

Crecimiento y eficiencia de fósforo de algunas leguminosas cultivadas en arena regada con soluciones nutritivas con fosfatos inorgánicos de hierro y calcio¹

Growth and phosphorus efficiency in leguminous plants grown in sand irrigated with nutrient solutions, and with inorganic iron and calcium phosphates

J. Ascencio² y J. V. Lazo²

Resumen

Algunas especies de plantas tienen la capacidad de producir exudados radicales que contribuyen a liberar el fósforo de enlaces inorgánicos. En este sentido se realizó la presente investigación para evaluar el crecimiento, la variación de pH inducida por las raíces y la eficiencia de uso (EUP) y absorción del P (EAP), durante la fase de crecimiento vegetativo temprano en plantas de caraota, frijol y desmodio, cultivadas en arena bajo condiciones de deficiencia inducida por la baja solubilidad natural de fosfatos de hierro (Fe-P) y calcio (Ca-P). Se sembraron 30 plantas por especie y tratamiento de riego y cada tres días durante la fase de crecimiento exponencial se cosecharon al azar 3 plantas para pesos secos, área foliar y análisis de P-total en el último muestreo. Los resultados indican que estas leguminosas pueden acceder y utilizar con una eficiencia variable el P del Ca-P pero a diferencia del quinchoncho (utilizado como comparador), la capacidad acceder P del Fe-P es muy restringida, lo cual se evidenció en un menor crecimiento de raíces y área foliar que determinaron un menor índice de crecimiento relativo (ICR) de la biomasa total. Las variaciones de pH reflejaron los cambios en la rizósfera como consecuencia de exudados radicales y absorción desigual de iones. Aunque la EUP fue mayor en Fe-P, el frijol tuvo la menor EAP con Ca-P pero la mayor EUP y el desmodio mostró la combinación deseable de elevadas EAP y EUP. El quinchoncho tuvo una EAP similar en presencia de las tres formas de P pero una EUP elevada en Fe-P. La combinación de estrategias de crecimiento

Recibido el 6-7-1999 ● Aceptado el 7-5-2001

1. Proyecto de Investigación financiado por CONICIT S1-2764

2. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola, laboratotio de Metabolismo y Fisiología de Cultivos y Malezas. Maracay, Venezuela.

E-mail: jvlazoariza@hotmail.com

con las de eficiencia de uso y absorción de P podrían ampliar las posibilidades de realizar una selección acertada de genotipos tolerantes a la deficiencia de P en suelos marginales.

Palabras clave: análisis del crecimiento, deficiencia de fósforo, eficiencia de fósforo fosfatos de calcio, fosfatos de hierro, leguminosas.

Abstract

Some plant species have the capacity to produce root exudation that contributes to the liberation of phosphorus in inorganic combinations. Root induced pH variations, growth and phosphorus use and absorption efficiencies (PUE and PAE), were evaluated during early vegetative growth using two cultivated (bean and cowpea) and the wild leguminous species *desmodium*, grown in sand irrigated with P-deficient nutrient solutions prepared with barely soluble P-inorganic sources of iron and calcium bound phosphates (Fe-P and Ca-P). Thirty plants were planted per species and irrigation treatment and 3 plants were randomly sampled every third day during the exponential growing phase to evaluate for dry weight and leaf area determinations and total P concentration at the end of the experimental period. The results indicate that these legumes can access and utilize with varying capacities P from Ca-P, but in comparison with pigeon pea (used as the reference species), the results showed a higher capacity to access P from Ca-P than Fe-P as shown in lower root and leaf area growth reflected in low relative growth rates (RGR) for total biomass. The variation in pH reflect changes in rhizo-spheres as a consequence of exudation of radicals and unequal absorption of ions. Even though PUE was higher with Fe-P, cowpea had the highest value with Ca-P, but wild *desmodium* had the desired combination of both high PUE and PAE. Pigeon pea had a similar PAE with the three forms of P, but a higher PUE with Fe-P. The combination of growth strategies with the efficient use of P absorption could pen up possibilities of realizing a better selection of genotypes that are tolerant to P in marginal soils.

Key words: Calcium-phosphates, growth analysis, iron-phosphates, legumes, phosphorous deficiency, phosphorus efficiency.

Introducción

Durante el ciclo de un cultivo anual, la concentración de fósforo soluble debería renovarse unas 100.000 veces durante la fase de rápido crecimiento y a diferencia con el nitrógeno, los procesos que regulan el ciclo del fósforo (a excepción de la mineralización) son de naturaleza más

bien química. En consecuencia, son especialmente importantes los mecanismos de adsorción y absorción de fósforo en la fase mineral sólida del suelo, en particular en óxidos de hierro y aluminio y en partículas de arcilla, ya que estos regulan la disponibilidad de fósforo en la rizósfera (11).

Las raíces de algunas especies de plantas, tienen la capacidad de producir exudados de muy variada naturaleza química y biológica que contribuyen al proceso de solubilización del fósforo unido al calcio, hierro o aluminio, aumentando la disponibilidad del P que puede ser aprovechado por las plantas para su crecimiento (5); este mecanismo adquiere singular relevancia en suelos ácidos tropicales. Se ha podido demostrar que algunas especies producen compuestos orgánicos específicos que pueden formar complejos químicos estables con estos cationes (quelatos) liberando el P. El caso mejor estudiado es la producción del ácido p-hidroxibencil-tartárico (ácido piscídico) y su derivado p-o-metil por las raíces del quinchoncho (*Cajanus cajan*) (1, 2) cuando crece en suelos ácidos del tipo alfisol donde predomina el fósforo unido al hierro (FeIII-P), pero no en suelos tipo vertisol de pH alcalino donde predomina el fósforo unido al calcio.

En suelos calcáreos, el calcio insolubiliza al P en un enlace inorgánico Ca-P disminuyendo su disponibilidad para el crecimiento de las plantas, pero al igual que el caso del Fe-P, la presencia de ácidos orgánicos de bajo peso molecular como el cítrico, oxalacético, málico y fumárico, en exudados de raíces podría favorecer la formación de complejos químicos o inducir cambios en el pH de la rizósfera, que precipitan el calcio liberando el P (12, 13). Las raíces de especies de plantas que liberan ácidos orgánicos de bajo peso molecular pueden acidificar la rizósfera hasta valores tan bajos de pH como 4,8

contribuyendo así al desbalance de la relación $H_2PO_4-CaH_2PO_4$ a favor del primero. Este podría ser un mecanismo muy importante para la adquisición de P en condiciones de deficiencia en suelos calcáreos, al menos en algunos cultivos de dicotiledóneas, especialmente leguminosas, y a la vez explicaría la tolerancia de algunas especies a ciertos tipos de suelos.

El proceso de absorción de nutrimentos está directamente asociado con algunas características de la morfología radical como la longitud total y la superficie promedio, las cuales determinan en gran parte la eficiencia de las raíces para explorar la masa de suelo en condiciones naturales.

