonte principale di N per l’albero. Un approccio alternativo per studiare la rimobilizzazione dell’N in condizioni di campo e su alberi adulti è stato sviluppato recentemente in collaborazione con l’INRA (Frak *et al.*, 2002), Agriculture Canada (Guak *et al.*, 2003) e l’Università di Bologna (Grassi *et al.*, 2002). Esso prevede 1) l’individuazione dei composti presenti nel succo xilematico, con cui l’albero trasloca l’N di riserva, in primavera; 2) accurate misure di flusso xilematico; 3) l’integrazione dei dati di concentrazione di N e di flusso xilematico. Diversi studi hanno messo in evidenza un marcato picco nella concentrazione di N nello xilema dopo la ripresa vegetativa in primavera, che è stato attribuito alla rimobilizzazione dell’N di riserva (Glavac e Jockheim, 1993; Schneider *et al.*, 1994; Drambrine *et al.*, 1995). L’uso di ¹⁵N per marcare pools di N di riserva ha confermato che il periodo di massima rimobilizzazione dell’N in primavera in *Betula pendula* (Millard *et al.*, 1998) e *Malus domestica* (Malaguti *et al.*, 2001) coincide con specifici

picchi nella concentrazione di alcuni aminoacidi nel succo xilematico. Per alcune specie sono riportati in tabella 4 gli aminoacidi e le ammidi che sono stati identificati come trasportatori (in alcuni casi specifici) dell’N di proveniente dalle riserve (Millard *et al.*, 1998; Malaguti *et al.*, 2001; Frak *et al.*, 2002; Grassi *et al.*, 2002). L’integrazione dei dati di concentrazione dell’N contenuto in alcuni aminoacidi e ammidi con il flusso idrico nello xilema in primavera ha permesso di calcolare il flusso di N rimobilizzato verso gli organi aerei di neoformazione. Questa metodologia è stata valutata su alberi in vaso marcati con ¹⁵N e si è dimostrata in grado di predire con buona accuratezza la rimobilizzazione di N in *Prunus avium* e *Juglans nigra x regia* allavati in vaso (Grassi *et al.*, 2002; Frak *et al.*, 2002) e in alberi di *Malus domestica* in campo (Guak *et al.*, 2003). Nella fase successiva del progetto è stato possibile dimostrare, usando alberi di pioppo e di ciliegio, che le variazioni nella concentrazione dei principali aminoacidi nello xilema è simile in alberi in vaso e in alberi in campo, il che suggerisce la possibilità di applicare tale metodologia su alberi adulti nei frutteti.

Riciclo dell’azoto tra chioma e radice all’interno dell’anno

Quando la rimobilizzazione delle riserve in primavera inizia a cessare, l’assorbimento radicale fornisce la rimanente parte di N necessaria per la crescita e per la fruttificazione dell’albero. La regolazione dell’assorbimento di N da parte della radice dipende da numerosi fattori tra cui la concentrazione di nitrato ed ammonio nella soluzione del terreno, la sua temperatura e la disponibilità a livello radicale di una quantità sufficiente di carboidrati per mantenere un elevato livello energetico nelle radici assorbenti. Recenti evidenze hanno portato a ipotizzare che il controllo dell’assorbimento di N non sia limitato ai fattori appena elencati. Sulla base della correlazione negativa tra la

Tab. 4 - Composti azotati ritrovati nello xilema di alcune specie arboree decidue, responsabili della traslocazione in primavera dell’N proveniente dalle riserve. Le forme principali sono sottolineate.

Tab. 4 - Nitrogen compounds found in the tree xylem sap and responsible for remobilisation of stored N. The major form of N translocated during remobilization is underlined.

