

## Segnali molecolari nella rizosfera: ruolo dei nutrienti e delle molecole umiche

### INTRODUZIONE

La sopravvivenza e la produttività delle piante coltivate sono strettamente dipendenti dalla capacità di adattamento all'ambiente; a livello ipogeo questo processo è il risultato dell'interazione fra le radici e le componenti biotiche e abiotiche del suolo e riguarda quella zona presente nelle immediate vicinanze della radice che prende nome di rizosfera (Pinton et al., 2001). La composizione chimica della rizosfera e, in particolare la disponibilità di nutrienti, può influenzare lo sviluppo e la fisiologia della radice; la pianta infatti integra le informazioni ricevute dall'esterno con i fabbisogni interni e modula di conseguenza l'acquisizione dei nutrienti, la crescita, i cicli metabolici e l'allocazione delle riserve.

La distribuzione dei nutrienti nel suolo non è uniforme, e molto variabile è la loro concentrazione in soluzione. Variazioni nella composizione ionica della rizosfera si verificano come conseguenza dell'attività della radici: l'assorbimento e rilascio di specie organiche e inorganiche da questi tessuti, combinato ai movimenti degli ioni dalle fasi solida e liquida del suolo, determinano nella rizosfera la formazione di gradienti radiali e longitudinali che variano in funzione del tipo di elemento nutritivo (Hinsinger, 2004).

Per far fronte alla scarsa o ineguale distribuzione dei nutrienti alla rizosfera le piante hanno sviluppato meccanismi che coinvolgono modificazioni dell'architettura e morfologia della radice e della sua funzionalità, come dimostrato dalla capacità di modulare l'operatività dei meccanismi di trasporto ionico

\* *Dipartimento di Scienze Agrarie e Ambientali, Università degli Studi di Udine*

transmembrana e di rilasciare nella rizosfera molecole organiche (rizodeposizioni) in grado di modificarne le caratteristiche chimico-fisiche (Marschner, 1995). La rapidità e specificità della risposta alle fluttuazioni di determinati nutrienti (ad es. nitrato, solfato) o alla scarsità di altri (ad es. fosfato, ferro) suggeriscono da una parte un ruolo di tali elementi quali segnali molecolari capaci di indurre modificazioni morfo-fisiologiche nelle radici, dall'altro la capacità delle radici di percepire la variabile disponibilità dei nutrienti alla rizosfera. Questo quadro è ulteriormente complicato dalla contemporanea presenza nel suolo rizosferico di nutrienti diversi e di componenti organiche naturali, quali le molecole umiche, in grado di interferire con i meccanismi preposti all'acquisizione dei nutrienti e quelli coinvolti nello sviluppo della radice.

La comprensione dei fenomeni che governano le modificazioni nella composizione ionica è di fondamentale importanza per una corretta gestione del sistema suolo-pianta nell'ottica di pervenire a un'ottimizzazione dell'efficienza di cattura dei nutrienti da parte delle piante in coltura.

La membrana plasmatica delle cellule radicali costituisce la principale barriera fra l'ambiente rizosferico e il citosol. Lavorando a stretto contatto con il citoplasma e l'apoplasto, questo organello gioca un ruolo centrale nelle complesse interazioni che si verificano fra radici e soluzione del suolo: contribuisce infatti al trasporto dei nutrienti nelle cellule radicali e media l'estrusione e il rilascio di composti quali protoni, elettroni, acidi organici che causano la modificazione delle caratteristiche chimiche della rizosfera (Varanini, 2004). In questo contesto, i meccanismi biochimici che regolano le interazioni fra radice e suolo, devono essere sensibili e reattivi sia alle condizioni metaboliche imposte dall'interno sia alle condizioni che si verificano nell'ambiente rizosferico; ciò implica non solo l'esigenza di possedere sensori delle condizioni esterne ma anche la possibilità di una efficiente regolazione delle attività enzimatiche e di trasporto.

Tra le diverse classi di proteine presenti nel plasmalemma, quelle che rivestono particolare importanza in questo senso sono la PM  $H^+$ -ATPasi (enzima responsabile della creazione del gradiente elettrochimico di protoni necessario per attivare la gran parte del trasporto di ioni e metaboliti) e i trasportatori ionici. Queste strutture possono ragionevolmente costituire i bersagli dei diversi segnali presenti alla rizosfera. Di seguito saranno discussi alcuni casi che confermano questa idea e saranno presentate evidenze a sostegno del potenziale ruolo di molecole inorganiche e organiche presenti nella rizosfera come segnali capaci di modulare la nutrizione e lo sviluppo dell'apparato radicale e, di conseguenza, dell'intera pianta.