El objetivo general del presente trabajo fue evaluar, el crecimiento, la variación en el pH inducida por las raíces de las plantas y la eficiencia de uso y absorción del P durante la fase de crecimiento vegetativo temprano en condiciones de deficiencia, inducida por la baja solubilidad natural de compuestos inorgánicos de fósforo unido al calcio y al hierro. El trabajo se fundamentó en que algunas especies de plantas tienen la capacidad de producir exudados radicales de naturaleza química que contribuyen a liberar el P de los enlaces inorgánicos Ca-P, Fe-P y Al-P, y que este mecanismo se podría complementar con características del sistema radical asociadas o no con una mayor producción de biomasa y con la eficiencia de uso y absorción de P.

El estudio se realizó bajo condiciones controladas de cobertizo y soluciones nutritivas para reducir el

efecto derivado de la heterogeneidad y complejidad del suelo que podrían enmascarar la respuesta de genotipos potencialmente superiores y en

consecuencia la expresión efectiva de mecanismos asociados con la planta que podrían tener valor adaptativo en condiciones de suelo.

Materiales y métodos

Material Vegetal. Se utilizaron las leguminosas cultivadas caraota (*Phaseolus vulgaris* L. cv Manuare) y frijol (*Vigna unguiculata* L. Walp cv Tuy) y la silvestre conocida como pega-pega o desmodio (*Desmodium tortuosum* Sw. DC). Los ensayos se realizaron en Maracay en un cobertizo tropicalizado con paredes de malla antimosquito y techo de láminas de fibra de vidrio transparente traslúcido. Se utilizó el quinchoncho (*Cajanus cajan* (L.) Millsp como especie comparadora o de referencia ya que su capacidad de utilizar el P del Fe-P ha sido ampliamente estudiada (1, 2).

Para el manejo de las plantas en el cobertizo y evaluación del crecimiento e índices de eficiencia de P, se sembraron las semillas previamente desinfectadas en recipientes individuales de 950 ml, bien drenados en la base, conteniendo arena de río desinfectada con calor y descarboxada con HCl al 2%. Cada recipiente con su planta constituyó una unidad experimental.

A los 6 días después de la siembra (DDS) para caraota y frijol y 28 para el desmodio, se iniciaron riegos interdiarios con 100 ml/planta con las soluciones nutritivas o con agua destilada; los recipientes, colocados sobre bandejas individuales, se lavaron al final de cada semana con abundante agua para eliminar el exceso de sales.

La diferencia entre el inicio de la aplicación del riego con las soluciones nutritivas en las especies cultivadas caraota y frijol y en la silvestre desmodio, se debe a la mayor duración de la fase de establecimiento de la planta en esta última, previa a de la fase de crecimiento exponencial (4). Los tratamientos consistieron en tres tipos de fuentes inorgánicas de fósforo en la solución nutritiva: T0 : KH_2PO_4 T1: FePO_4 T2: $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$

Todas las soluciones se prepararon con sales grado analítico. Sobre la base de ensayos preliminares, se establecieron las condiciones para el manejo de las plantas en el cobertizo y para la preparación de las soluciones nutritivas. Se preparó una solución Hoagland sin fósforo que sirvió como base, adicionándose la fuente de fósforo correspondiente a cada tratamiento: KH_2PO_4 (T0), FePO_4 (T1) y $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ (T2). Las soluciones se aplicaron directamente a las plantas utilizando diluciones apropiadas ajustadas para proporcionar una concentración final de aproximadamente 15 ppm P. La solución de micronutrientes se preparó por separado con o sin hierro (Fe-EDTA) según correspondiera al T0, T1 o T2. Las soluciones nutritivas se calcularon tomándose la precaución de que las cantidades de los diferentes nutrientes estuvieran dentro de rangos similares, para que en el efecto de

análisis de los resultados se considerara como variable la fuente de fósforo (Ca-P, Fe-P o HPO_4), pero no la concentración de nutrimentos en la solución.

Se sembraron 30 plantas por especie y tratamiento, y cada 3 días durante la fase de crecimiento exponencial de cada especie, se muestrearon al azar 3 plantas, para determinaciones de peso seco por órgano, total por planta y área foliar. En el último muestreo se realizaron análisis de fósforo en la parte aérea y raíces.

Crecimiento de las plantas.

Para la evaluación del crecimiento de las plantas en los diferentes tratamientos (fuentes de P en la solución nutritiva), se utilizó el índice de crecimiento relativo como variable fisiológica marcadora o comparadora de la tasa de acumulación del peso seco total (ICR), de raíces (ICRR) y del área foliar (ICRA). Para el cálculo de estos índices se realizó un análisis de crecimiento funcional (15) y el programa desarrollado por Lazo (17), para los datos primarios de peso seco y área foliar para cada edad de las plantas de cada especie y tratamiento. El índice relativo se calculó como la pendiente de la regresión lineal del ln del peso seco (total y de raíces) y el área foliar contra el tiempo en días después de la siembra (DDS). En la realización de los análisis estadísticos se utilizó el programa StatSoft (22).

Variación del pH de la solución inducida por las raíces de las plantas. En la realización de este ensayo se utilizaron dos lotes de plantas. En un primer grupo, las

plantas se cultivaron en los recipientes con arena, regada con las soluciones nutritivas con fósforo Ca-P, Fe-P y 100% soluble (KH_2PO_4), tal como se describió anteriormente y en otro grupo, se cultivaron las plantas con las mismas soluciones nutritivas pero en medio líquido con aireación forzada. Para ello se utilizaron recipientes de plástico de 950 ml pintados de plateado con una sola planta y cinco repeticiones por tratamiento, cambiándose la solución nutritiva cada 3 días a partir del transplante durante 10 días. El pH de la solución de drenaje de los recipientes con arena o de los recipientes con solución nutritiva se midió diariamente con un pH-metro Cole-Parmer.

Distribución del fósforo en la materia seca e índices de deficiencia de fósforo. Las determinaciones de P en la materia seca, se realizaron en el último muestreo correspondiente a la fase vegetativa del ciclo de cada especie, en una muestra compuesta de raíces y parte aérea por separado, tomándose por duplicado 0,1 g de materia seca finamente molida en un molino para muestras vegetales secas marca Wiley (Thomas) con malla 40 mesh.

Para la determinación analítica de fósforo total en la materia seca, previamente digerida con mezcla $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ en un digestor Labconco-25, se utilizó la formación colorimétrica del complejo Fosfomolibdato de amonio. Con los datos de peso seco y concentración del P en la materia seca se calcularon los índices de eficiencia de uso del fósforo (biomasa aérea producida por mg de P en la biomasa

total) y eficiencia de absorción de fósforo (mg de P en la biomasa aérea por unidad de peso seco y de longitud total de

raíces). Los índices de eficiencia se analizaron siguiendo los criterios de Gourley *et al.* (10).

Resultados y discusión

A los fines de definir las condiciones para el manejo de las plantas durante los ensayos, se realizaron montajes preliminares con frijol y quinchoncho, pudiéndose determinar que la utilización de diluciones apropiadas de las soluciones madre de fósforo, forma de aplicación y calendario de riego, eran factores limitantes en la obtención de resultados reproducibles.