Specie	Aminoacido	Riferimento
<i>Betula pendula</i>	<u>Citrullina</u> , Glutammina	Millard <i>et al.</i> , 1998
<i>Juglans nigra x regia</i>	<u>Arginina</u> , Citrullina, Glutammina	Frak <i>et al.</i> , 2002
<i>Nothofagus fusca</i>	<u>Glutammina</u>	Stephens pers. Comm.
<i>Prunus avium</i>	<u>Glutammina</u> , Asparagina, Ac. aspartico	Grassi <i>et al.</i> , 2002
<i>Populus trichocarpa</i>	<u>Glutammina</u> , Asparagina	Millard com. pers.
<i>Malus domestica</i>	<u>Asparagina</u> , Ac. Aspartico, Glutammine	Malaguti <i>et al.</i> , 2001
<i>Acer plasudoplatanus</i>	<u>Asparagina</u> , Glutammina	Guak <i>et al.</i> , 2003 Millard unpublished

concentrazione di aminoacidi e ammidici nel floema e la quantità di nitrato assorbita dalle radici riscontrata in diverse specie tra cui *Prunus dulcis* (Youssefi *et al.*, 2000) è stato ipotizzato che il riciclo dell'N tra chioma e radici possa fungere da meccanismo di regolazione dell'assorbimento radicale di questo elemento minerale, al pari di quanto già dimostrato per il ferro e lo zolfo (Marschner *et al.*, 1996). Il trasporto floematico dalle foglie alle radici è un fenomeno già dimostrato in molte piante vascolari per la maggior parte degli elementi minerali, ad esclusione di calcio e manganese, che svolge anche altre funzioni tra cui il mantenimento del bilancio tra cationi e anioni nella chioma (Pate, 1975) e il trasporto di alcuni elementi, tra cui il potassio, all'apice radicale. In pratica occorre considerare che alcuni elementi, una volta raggiunto l'organo di destinazione (es. la foglia) non rimangono in essi definitivamente ma vengono riallocati dall'albero in funzione delle necessità. Una frazione dell'N presente nella foglia è ricaricata nel floema e traslocata nelle radici, dove avviene un suo successivo caricamento nello xilema per un nuovo trasporto nella chioma (Marschner, 1995). Se è stato dimostrato in specie erbacee che parte dell'N ritrovato nello xilema durante la fase vegetativa rappresenta una frazione già riciclata (Cooper e Clarkson, 1989; Jeschke e Pate, 1991, 1992), esistono poche evidenze sperimentali a tal riguardo negli alberi. In questi si conosce l'esistenza del fenomeno, ma vi è una mancanza di informazioni quantitative sull'importanza del processo, principalmente a causa di problemi metodologici. Molti dei dati a tal riguardo sono basati su dettagliate analisi della concentrazione di forme azotate nello xilema e nel floema nel corso della stagione (Jeschke e Pate, 1991, 1992).

Un approccio quantitativo allo studio del riciclo annuale dell'N tra chioma e radici è stato applicato da Grassi *et al.* (2003). Il metodo si basa sul confronto, nel tempo, tra la quantità di N che si accumula negli organi aerei ed il flusso cumulato di N che attraversa lo xilema alla base del fusto. In pratica, in assenza di riciclo di chioma-radice-chioma, la dinamica di accumulo di N nella chioma dovrebbe essere paragonabile al flusso di N attraverso lo xilema, mentre in presenza di riciclo, quest'ultimo dovrebbe superare la quantità di N nella chioma. Su alberi di ciliegio soggetti ad una serie di campionamenti distruttivi è stato dimostrato che il riciclo di N è minimo alla ripresa vegetativa e fintanto che le radici rimobilizzano le riserve invernali (40-50 giorni dal germogliamento) (fig. 4); successivamente, quando la rimobilizzazione termina e solo l'assorbimento radicale determina ulteriori

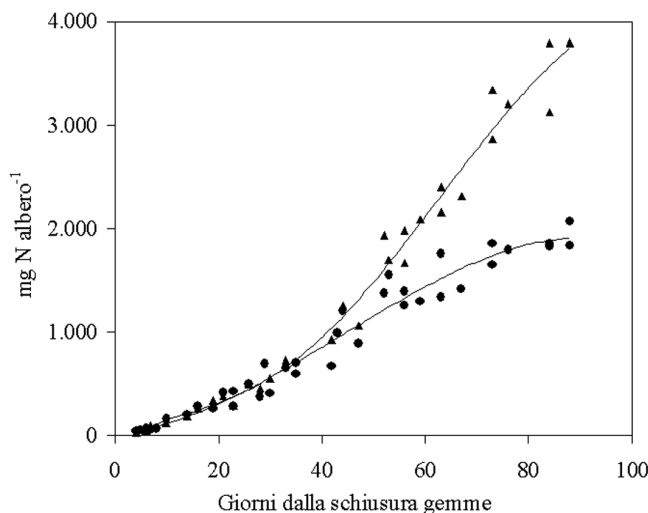


Fig. 4 - Confronto tra le dinamiche di accumulo di N (cerchi) nella chioma di alberi di ciliegio e il relativo flusso cumulato (triangoli) di N attraverso lo xilema. Si noti che fino a circa 40-50 giorni dalla schiusura gemme i due set di dati corrispondono, mentre successivamente il flusso cumulato è progressivamente più elevato a causa del flusso annuale di N tra chioma-radice-chioma (Grassi *et al.*, 2003).