## IL CASO DEL NITRATO

L'azoto è l'elemento nutritivo richiesto e assorbito in maggiore quantità dalle piante per il suo ruolo essenziale di componente di biomolecole di primaria importanza come proteine, acidi nucleici e coenzimi. Nei terreni agricoli ben aereati delle zone temperate la forma nitrica è in netta prevalenza rispetto alla forma ammoniacale. Il nitrato non interagisce con la fase solida del terreno, per cui risulta particolarmente lisciviabile, caratteristica che ne riduce l'efficienza d'uso da parte delle piante. D'altro canto le piante hanno evoluto sistemi per la cattura di questa forma del nutriente.

Lo studio delle variazioni della velocità di assorbimento del nitrato in piante esposte al nutriente ha messo in evidenza come a una fase di rapido incremento della velocità di assorbimento (induzione) segua una diminuzione determinata dall'accumulo dello stesso nitrato e, in particolar modo, di glutammina (primo prodotto dell'assimilazione riduttiva dell'anione). Con approccio molecolare e l'uso di mutanti è stato possibile accertare che le piante acquisiscono l'anione dal terreno attraverso l'attività combinata di sistemi ad alta e bassa affinità, codificati da geni diversi (Forde, 2000). Alcuni di questi trasportatori sono espressi costitutivamente mentre altri sono nitrato-inducibili e soggetti a regolazione negativa a feedback da prodotti dell'assimilazione del nitrato (Glass, 2002); durante l'induzione della maggior capacità di assorbimento dell'anione, è stato inoltre dimostrato che esiste uno stretto legame fra le variazioni di espressione di un trasportatore ad alta affinità e isoforme specifiche della PM  $H^+$ -ATPasi (Santi et al., 2003).

Questi risultati avvalorano l'idea che il nitrato possa svolgere un ruolo da segnale capace di evocare un aumento della trascrizione dei geni che codificano per le proteine coinvolte nel suo assorbimento e successiva assimilazione (Stitt, 1999).

L'apparato radicale è una struttura altamente plastica capace di adattarsi alle variabili condizioni edafiche del suolo (Hodge, 2004); l'architettura e la morfologia radicale sono determinate da geni la cui espressione può essere modulata in risposta a variazioni della disponibilità dei nutrienti (Lopez-Bucio et al., 2003); nella pianta modello *Arabidopsis* è stato individuato un gene (*ANRI*) che codifica per un fattore di trascrizione implicato nella regolazione della crescita delle radici laterali in risposta a cambiamenti nel rifornimento di nitrato esterno (Zhang e Forde, 1999); l'approfondimento di questi studi ha messo in evidenza un controllo di tipo locale (stimolatorio) e uno di tipo sistemico legato allo stato nutrizionale della pianta (inibitorio) da parte dell'anione (Gan et al., 2005).

La maggior parte degli studi volti a chiarire gli aspetti fisiologici e molecolari dell'assorbimento del nitrato sono stati condotti considerando l'intero apparato radicale, mentre è stato osservato che l'assorbimento del nitrato varia non solo tra le differenti tipologie radicali, ma anche lungo gli assi radicali (Colmer e Bloom, 1998); ai fini della comprensione dei fenomeni che avvengono alla rizosfera risulta importante verificare come le cinetiche di trasporto del nitrato e la regolazione del suo assorbimento varino nei diversi tipi di radice e lungo l'asse radicale. Risultati recenti (Monte et al., 2005) hanno evidenziato come, in plantule di mais, cereale che richiede elevati livelli di azoto disponibile, le radici seminali presentino un livello di induzione dell'assorbimento dell'anione pressoché costante lungo l'asse radicale, mentre nelle radici primarie la risposta appare più variabile; è stato inoltre dimostrato che le variazioni della velocità di assorbimento dell'anione che si riscontrano lungo l'asse radicale sono accompagnate da analoghe variazioni dell'attività e quantità della pompa protonica del plasmalemma radicale, confermando uno stretto legame fra l'enzima e i meccanismi di assorbimento dell'anione.