En un montaje preliminar, las plantas de frijol mostraron un crecimiento reducido y clorosis generalizada en las hojas y no se observaron diferencias entre los tratamientos ya que las diferencias absolutas en peso seco fueron muy pequeñas y la variabilidad muy grande, lo cual no permitió detectar las posibles diferencias entre el T₀, T₁ y T₂. Como consecuencia de lo anterior, tampoco se observaron diferencias en el ICR de biomasa total y de raíces (ICRR).

Tomando como referencia los resultados anteriores, se procedió a un reajuste de la concentración de elementos en las soluciones nutritivas y a controlar más rigurosamente el pH y el calendario de riegos hasta obtener plantas vigorosas, sin síntomas de deficiencia nutricional (a excepción de las que pudieran ser atribuibles a los tratamientos), y con una dinámica de crecimiento acorde con lo que ha sido observado en ensayos de cobertizo con estas especies.

Los resultados obtenidos permitieron descartar efectos diferentes a los derivados de los tratamientos utilizados en la presente investigación, ya que el manejo del ensayo redujo considerablemente la variabilidad dentro de los tratamientos.

Crecimiento de las plantas.

En la figura 1a se puede observar para frijol la diferencia en acumulación de materia seca total en las plantas de los tratamientos utilizados, la cual al final del período de crecimiento fue T₀>T₂>T₁.

La mayor acumulación de biomasa total en plantas T₂ de frijol en comparación con el T₁, indica una mayor capacidad para utilizar el P del Ca-P (T₂) que del Fe-P (T₁). La capacidad de acumulación de materia seca total, se compaginó con los valores del ICR promedio, obtenidos a partir de la regresión lineal entre el ln del peso seco total y la edad de las plantas, siendo los valores para la fase de crecimiento exponencial iguales a 16,27; 12,67 y 13,68 % para el T₀, T₁ y T₂ respectivamente (cuadro 1).

El índice relativo de expansión del área foliar, medido con el ICRA promedio, calculado a partir de la regresión lineal entre el ln del área foliar y la edad de las plantas (cuadro 2) fue igual en plantas de frijol del T₁ y del T₂ (10%) y menor que para el T₀ (13.91 %); sin embargo, la tasa relativa promedio de producción de materia seca

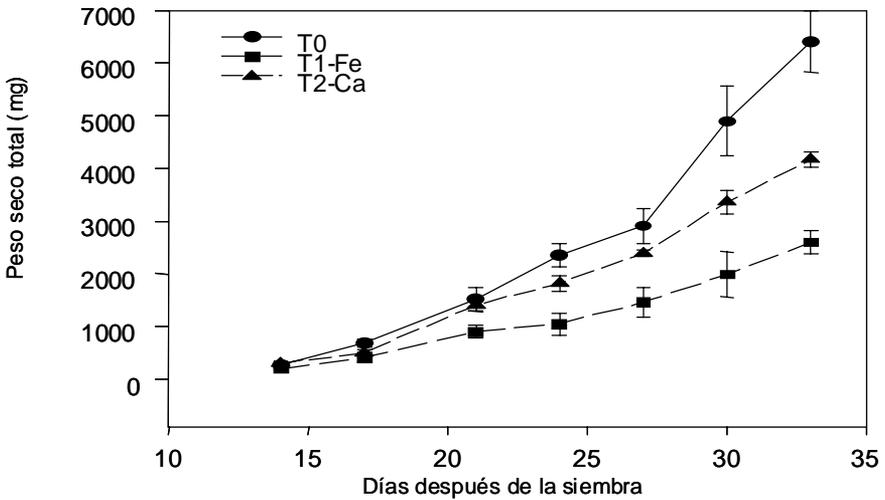


Figura 1a. Acumulación de biomasa total (raíces + vástago) en plantas de *Vigna unguiculata* regadas con soluciones nutritivas con fosfato de potasio (T0), fosfato de hierro (T1) y fosfato de calcio (T2)

Cuadro 1. Valores del índice de crecimiento relativo (ICR) para la biomasa total durante la fase exponencial de crecimiento. Las plantas fueron regadas con soluciones nutritivas con P (inorgánico) 100% soluble (KH_2PO_4) e insoluble unido al Fe (Fe-P) y al calcio (Ca-P).

	T0 (PO_4)=		T1 (Fe-P)		T2 (Ca-P)	
	ICR (%)	R ²	ICR (%)	R ²	ICR (%)	R ²
Frijol						
<i>Vigna unguiculata</i>	16,27	0,98	12,67	0,98	13,68	0,98
Caraota						
<i>Phaseolus vulgaris</i>	15,08	0,97	9,45	0,99	15,09	0,97
Pega-Pega						
<i>Desmodium tortuosum</i>	16,75	0,98	12,00	0,99	15,65	0,97

Los valores de ICR se obtuvieron de la regresión lineal entre el peso seco total (ln PST) y la edad de las plantas.

R² = Coeficiente de determinación de la función ajustada

Cuadro 2. Valores del índice de crecimiento relativo del área foliar (ICRA) durante la fase exponencial de crecimiento. Las plantas fueron regadas con soluciones nutritivas con P (inorgánico) 100% soluble (KH_2P_0_4) e insoluble unido al Fe (Fe-P) y al calcio (Ca-P).

	T0 (P_0_4)=		T1 (Fe-P)		T2 (Ca-P)	
	ICRA (%)	R ²	ICRA (%)	R ²	ICRA (%)	R ²
Frijol						
<i>Vigna unguiculata</i>	13,91	0,96	10,10	0,96	10,00	0,95
Caraota						
<i>Phaseolus vulgaris</i>	14,55	0,99	7,75	0,86	12,26	0,98
Pega-Pega						
<i>Desmodium tortuosum</i>	12,90	0,95	11,05	0,98	12,00	0,96

Los valores de ICRA se obtuvieron de la regresión lineal entre el área foliar (ln AFT) y la edad de las plantas.

R² = Coeficiente de determinación de la función ajustada

de raíces (ICRR) fue T0>T2>T1 con valores de 15,91; 13,18 y 11,68 % respectivamente (cuadro 3), y esta tendencia es similar a la del ICR total.

La respuesta de las plantas de caraota fue similar a la del frijol. La

acumulación de peso seco total, la cual se puede observar en la figura. 1b, fue mayor para el T0 seguido por el T2 y por el T1, lo cual sugiere una mayor capacidad de las plantas de caraota para utilizar el P del Ca-P (T2) que del

Cuadro 3. Valores del índice de crecimiento relativo de biomasa de raíces (ICRR) durante la fase exponencial de crecimiento. Las plantas fueron regadas con soluciones nutritivas con P (inorgánico) 100% soluble (KH_2P_0_4) e insoluble unido al Fe (Fe-P) y al calcio (Ca-P).