Fig. 4 - Dynamics of N accumulation in the canopy (circles) of cherry trees and cumulative N flux (triangles) through the xylem.

Until day 40-50 the two sets of data fit, then N flux through xylem is higher, indicating shoot-root-shoot N recycling (Grassi *et al.*, 2003).

aumento di N nell'albero, parte dell'N presente nella chioma viene caricato nel floema, giunge alla radice, e viene ricaricato nello xilema per essere nuovamente trasportato alla chioma. In media, ogni atomo di N tende a passare 2-3 volte dallo xilema in un periodo di 50 giorni (Grassi *et al.*, 2003). Lo stesso studio ha dimostrato, in accordo con Youssefi *et al.* (2000), che l'assorbimento di nitrato dalle radici è tanto più elevato, quanto minore è la frazione di N che torna dalla chioma alle radici e per esser riciclata nello xilema.

Conclusioni

L'uso dell'isotopo stabile ¹⁵N nello studio della fisiologia delle piante arboree ha permesso di conoscere con relativa accuratezza le varie fasi del ciclo interno dell'N. Considerando l'elevato costo energetico per l'acquisizione di questo elemento, così importante per la loro vita e per il loro successo, le piante perenni hanno sviluppato strategie adattative per massimizzarne l'efficienza: una volta assorbito, l'N nell'albero tende ad avere un elevato tempo di residenza e venir riciclato sia nel corso dell'anno che tra gli anni. L'elevata mobilità dell'N nell'albero ci ha dimostrato che l'accumulo in un organo spesso è solo temporaneo. In questo lavoro non è stata trattata la problema-

tica della traslocazione dell'N verso il frutto, di tipo diretto o mediato dalle foglie, che meriterebbe una trattazione a parte, vista la ricaduta pratica del fenomeno sulla qualità dei frutti stessi. Le conoscenze acquisite hanno permesso di affinare le tecniche di distribuzione dei concimi azotati ed in particolare di individuare meglio i periodi in cui essi sono necessari. In conclusione, la conoscenza del ciclo dell'N nell'albero come nelle altre componenti del frutteto rappresenta una via per ottimizzare i flussi di questo elemento nell'agrosistema e per ridurre le perdite nell'ambiente.

Riassunto

Nei Paesi dell'Unione Europea le aspettative della società e gli indirizzi politici hanno favorito la diffusione di metodi sostenibili di conduzione degli ecosistemi arborei. In tale contesto, i principi di gestione della fertilizzazione azotata mirano a limitare le quantità apportate di questo elemento al di sotto di valori soglia con l'obiettivo di ridurre le perdite di azoto (N) nell'ambiente. È evidente che per poter conciliare la salvaguardia dell'ambiente con la necessità di garantire un buon risultato produttivo e pertanto il reddito delle aziende frutticole, occorre ottimizzare l'uso delle risorse interne all'ecosistema arboreo. Le necessità di N per sostenere la crescita e la fruttificazione degli alberi sono soddisfatte dall'assorbimento radicale e dalla rimobilizzazione dell'N accumulato durante la(e) stagione(i) precedenti, grazie ad un ciclo interno all'albero. In questo lavoro sono descritti i flussi dell'N all'interno degli alberi decidui da frutto e discusso il loro ruolo nella gestione sostenibile delle colture arboree. In particolare ci si soffermerà sull'accumulo e sulla rimobilizzazione dell'N tra un anno e quello successivo, e sui flussi annuali di N tra gli organi dell'albero. Oltre agli aspetti di fisiologia, chiariti grazie alla disponibilità dell'isotopo ¹⁵N, vengono descritte le implicazioni pratiche per la tecnica della fertilizzazione nel rispetto dell'ambiente.