È noto che in molte specie vegetali il rapporto azoto/zolfo è piuttosto costante, evidentemente come riflesso della presenza di amminoacidi solforati nelle proteine. In particolare è stato osservato che i pathways assimilativi di azoto e zolfo sono simili e coordinati e che la carenza di un elemento reprime l'assimilazione dell'altro (Koprivova et al., 2000). Studi recenti (Giorgio, 2006) dimostrano che la deprivazione di zolfo limita l'induzione della maggior velocità di assorbimento del nitrato determinata dal contatto delle radici con la soluzione contenente l'anione; queste condizioni determinano anche una minore espressione dei geni coinvolti nell'assorbimento dell'anione (trasportatori ad alta affinità e isoforme della PM  $H^+$ -ATPasi), in una fase in cui non è ancora evidente un incremento della velocità di assorbimento del solfato. Queste osservazioni confermano che aggiustamenti nell'assorbimento dei due ossianioni (nitrato e solfato) possono avvenire in tempi rapidi ed essere influenzati dai reciproci rapporti tra i nutrienti presenti alla rizosfera.

#### IL CASO DEL FERRO

Nonostante il ferro sia uno degli elementi più rappresentati nel suolo (0,5-5%), la sua disponibilità per le piante è fortemente limitata dalla scarsa solubilità degli ossidi e idrossidi di ferro ai livelli di pH del suolo compatibili con la crescita delle piante. D'altro canto, i vegetali rispondono alla limitata biodisponibilità di ferro con l'attivazione di meccanismi che variano in funzione della specie

(Marschner e Römheld, 1994). Le piante dicotiledoni e le monocotiledoni non graminacee (Strategia I) solubilizzano e acquisiscono il ferro attraverso un insieme di meccanismi che comprendono l'acidificazione della rizosfera, la complessazione con molecole organiche rilasciate dalle radici e la riduzione del Fe(III) complessato a Fe(II) per il successivo assorbimento attraverso l'azione di un trasportatore specifico per lo ione bivalente. Le risposte delle radici sono spesso localizzate nelle zone sub-apicali e associate a cambiamenti morfologici della zona periferica della radice, quali la sovrapproduzione di peli radicali e la formazione di "transfer cells" (Müller e Schmidt, 2004). L'insieme di queste funzioni è controllato dallo stato nutrizionale della pianta; in particolare l'espressione dei geni che codificano per la Fe(III)-chelato riduttasi (*FRO2*) e per il trasportatore del  $\text{Fe}^{2+}$  (*IRT1*) a livello del plasmalemma radicale in Arabidopsis è indotta in condizioni di limitata disponibilità di ferro e rapidamente de-indotta a seguito della somministrazione del micronutriente alle piante carenti (Curie e Briat, 2003). I geni *IRT1* e *FRO2* appaiono co-regolati sia a livello trascrizionale che post-traduzionale (Connolly et al., 2002, 2003); questo doppio livello di regolazione può rappresentare un meccanismo non solo per garantire un'efficiente acquisizione del ferro, ma anche per prevenire eccessivi accumuli del nutriente durante la risposta adattativa. Esperimenti "split-root", che prevedono il rifornimento di ferro solo a una parte dell'apparato radicale, hanno permesso di dimostrare che l'espressione di *IRT1* e *FRO2* è controllata da un segnale sistemico proveniente dalla parte aerea (Vert et al., 2003). D'altra parte, modulando la concentrazione di ferro apoplastico è stato possibile dimostrare che il ferro *per se* svolge un ruolo importante nella regolazione della risposta alla Fe-carenza a livello trascrizionale. L'insieme di questi dati indica che la produzione delle proteine deputate all'acquisizione del ferro nelle radici è regolata dall'integrazione dei due tipi di segnale, locale e sistemico. L'acidificazione della rizosfera è stata attribuita all'attivazione della PM  $\text{H}^+$ -ATPasi radicale (Dell'Orto et al., 2000); questa conclusione è avvalorata dall'osservazione di un accumulo della proteina nelle zone di intensa acidificazione e in particolare a livello delle "transfer cells" (Schmidt et al., 2003). Recentemente è stato osservato che condizioni di carenza di ferro possono determinare l'accumulo di trascritti di specifiche isoforme dell'enzima nelle radici (Santi et al., 2005). L'aumento di attività dell'enzima è rilevante ai fini dell'acquisizione del ferro, non solo per la solubilizzazione del micronutriente alla rizosfera, ma anche perché attraverso la diminuzione del pH apoplastico facilita il funzionamento della Fe(III)-chelato riduttasi del plasmalemma radicale; l'attività della PM  $\text{H}^+$ -ATPasi potrebbe anche influenzare l'espressione di *IRT1* e *FRO2*, che risulta promossa da valori esterni di pH bassi (Ling et al., 2005).