	T0 (P_0_4)=		T1 (Fe-P)		T2 (Ca-P)	
	ICRR (%)	R ²	ICRR (%)	R ²	ICRR (%)	R ²
Frijol						
<i>Vigna unguiculata</i>	15,91	0,97	11,68	0,98	13,18	0,98
Caraota						
<i>Phaseolus vulgaris</i>	14,76	0,97	9,93	0,98	13,00	0,96
Pega-Pega						
<i>Desmodium tortuosum</i>	16,80	0,97	10,50	0,97	17,30	0,96

Los valores de ICRR se obtuvieron de la regresión lineal entre el peso seco de raíces (ln PSr) y la edad de las plantas.

R² = Coeficiente de determinación de la función ajustada

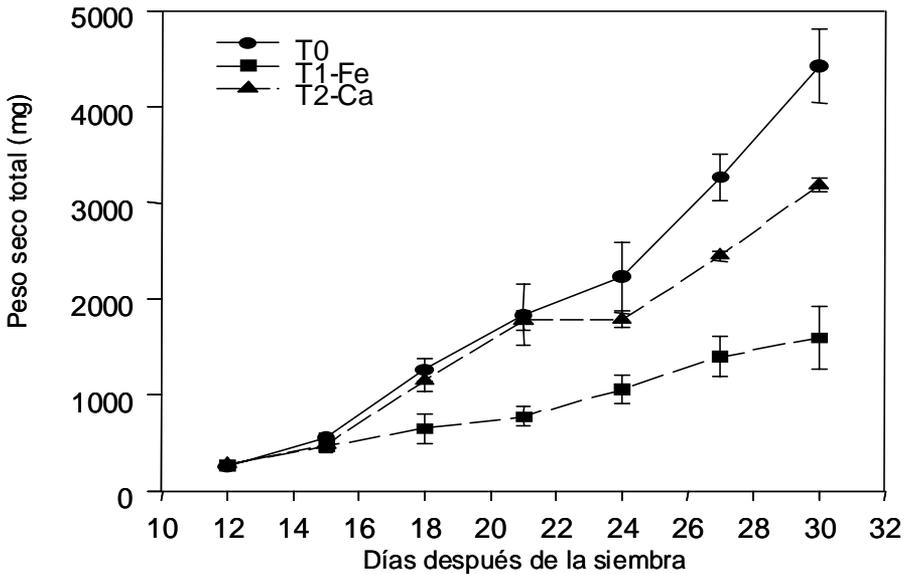


Figura 1b. Acumulación de biomasa total (raíces + vástago) en plantas de *Phaseolus vulgaris* regadas con soluciones nutritivas con fosfato de potasio (T0), fosfato de hierro (T1) y fosfato de calcio (T2)

Fe-P (T1). Los valores del ICR (cuadro 1) fueron muy similares en las plantas del T0 y del T2 (15%) y mucho menores para las plantas del T1 (9,45%). Para los valores del ICRR (cuadro 3) se observó la misma tendencia que para el frijol: T0>T2>T1, con valores de 14,76; 12,9 y 9,93 % respectivamente. La disminución en la tasa de expansión foliar fue muy marcada en el T1 donde se presentó el menor valor de ICRA obtenido para estas especies (7,75%, cuadro 2). La tendencia fue diferente a la del frijol.

La leguminosa silvestre desmodio o pega-pega, también mostró una mayor capacidad de utilizar el P del Ca-P (T2) que del Fe-P (T1) tal como puede observarse en la mayor acumulación de biomasa total con la edad (figura 1c). Por otra parte el ICR

fue muy similar para el T0 y el T2 (16,75 y 15,65% respectivamente, cuadro 1) y menor para el T1 (12%). Esto, al igual que para las otras dos especies, fue un reflejo de la mayor tasa de crecimiento de raíces (cuadro 3), mayor para el T0 y T2 (16,8 y 17,3%) y menor para T1 (10,5%), ya que la tasa de expansión foliar (ICRA) fue bastante similar en los tres tratamientos (12,9; 11,05 y 12,0 % para el T0, T1 y T2 respectivamente, cuadro 2). La respuesta del desmodio es más similar a la caraota que al frijol.

Resumiendo la información de los cuadros 1, 2 y 3 para los índices de crecimiento relativos promedio durante la fase vegetativa de las tres especies (ICR, ICRR e ICRA) se puede indicar que la menor tasa de crecimiento en

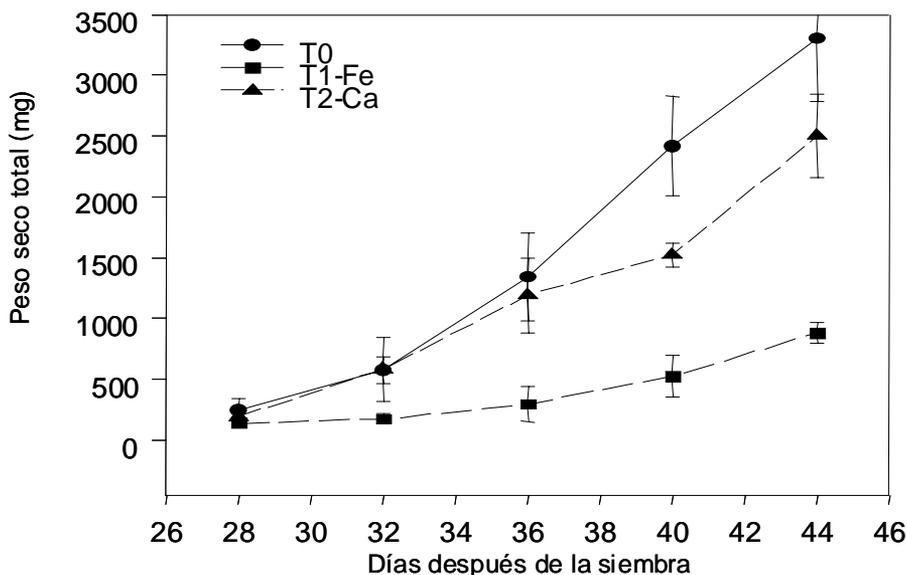


Figura 1c. Acumulación de biomasa total (raíces + vástago) en plantas de *Desmodium tortuosum* regadas con soluciones nutritivas con fosfato de potasio (T0), fosfato de hierro (T1) y fosfato de calcio (T2)

términos de acumulación de biomasa total (ICR) la tuvieron las plantas de caraota cuando se regaron con solución nutritiva con fósforo en Fe-P I(T1), lo cual se reflejó en un ICR de 9,45%, producto de una menor expansión foliar (ICRA) en caraota que en frijol y desmodio. Esta menor expansión foliar afecta directamente la acumulación total de materia seca derivada del proceso de fotosíntesis, lo cual se traduce en un menor crecimiento de la planta. También se pudo apreciar una menor tasa de crecimiento de la raíz (ICRR) en esas plantas.