Parole chiave: Fertilizzazione, flussi di azoto, rimobilizzazione, riserve azotate, succo xilematico.

Bibliografia

- COLEMAN G.D., ENGLERT J.M., CHEN T.H.H., FUCHIGAMI H., 1993. *Physiological and environmental requirements for poplar (Populus deltoids) bark storage protein degradation*. Plant Physiol. 102: 53-59.
- COOPER H.D., CLARKSON D.T., 1989. *Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals – A possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake*. J. Exp. Bot. 40: 753-762.
- DONG S.F., SCAGEL C.F., CHENG L.L., FUCHIGAMI L.H., RYGIWICZ P.T., 2001. *Soil temperature and plant growth stage influence nitrogen uptake and amino acid concentration of apple during early spring growth*. Tree Physiol. 21: 541-547.
- FIFE D.N., NAMBIAR E.K.S., 1984. *Movement of nutrients in Radiata pine needles in relation to the growth of shoots*. Ann. Bot. 54: 303-314.
- FRAK E.W., MILLARD P., LE ROUX X., GUILLAUMIE S., WENDLER R., 2002. *Coupling sap flow velocity and amino acid concentrations as an alternative method to ¹⁵N labeling for quantifying nitrogen remobilization by walnut trees*. Plant Physiol. 130: 1043-1053.
- GRASSI G., MILLARD P., WENDLER R., MINOTTA G., TAGLIAVINI M., 2002. *Measurement of xylem sap amino acid concentrations in conjunction with whole tree transpiration estimates spring N remobilization by cherry (Prunus avium L.) trees*. Plant Cell Environ. 25: 1689-1699.
- GRASSI G., MILLARD P., GIACCHINI P., TAGLIAVINI M., 2003. *Recycling of nitrogen in the xylem of Prunus avium trees starts when spring remobilization of internal reserves declines*. Tree Physiol. 23: 1061-1068.
- GUAK S., NEILSEN D., MILLARD P., NEILSEN G.H., 2003. *Determining the role of N remobilization for growth of apple (Malus domestica Borkh.) trees by measuring xylem - sap flux*. J. Exp. Bot. 54: 2121-2131.
- JESCHKE W.D., PATE J.S., 1991. *Modelling of the partitioning, assimilation and storage of nitrate within root and shoot organs of castor bean (Ricinus communis L.)*. J. Exp. Bot. 42: 1091-1103.
- JESCHKE W.D., PATE J.S., 1992. *Temporal patterns of uptake, flow and utilization of nitrate, reduced nitrogen and carbon in a leaf of salt-treated castor bean (Ricinus communis L.)*. J. Exp. Bot. 43: 393-402.
- JOHNSON R.S., ROSECRANCE R., WEINBAUM S., ANDRIS H., WANG J.Z., 2001. *Can we approach complete dependence on foliar applied urea nitrogen in an early maturing peach?* J. Am. Soc. Hort. Sci. 126: 364-370.
- MALAGUTI D., MILLARD P., WENDLER R., HEPBURN A., TAGLIAVINI M. 2001. *Translocation of amino acids in the xylem of apple (Malus domestica*