I meccanismi di acquisizione del ferro nelle graminacee (Strategia II) prevedono il rilascio alla rizosfera di considerevoli quantità di amminoacidi non proteinogenici, chiamati fitosiderofori, capaci di solubilizzare il ferro da fonti scarsamente solubili e di legarlo in complessi a elevata stabilità. Il rilascio dei fitosiderofori avviene principalmente nelle zone sub-apicali delle radici; diversamente da quanto riportato per le piante a Strategia I, dove la riduzione del Fe(III) è un pre-requisito per il successivo assorbimento nelle cellule radicali, la Strategia II prevede il coinvolgimento di una proteina trasportatrice in grado di veicolare il complesso Fe(III)-fitosideroforo all'interno delle cellule. Poiché i complessi Fe(III)-fitosiderofori risultano stabili anche a valori di pH del suolo rizosferico superiori a 7, le piante capaci di modificare la rizosfera con questa strategia di acquisizione del ferro possiedono un vantaggio ecologico rispetto alle piante a Strategia I. Infatti, la Strategia I può risultare inefficace in condizioni di valori di pH elevati, quali quelli che si riscontrano nei terreni calcarei. Esperimenti di laboratorio e di campo hanno d'altra parte dimostrato che la presenza di graminacee può prevenire i sintomi della Fe-carezza in piante dicotiledoni (Cesco e Rombolà, 2006); è stato messo in luce che questo comportamento è legato all'utilizzo, da parte delle piante a Strategia I, del complesso Fe(III)-fitosiderofori come substrato della Fe(III)-chelato riduttasi del plasmalemma radicale (Cesco et al., 2005).

È inoltre interessante l'osservazione che il rilascio dei fitosiderofori, che sono sintetizzati a partire dall'amminoacido metionina, è fortemente limitato in condizioni di scarsa disponibilità di zolfo (Astolfi et al., 2006).

L'insieme di queste osservazioni indica che la valutazione delle risposte delle radici a variazioni della disponibilità di un nutriente deve tenere necessariamente conto della eterogeneità della composizione ionica della rizosfera.

#### LE MOLECOLE UMICHE

Modificazioni della fisiologia e dello sviluppo della radice possono essere indotte, al pari dei nutrienti, anche dalla presenza alla rizosfera di composti organici: fra questi le sostanze umiche possono giocare un ruolo rilevante. Queste molecole sono il risultato delle trasformazioni chimiche o biologiche di residui vegetali e animali operate nel suolo dall'attività di microrganismi; i composti chimici che ne derivano, aventi struttura prevalentemente aromatica, sono più stabili dei composti da cui originano.

È stato dimostrato che sostanze umiche estratte dal suolo sono in grado di influenzare il metabolismo dei vegetali attraverso l'interazione con diversi pro-

cessi fisiologici e meccanismi biochimici, stimolando la crescita e aumentando la quantità di nutrienti assorbiti dalla pianta (Varanini e Pinton, 1995).

Modulazioni dell'attività della PM  $H^+$ -ATPasi (Pinton et al., 1999), della sua quantità (Canellas et al., 2002) e dell'espressione di sue specifiche isoforme (Quaggiotti et al., 2004), sono state riportate in piante trattate con frazioni umiche di diversa origine e complessità molecolare. A questo tipo d'azione sono stati ricondotti gli effetti stimolatori sull'assorbimento di diversi nutrienti, quali nitrato, solfato, potassio (Varanini e Pinton, 2001). Un contributo particolare all'acquisizione del ferro può derivare dalla capacità di frazioni solubili a basso peso molecolare di promuovere il processo di acidificazione della rizosfera e di formare con il micronutriente complessi che fungono da substrati per la Fe(III)-chelato riduttasi del plasmalemma radicale (Varanini e Pinton, 2006).