Estos resultados permiten sugerir en una primera aproximación, que la capacidad de utilizar el P del Fe-P o del Ca-P, medida a través de respuestas de crecimiento, es diferente en frijol,

carota y desmodio y que en las tres especies de plantas se produjo un mayor crecimiento cuando fueron regadas con la solución nutritiva con (Ca-P) que con (Fe-P). Esto podría ser el reflejo del mecanismo de liberación de ácidos orgánicos y/o protones desde las raíces a la rizósfera, que favorecen la utilización del P del Ca-P por acidificación de la rizósfera y/o quelación del calcio liberando el Pi a través de la precipitación del Ca.

Dado que la capacidad de acidificación de la rizósfera mediante la excreción de protones y ácidos orgánicos de bajo peso molecular desde el citoplasma al apoplasto, tiene importantes implicaciones agro-nómicas pudiéndose obtener en la rizósfera valores de hasta tres unidades de pH por debajo

de la masa de suelo adyacente, se estudiaron en este trabajo las variaciones en el pH de las soluciones T₀, T₁ y T₂ por efecto de las raíces de plantas de caraota y frijol en soluciones nutritivas en medio líquido con aireación forzada y en arena. Las soluciones nutritivas T₀, T₁ y T₂ se cambiaron cada tres días y el pH se midió cada día durante 15 días. Se utilizó como control un recipiente sin planta en cada tratamiento. La variación en el pH de la solución nutritiva de drenaje de los recipientes con arena y en soluciones nutritivas aireadas se puede observar en el cuadro 4.

Los resultados de los ensayos de variación del pH en los recipientes sin la planta demostraron una tendencia a la alcalinización con las soluciones T₁ y T₂; estas variaciones se originan de las reacciones químicas de disociación, complejación y preci-pitación que ocurren en la solución, lo cual de acuerdo a De Rijck y Schrevens (7) es una demostración de que el pH es una propiedad inherente a la composición de la solución nutritiva, determinada por la concentración inicial de ácidos y bases. Estos mismos autores compararon el pH de 12 soluciones nutritivas standard encontrando un rango de variación entre 4,2 y 5,3 de acuerdo a la cantidad de iones H₂PO₄ y NH₄ presentes en solución, y al pH del agua utilizada. En el presente trabajo el pH de las soluciones T₀, T₁ y T₂ fue de 6,63; 6,63 y 5,0 respectivamente. Por la anterior la variación en el pH de la solución nutritiva "per se" no puede ser ignorada en estudios de este tipo.

El efecto de las raíces de las plantas sobre el pH de las soluciones nutritivas se manifestó más en la

mayor acidificación cuando se utilizó el cultivo en medio líquido que con la arena, tanto en caraota como en frijol, aunque la tendencia general fue de acidificación al principio y alcalinización hacia el final del experimento. La acidificación fue mayor en el T₂ (Ca-P) que en el T₁ (Fe-P) y mayor con el frijol que con caraota (cuadro 4).

Los cambios en el pH de la solución inducidos por las raíces de las plantas, están relacionados fundamentalmente con dos procesos: 1) excreción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular con el exudado radical y 2) absorción diferencial de aniones y cationes por la raíz. Ambos mecanismos están asociados con la respuesta a la deficiencia de P que pudiera conducir a diferentes rangos de tolerancia en diferentes especies (6, 18, 21). El primer aspecto es de gran importancia para considerar el mecanismo que prevalece en una especie para acidificar la rizósfera, ya que en el caso de las leguminosas existen evidencias de la elevada exudación de ácidos orgánicos por las raíces en condiciones de deficiencia de fósforo (19). De acuerdo a Ohwaki e Hirata (20) el total de ácidos exudados por raíces de garbanzo por ejemplo, puede alcanzar valores tan altos como 66,5 nanomol por gramo de peso fresco de raíces durante 12 horas, siendo el ácido más abundante el cítrico que constituye más del 50% del total.

Las diferencias encontradas en este trabajo fueron a nivel del genotipo, ya que las plantas se cultivaron en arena regada y soluciones nutritivas, obviándose por lo tanto las complicaciones derivadas del factor suelo. Es importante recalcar que el P

Cuadro 4. Variación del pH en la solución de drenaje de las plantas en recipientes con arena regada con T0, T1 y T2. Las mediciones se realizaron 24 horas después de aplicar la solución nutritiva y después de haber regado con agua. C = Recipiente control sin la planta.

DDS	T0	Variaciones de pH				
		C ₀	T1	C ₁	T2	C ₂
<i>Vigna unguiculata</i>						
11	5,48 ± 0,23	5,85	5,89 ± 0,08	6,10	5,86 ± 0,15	6,00
16	7,09 ± 0,12	7,46	7,12 ± 0,07	7,37	6,58 ± 0,14	6,87
20	7,81 ± 0,19	6,53	7,80 ± 0,10	8,12	7,28 ± 0,13	7,52
<i>Phaseolus vulgaris</i>						
11	5,48 ± 0,05	5,85	5,99 ± 0,12	6,10	5,86 ± 0,15	6,00
16	6,63 ± 0,22	7,46	7,19 ± 0,07	7,22	6,58 ± 0,14	6,87
20	7,09 ± 0,21	6,75	7,36 ± 0,11	7,60	7,28 ± 0,13	7,52
<i>Desmodium tortuosum</i>						
30	7,88 ± 0,05	5,85	8,12 ± 0,07	6,10	8,05 ± 0,07	6,00
36	8,70 ± 0,39	7,46	8,08 ± 0,02	7,22	8,86 ± 0,19	6,87

DDS: días después de la siembra. T0: fosfato de potasio , T1: fosfato de hierro y T2: fosfato de calcio

que se encuentra disponible para ser absorbido es el que se encuentra muy cerca de las raíces, dentro de los límites de la rizósfera, y a los fines de procesos de absorción se encuentra fuera de la zona de interacción con factores propios de la masa circundante de sustrato (o de suelo), los cuales afectan la dinámica de suministro del P y no los mecanismos de absorción y de acceso al P por las raíces de las plantas (16) . Inclusive la medición del pH de la solución de drenaje de los recipientes con arena o de la solución nutritiva líquida podría ser de 2 a 3 unidades superior al pH real en la rizósfera.

A pesar de las complicaciones que podrían derivarse de la poca solubilidad de las sales inorgánicas de fósforo utilizadas en la preparación de las soluciones T1 y T2, la validez de las respuestas de crecimiento encontradas en este trabajo con plantas de frijol, caraota y desmodio, se fundamenta en el hecho de que la respuesta del quinchoncho, utilizado como referencia para el seguimiento de los resultados fue la esperada. En efecto, el crecimiento de las plantas durante la fase exponencial y bajo las mismas condiciones experimentales, fue similar cuando las plantas se regaron con