- Borkh.) tree as a consequence of both N remobilization and root uptake. *J. Exp. Bot.* 52(361): 1665-1671.
- MARSCHNER H., 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. 2nd edition. London, Academic Press. 889 p.
- MARSCHNER H., KIRKBY E.A., ÇAKMAK I., 1996. *Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients*. *J. Exp. Bot.* 47: 1255-1263
- MILLARD P., 1996. *Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth*. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 159: 1-10.
- MILLARD P., 1996. *Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth*. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 159: 1-10.
- MILLARD P., HESTER A., WENDLER R., BAILLIE G., 2001. *Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage*. *Functional Ecology*, 15: 535-543.
- MILLARD P., WENDLER R., HEPBURN A., SMITH A., 1998. *Variations in the amino acid composition of xylem sap of Betula pendula Roth. trees due to remobilization of stored N in the spring*. *Plant Cell Environ.* 21: 715-722.
- NEILSEN D., MILLARD P., NEILSEN G.H., HOGUE E.J., 1997. *Sources of N used for leaf growth in a high density apple (Malus domestica) orchard irrigated with ammonium nitrate solution*. *Tree Physiol.* 17: 733-739.
- NEILSEN D., MILLARD P., NEILSEN G.H., HOGUE E.J., 2001. *Nitrogen uptake, efficiency of use and partitioning for growth in young apple trees*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 126: 144-150.
- NIEDERHOLZER F.J.A., DEJONG T.M., SAENZ J.L., MURAOKA T.T., WEINBAUM S.A., 2001. *Effectiveness of Fall vs. Spring Soil Fertilization of Field-Grown Peach Trees*. *J. Am Soc.* 126(5): 644-648.
- PATE J.S., 1975. *Exchange of solutes between phloem and xylem and circulation in the whole plant*. In *Transport in Plants. I. Phloem transport*. Eds. M.H. Zimmermann e J.A. Milburn. Springer Verlag, Berlin: 451-473.
- QUARTIERI M., MILLARD P., TAGLIAVINI M., 2002. *Storage and remobilization of nitrogen by pear (Pyrus communis) trees as affected by timing of N supply*. *Eur. J. Agron.* 17: 105-110.
- ROSECRANCE R.C., JOHNSON R.S., WEINBAUM S.A., 1998 *The effect of timing of post-harvest foliar urea sprays on nitrogen absorption and partitioning in peach and nectarine trees*. *J. Hort. Sci.* 73(6): 856-861.
- RUFAT J., DEJONG T.M., 2001. *Estimating seasonal nitrogen dynamics in peach trees in response to nitrogen availability*. *Tree Physiol.* 21: 1133-1140.
- SANCHEZ E.E., RIGHETTI T.L., SUGAR D., LOMBARD P.B., 1991. *Recycling of nitrogen in field-grown 'Comice' pears*. *J. Hort. Sci.* 66: 541-546.
- TAGLIAVINI M., INGLESE P., ROMBOLÀ A.D., 2000. *Root uptake, storage and remobilisation of autumn applied nitrogen to kiwifruit (Actinidia deliciosa) vines*. *Agronomie, Agriculture and Environment* 20: 23-30.
- TAGLIAVINI M., MILLARD P., 2005. *Fluxes of nitrogen within deciduous fruit trees*. *Acta Scientiarum Polonorum - Hortorum Cultus*. in stampa.
- TAGLIAVINI M., MILLARD P., QUARTIERI M., 1998. *Storage of foliar-absorbed nitrogen and remobilization for spring growth in young nectarine (Prunus persica var. nectarina) trees*. *Tree Physiol* 18: 203-207.
- TAGLIAVINI M., MILLARD P., QUARTIERI M., MARANGONI B., 1999. *Timing of nitrogen uptake affects winter storage and spring remobilisation of nitrogen in nectarine (Prunus persica var. nectarina) trees*. *Plant and Soil* 211(2): 149-153.
- TAGLIAVINI M., QUARTIERI M., MILLARD P., 1997. *Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for leaf growth, flowers and developing fruits of pear (P. communis) trees*. *Plant and Soil*, 195: 37-142.
- WARREN C.R., DREYER E., ADAMS M., 2003. *Photosynthesis – Rubisco relationships in foliage of Pinus sylvestris in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores*. *Trees* 17: 359-366.
- WEBER P., STOERNER H., GESSLER A., SCHNEIDER S., VON SENGBUSCH D., HANEMANN U., RENNENBERG H., 1998. *Metabolic responses of Norway spruce (Picea abies) trees to long-term forest management practices and acute (NH₄)₂SO₄ fertilization: transport of soluble non-protein nitrogen compounds in xylem and phloem*. *New Phytol.* 140: 461-475.
- WEINBAUM S., VAN KESSEL C., 1998. *Quantitative estimates of uptake and internal cycling of N-14 labelled fertilizer in mature walnut trees*. *Tree Physiol.* 18: 795-801.
- WENDLER R., MILLARD P., 1996. *Impact of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics in Betula pendula Roth*. *Tree Physiol.* 16: 153-159.
- YOUSSEFI F., BROWN P.H., WEINBAUM S.A., 2000. *Relationship between tree nitrogen status, xylem and phloem sap amino acid concentrations, and apparent soil nitrogen uptake by almond trees (Prunus dulcis)*. *J. Hort. Sci. Biotech.* 75: 62-68.