È stato inoltre dimostrato che le sostanze umiche sono in grado di modificare marcatamente la morfologia radicale inducendo la proliferazione di radici laterali, un aumento del diametro della zona subapicale e del numero di peli radicali (Nardi et al., 2002). L'interazione tra la radice e l'ambiente esterno (rizosfera) è amplificata dalla capacità delle radici di produrre peli radicali; la loro funzione principale infatti è quella di aumentare la superficie assorbente consentendo un più efficiente assorbimento di acqua e nutrienti. Sulla base della loro capacità di promuovere lo sviluppo della radice e la proliferazione dei peli radicali, sono state attribuite alle molecole umiche proprietà ormono-simili, e in particolare auxino-simili. In un tentativo di chiarire questo aspetto è stata recentemente valutata la risposta di una serie di mutanti di *Arabidopsis* resistenti ad auxina e caratterizzati da un ridotto numero di peli radicali; è stato osservato che i fenotipi di questi mutanti non potevano essere recuperati dall'applicazione di una frazione umica solubile di ridotte dimensioni molecolari, suggerendo che prodotti funzionali della cascata di segnali collegati all'azione dell'auxina siano richiesti per trasdurre la risposta delle cellule radicali alle molecole umiche. È stato d'altra parte osservato che mutanti con difetti nell'iniziazione dei peli radicali, che sviluppano normalmente peli in presenza di auxina, non venivano in alcun modo influenzati dal trattamento con concentrazioni crescenti di molecole umiche, indicando per queste sostanze modalità d'azione diverse dall'ormone (Pinton et al., 2006).

L'interazione con i meccanismi preposti all'assorbimento dei nutrienti, unitamente agli effetti sulla morfologia dell'apparato radicale, suggeriscono un ruolo delle molecole umiche quali segnali capaci di evocare, al pari delle fluttuazioni nella disponibilità dei nutrienti, una risposta nelle radici che si traduce in una maggior capacità di esplorazione del suolo e di acquisizione dei nutrienti.

## ABSTRACT

It is known that the chemical composition of the rhizosphere can affect plant growth, influencing the process of nutrient uptake that ensures the plant's adequate development. Plants have evolved mechanisms that allow them to adjust to uneven distributions of the nutrients at the rhizosphere, by altering their root architecture, morphology and functionality: proof of this is their ability to modulate the transmembrane mechanisms for ion transport and release organic molecules into the rhizosphere that can modify the chemical, physical and biological characteristics of the soil. This picture is further complicated by the presence at the rhizosphere of different ions at the same time and of natural substances such as humic molecules that can interfere with the mechanisms for nutrient uptake and those involved in root development. In this short review the effects of changes in nutrient availability and of the presence of humic substances on plasma membrane-bound activities of root cells are discussed. Evidence is provided which supports the role of these rhizospheric components as molecular signals inducing morpho-physiological changes in the roots.

## RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- ASTOLFI S. ET AL. (2006): *Sulphur starvation reduces phytosiderophores release by Fe-deficient barley plants*, «Soil Sci. Plant Nutr.», 52, pp. 80-85.
- CESCO S., ROMBOLÀ A.D. (2006): *Nutrient management at the rhizosphere through intercropping*, in «Enc. Plant Crop Sci.», Goodman R.M. (ed), Marcel Dekker, New York, in corso di pubblicazione.
- CESCO S. ET AL. (2005): *Root exudates of grasses improve Fe uptake in a citrus rootstock sensitive to Fe-deficiency*, in *Plant nutrition for food security, human health and environmental protection*, Li C.J. et al. (eds), Tsinghua University Press, Beijing, China, pp. 480-481.
- COLMER T.D., BLOOM A.J. (1998): *A comparison of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  net fluxes along roots of rice and maize*, «Plant Cell Environ.», 21, pp. 240-246.
- CONNOLLY E.L. ET AL. (2003): *Overexpression of the FRO2 ferric chelate reductase confers tolerance to growth on low iron and uncovers posttranscriptional control*, «Plant Physiol.», 133, pp. 1102-1110.
- CONNOLLY E.L. ET AL. (2002): *Expression of the IRT1 metal transporter is controlled by metals at the level of transcript and protein accumulation*, «Plant Cell», 14, pp. 1347-1357.
- CURIE C., BRIAT J-F. (2003): *Iron transport and signaling in plants*, «Annu. Rev. Plant Biol.», 54, pp. 183-206.
- DELL'ORTO M. ET AL. (2000): *Fe-deficiency response in cucumber (Cucumis sativus L.) roots: involvement of plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase activity*, «J. Exp. Bot.», 51, pp. 695-701.
- FORDE B.G. (2000): *Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation*, «Biochim. Biophys. Acta», 1465, pp. 219-235.
- GAN Y. ET AL. (2005): *Nutritional regulation of ANR1 and other root-expressed MADS-box genes in Arabidopsis thaliana*, «Planta», 222, pp. 730-742.
- GIORGIO V. (2006): *Responses of maize roots to sulphur deprivation. Changes in nitrate uptake and involvement of the PM  $\text{H}^+$ -ATPase*, PhD Thesis, University of Udine.