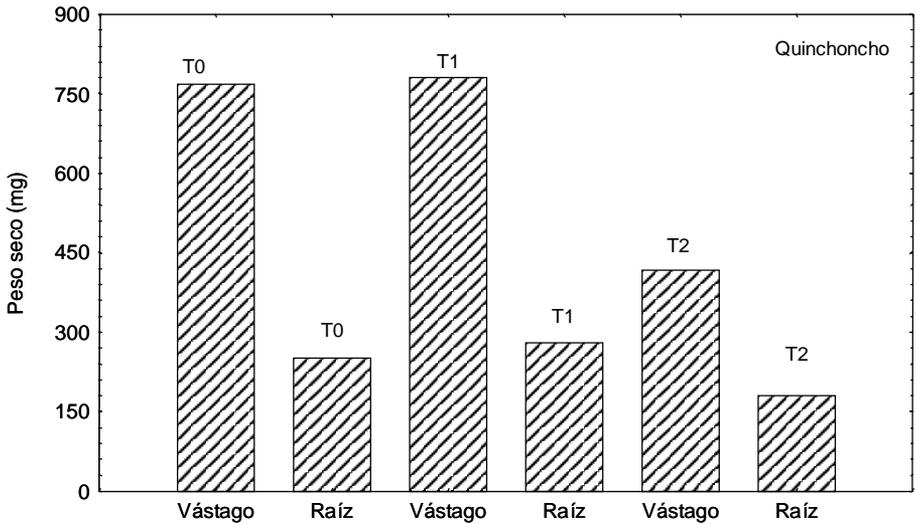


Figura 2. Distribución de la materia seca en plantas de quinchoncho de 35 días de edad regadas con fosfatos de potasio (T0), hierro (T1) y calcio (T2).

las soluciones T0 (HPO_4) y T1 (Fe-P) y menor para el T2 (Ca-P) como se puede observar en la figura 2, concordando con la capacidad de esta especie para utilizar el P del Fe-P eficientemente, lo cual ha sido demostrado por otros investigadores y en trabajos realizados en nuestro laboratorio (1, 2, 3). La mayor eficiencia de absorción del P del Fe-P en esta planta se debe a la quelación del Fe por el ácido piscídico producido por las raíces y liberado a la rizósfera aumentando la proporción del Pi libre para ser absorbido por las plantas.

Distribución del fósforo en la materia seca y eficiencia de uso y de absorción de fósforo. El efecto de los riegos con las soluciones nutritivas con Fe-P (T1) y Ca-P (T2) en comparación con la solución preparada con fósforo inorgánico 100% soluble

(T0), fue más evidente en la reducción del crecimiento del vástago que de las raíces en términos de acumulación de biomasa, con porcentajes de reducción con respecto al T0 de 77.2, 67.5 y 79.5 para el T1 de caraota, frijol y desmodio respectivamente y de 32.0, 42.2 y 30.7 para el T2. Los porcentajes de reducción de biomasa de raíces fueron 38.2, 49.5 y 61.8 para el T1 de caraota, frijol y desmodio y 9.3, 19.9 y 3.5, para el T2. En la especie silvestre desmodio se observó una reducción drástica en la biomasa de raíces de las plantas regadas con solución con fosfato de hierro (61.8%).

En la figura 3 (a, b, c y d) se observa la distribución del fósforo en la materia seca de la parte aérea (vástago) y las raíces de las plantas regadas con soluciones nutritivas T0, Ca-P (T2) y Fe-P (T1). En la evaluación

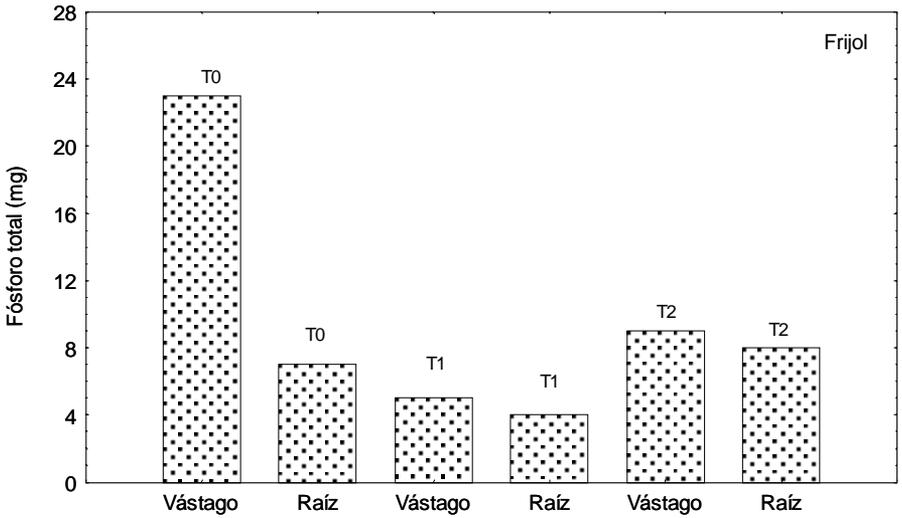


Figura 3a. Acumulación de fósforo total en plantas de frijol de 33 días de edad regadas con fosfatos de potasio (T0), hierro (T1) y calcio (T2).

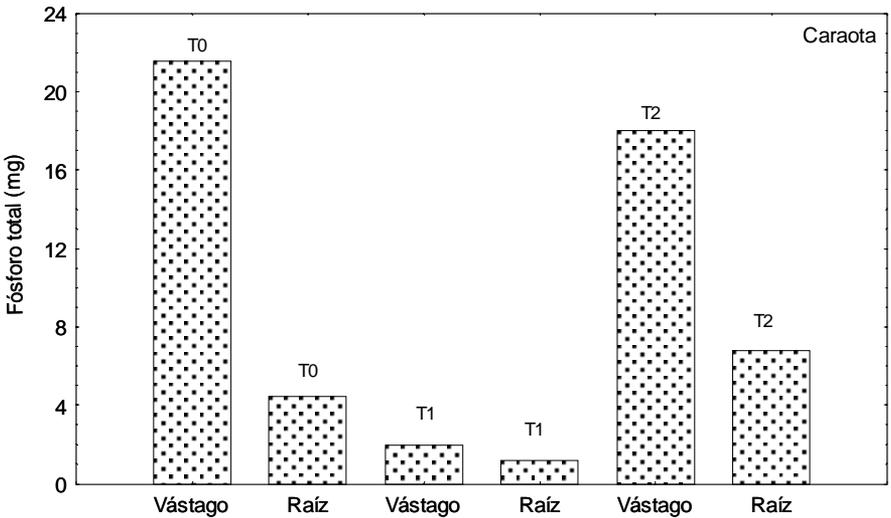


Figura 3b. Acumulación de fósforo total en plantas de caraota de 30 días de edad regadas con fosfatos de potasio (T0), hierro (T1) y calcio (T2).

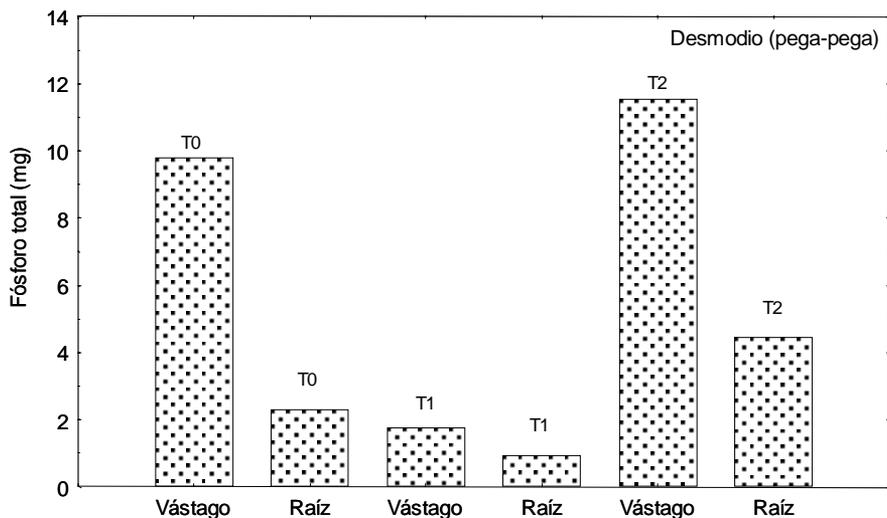


Figura 3c. Acumulación de fósforo total en plantas de desmodio de 44 días de edad regadas con fosfatos de potasio (T0), hierro (T1) y calcio (T2).

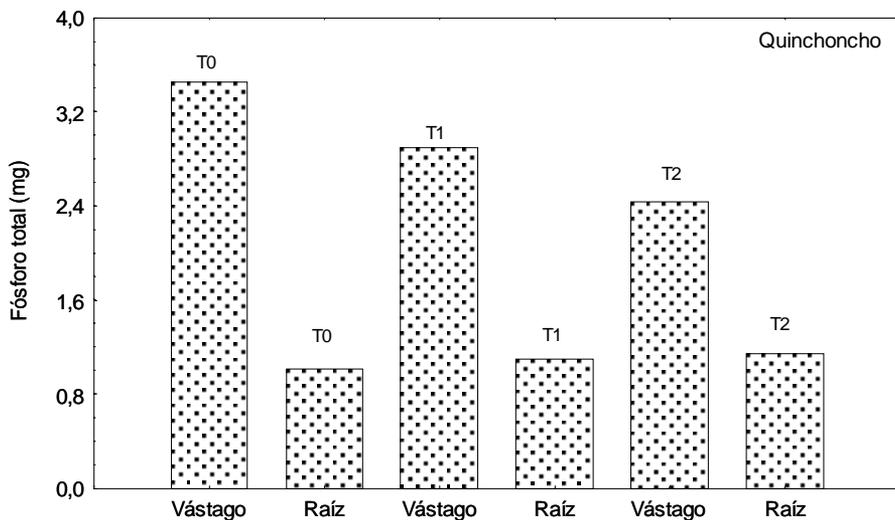


Figura 3d. Acumulación de P total en plantas de Quinchoncho de 35 días de edad, regadas con fosfatos de potasio (T0), hierro (T1) y calcio (T2)

de estos resultados hay que tener en cuenta no solo la capacidad de las raíces de acceder al fósforo del Ca-P o del Fe-P sino también su movilización dentro de la planta, desde las raíces hacia la parte aérea lo cual se ocasiona en parte por la presión de crecimiento. Esto también incide sobre el crecimiento diferencial de raíces y el vástago, al no producirse un flujo de asimilados adecuado desde el vástago hacia las raíces; en efecto se origina una “descompensación” debido a deficiencia del P en la planta por lo que se reduce el crecimiento, y en la medida en que una especie tenga mayor capacidad de acceder al fósforo (solubilizado en forma de P_i), la deficiencia interna de P será menor y el crecimiento mayor.

Se ha podido demostrar que la eficiencia de uso de fósforo, definida como la cantidad en peso de materia seca total producida por unidad de P absorbido por las raíces, varía significativamente entre genotipos de arroz y que desde un punto de vista práctico, aquellos altamente productivos en condiciones de poco fósforo y que respondan a prácticas de fertilización, serían los más deseables (9).

En la interpretación de los valores de eficiencia de P para la evaluación de especies de plantas con fines de diagnóstico o recomendación, hay que tomar en cuenta que la eficiencia es un concepto complejo y depende en gran medida de la base de su expresión. Dado que la absorción de P por las raíces se explica mejor tomando como referencia la longitud total y no el peso seco de las raíces, que es una variable explicativa débil del proceso de absorción de

nutrimentos por las raíces, cuando la deficiencia interna del P en la planta produce una disminución en la longitud de las raíces, se podría observar un aumento en la eficiencia de absorción.

La Eficiencia de Uso de Fósforo (EUP) expresada como la biomasa acumulada en el vástago por mg de fósforo en la biomasa total (raíces + parte aérea) que se muestra en el cuadro 5, indica que en caraota, frijol y quinchoncho la EUP fue menor cuando las plantas se regaron con soluciones nutritivas con Ca-P y mayor con Fe-P. Estos resultados se complementan y se explican con los del cuadro 6 donde se registra la Eficiencia de Absorción de Fósforo (EAP) como los mg de P movilizados a la parte aérea por unidad de peso seco (cuadro 6) y de longitud total de raíces como consecuencia de una menor longitud total de las raíces en condiciones de deficiencia de P, la EAP aumentó en el T1 (quinchoncho, frijol y desmodio) y en el T2 (las cuatro especies) por unidad de longitud radical (cuadro 6), en comparación con la eficiencia observada en base al peso seco radical (cuadro 6).

Por lo anterior la mayor eficiencia de absorción en condiciones de deficiencia no necesariamente se correlaciona con una mayor acumulación de biomasa total y rendimiento. En efecto ya se ha demostrado que la combinación de una elevada eficiencia de absorción de P por unidad de longitud de raíces asociada a un conjunto o masa de raíces de gran longitud, o más precisamente una elevada longitud radical específica, es una característica poco común al menos en especies cultivadas (8, 21).

Cuadro 5. Eficiencia de uso de fósforo (EUP) en las leguminosas quinchoncho, frijol, caraota y pega-pega crecidas bajo condiciones de cobertizo en recipientes con arena regada con soluciones nutritivas con fuentes de fósforo inorgánico 100% soluble (KH_2PO_4) e insoluble unido al Fe (Fe-P) y al calcio (Ca-P). La eficiencia de uso se calculó como los mg de biomasa en la parte aérea producidos por mg de fósforo total en la planta (PA + R) para el último muestreo en la fase de crecimiento exponencial de cada especie.

	DDS	T0 (KH_2PO_4) Peso Seco	T1 (Fe-P) PA / mg P (PA + R)	T2 (Ca-P) PA / mg P (PA + R)
Quinchoncho				
<i>Cajanus cajan</i>	35	172,42	192,34	117,41
Frijol				
<i>Vigna unguiculata</i>	33	157,46	203,71	164,16
Caraota				
<i>Phaseolus vulgaris</i>	30	131,27	303,44	92,25
Pega-Pega				
<i>Desmodium tortuosum</i>	44	221,45	236,66	118,44

DDS: días después de la siembra.