- GLASS A.D.M. ET AL. (2002): *The regulation of nitrate and ammonium transport system in plants*, «J. Exp. Bot.», 53, pp. 855-864.
- HINSINGER P. (2004): *Rhizosphere: Nutrient Movement and Availability*, in «Enc. Plant Crop Sci.», Goodman R.M. (ed), Marcel Dekker, New York, pp. 1094-1097.
- HODGE A. (2004): *The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients*, «New Phytol.», 162, pp. 9-24.
- KOPRIVOVA A. ET AL. (2000): *Regulation of sulfate assimilation by nitrogen in Arabidopsis*, «Plant Physiol.», 122, pp. 737-746.
- LING H.Q. ET AL. (2005): *Molecular regulation mechanisms of iron uptake in tomato*, in *Plant nutrition for food security, human health and environmental protection*, Li C.J. et al. (eds), Tsinghua University Press, Beijing, China, pp. 92-93.
- LÓPEZ-BUCIO J. ET AL. (2003): *The role of nutrient availability in regulating root architecture*, «Curr. Opin. Plant Biol.», 12, pp. 161-168.
- MARSHNER H. (1995): *Mineral nutrition of higher plants*, 2nd ed., Academic Press, London.
- MARSHNER H., RÖMHELD V. (1994): *Strategies of plants for acquisition of iron*, «Plant Soil», 165, pp. 375-388.
- MONTE R. ET AL. (2005): *Induction of nitrate uptake and PM H<sup>+</sup>-ATPase activity along the root axis of maize seedlings*, in *Plant nutrition for food security, human health and environmental protection*, Li C.J. et al. (eds), Tsinghua University Press, Beijing, China, pp. 220-221.
- MÜLLER M., SCHMIDT W. (2004): *Environmentally induced plasticity of root hair development in Arabidopsis*, «Plant Physiol.», 134, pp. 409-419.
- NARDI S. ET AL. (2002): *Physiological effects of humic substances on higher plants*, «Soil Biol. Biochem.», 34, pp. 1527-1536.
- PINTON R. ET AL. (2006): *Role of Humic Substances as Rhizospheric Signals Affecting Root Growth and Mechanisms of Nutrient Acquisition*, Proc. XIII International Meeting of IHSS, Karlsruhe, Germany, pp. 45-48.
- PINTON R. ET AL. (2001): *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface*, Marcel Dekker, New York.
- SANTI S. ET AL. (2003): *Induction of nitrate uptake in maize roots: expression of a putative high-affinity nitrate transporter and plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase isoforms*, «J. Exp. Bot.», 54, pp. 1851-1864.
- SANTI S. ET AL. (2005): *Two H<sup>+</sup>-ATPase genes are differentially expressed in iron-deficient cucumber plants*, «Plant Physiol. and Biochem.», 43, pp. 287-292.
- SCHMIDT W. ET AL. (2003): *Proton pumping by tomato roots. Effect of Fe deficiency and hormones on the activity and distribution of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in rhizodermal cells*, «Plant Cell Environ.», 26, pp. 361-370.
- STITT M. (1999): *Nitrate regulation of metabolism and growth*, «Curr. Opin. Plant Biol.», 2, pp. 178-186.
- VARANINI Z. (2004): *Root Membrane Activities Relevant to Plant-Soil Interactions*, in «Enc. Plant Crop Sci.», Goodman R.M. (ed), Marcel Dekker, New York, pp. 1110-1113.
- VARANINI Z., PINTON R. (1995): *Humic substances and plant nutrition*, in *Progress in Botany*, vol. 56, Lüttge U. (ed), Springer Verlag, Heidelberg, pp. 97-117.
- VARANINI Z., PINTON R. (2001): *Direct versus indirect effects of soil humic substances on plant growth and nutrition*, in *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*, Pinton R. et al. (eds), Marcel Dekker, New York, pp. 141-157.

- VARANINI Z., PINTON R. (2006): *Plant-Soil Relationship: Role of Humic Substances in Iron Nutrition*, in *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms*, Barton L.L., Abadía J. (eds), Springer Verlag, Heidelberg, pp. 153-168.
- ZHANG H., FORDE B.G. (1999): *An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture*, «Science», 279, pp. 407-409.