En un estudio con cultivares de trigo se demostró que en contraste con los cultivares tradicionales, el más reciente cv Cosir tuvo un mayor rendimiento en grano en condiciones de deficiencia de P como consecuencia de una mayor eficiencia en la utilización de los asimilados movilizados desde la parte aérea hacia las raíces, lo que permitió la expresión

de características morfológicas de la raíces determinantes para la adquisición de P del suelo, como una elevada longitud radical específica, raíces muy delgadas y pelos radicales largos (14). Sin embargo, debe tomarse en cuenta que la capacidad de distribución de asimilados preferencialmente hacia las raíces se encuentra bajo control genético.

Cuadro 6. Eficiencia de absorción de fósforo (EAP) en las leguminosas quinchoncho, *Cajanus cajan*, frijol, *Vigna unguiculata*, caraota, *Phaseolus vulgaris* y pega-pega, *Desmodium tortuosum*, crecidas bajo condiciones de cobertizo en recipientes con arena regada con soluciones nutritivas con fuentes de fósforo inorgánico 100% soluble (KH_2PO_4) e insoluble unido al Fe (Fe-P) y al calcio (Ca-P). La eficiencia de uso se calculó a) como los mg de P en la parte aérea por gramo de peso seco de raíces y b) por unidad de longitud total de raíces (m) para el último muestreo en la fase crecimiento exponencial de cada especie.

	DDS	Eficiencia de Uso	T0 (KH_2PO_4)	T1 (Fe-P)	T2 (Ca-P)
Quinchoncho	35	mg P PA / g PS raíces	13,74	10,32	13,44
		mg P PA / m L raíces x 100	16,80	25,20	18,90
Frijol	33	mg P PA / g PS raíces	14,01	5,71	6,50
		mg P PA / m L raíces x 100	30,90	41,30	10,40
Caraota	30	mg P PA / g PS raíces	21,18	3,15	19,55
		mg P PA / m L raíces x 100	34,00	6,00	27,70
Pega-Pega	44	mg P PA / g PS raíces	15,49	7,34	18,91
		mg P PA / m L raíces x 100	44,90	12,40	40,60

DDS: días después de la siembra.

Conclusiones

En base a los resultados obtenidos en este trabajo se podría concluir lo siguiente:

Las leguminosas caraota, frijol y desmodio pueden utilizar con una eficiencia variable el P del Ca-P, pero a diferencia del quinchoncho, la capacidad de acceder P del Fe-P es muy reducida dado el menor crecimiento de las plantas cuando se compara con el T0 (HPO₄) y el T2 (Ca-P).

Las variaciones observadas en el pH de las soluciones nutritivas reflejan el efecto de las raíces de las plantas sobre la composición iónica de la solución por acidificación, como resultado de la excreción de compuestos por las raíces y absorción desigual de aniones y cationes. No es posible a partir de la metodología utilizada en el presente trabajo, distinguir entre estos efectos.

El quinchoncho tiene una eficiencia de absorción de fósforo (EAP) similar en presencia de las tres formas de P inorgánico, pero es mucho más

eficiente la utilización del P del Fe-P como lo demuestra el valor de la EUP por metro de longitud total de raíces y biomasa radical.

El frijol tuvo la menor EAP del Ca-P entre las cuatro especies, pero la mayor EUP. Esta podría ser una de las combinaciones deseables en condiciones de suelos marginales.

La leguminosa silvestre desmodio o pega-pega mostró una de las combinaciones más deseables como estrategia de utilización de P de fuentes inorgánicas poco o lentamente solubles: elevada EAP y de EUP pero un escaso crecimiento de raíces en términos de biomasa cuando las plantas se regaron con Fe-P.

La combinación de las estrategias fisiológicas estudiadas en este trabajo con las de eficiencia de absorción y utilización de fósforo podrían ampliar las posibilidades de realizar una selección acertada de especies y genotipos tolerantes a la deficiencia de P en suelos marginales.

Literatura citada

1. Ae, N., J. Arihara, K. Okada, T. Yoshihara y C. Johansen. 1990. Phosphorus uptake by pigeonpea and its role in cropping systems of the indian subcontinent. *Science* 248:477-480.
2. Ae, N., J. Arihara y K. Okada. 1991. Phosphorus uptake mechanisms of pigeonpea grown in alfisols and vertisols. p. 91-98. En: Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics. ICRISAT, India.
3. Ascencio J, y E.I. Medina. 1997. Root morphology and phosphorus efficiency in three pigeonpea genotypes grown in low-phosphorus soils. p. 385-388. En: Flores, H., J.P. Lynch and D. Eissenstat (Eds.). *Radical Biology: Advances and perspectives on the function of plant roots*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
4. Ascencio, J. y J.V. Lazo. 1997. Growth evaluation during the vegetative phase of dicotyledonous weeds and under phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr.* 20:27-45.
5. Bar-Yosef B. 1996. Root excretions and their environmental effects: influence on availability of phosphorus. p. 581-605. En: Y. Waisel, A. Eshel, y U. Kafkafi (Eds.): *Plant Roots: The Hid-*

- den Half. 2da., Marcel Dekker, Nueva York.
6. Coltman R., G. Gerloff y W. Gabelman. 1985. Differential tolerance of tomato strains to maintained and deficient levels of phosphorus. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110:140-144.
 7. De Rijck G. y E. Schrevens. 1998. Comparison of the mineral composition of twelve standard nutrient solutions. *J. Plant Nutr.* 21:2115-2125.
 8. Fohse, D., N. Y. Claassen y A. Jungk. 1988. Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant Soil* 110:101-109
 9. Frageria N. y V. Badigar. 1997. Upland rice genotypes evaluation for phosphorus use efficiency. *J. Plant Nutr.* 20:499-509.
 10. Gourley C.J.P., D.L. Allan y M.P. Russelle. 1993. Defining phosphorus efficiency in plants. p 363-366. En: N.J. Barrow (Ed.): *Plant Nutrition: From Genetic engineering to Field Practice*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
 11. Hekstra, A. 1996. Sustainable nutrient management in agriculture. ECOSCRIP-57 Foundation for Ecodevelopment, Amsterdam. 43 p.
 12. Hoffland, E. 1992. Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization of rock phosphate by rape. *Plant Soil* 140:279-289
 13. Hoffland, E, R.G. Findenegg y J. Nelemans. 1989. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant Soil* 113:161-165
 14. Horst, W.J., M. Abdou y F. Wiesler. 1993. Genotypic differences in phosphorus efficiency of wheat p. 367-370. En: N.J. Barrow (Ed.). *Plant Nutrition-from genetic to field practice*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
 15. Hunt R. 1982. *Plant Growth Curves: The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. University Park, Baltimore. 248 p.
 16. Junk, A., B. Seeling y J. Gerke. 1993. Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere. p. 95-98. En: N.J. Barrow (Ed.) *Plant nutrition-from genetic engineering to field practice*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
 17. Lazo, J.V. 1994. Evaluación de la interferencia maleza-cultivo mediante series de reemplazo y análisis de crecimiento funcional entre *Amaranthus dubius* Mart *Euphorbia heterophylla* L con *Phaseolus vulgaris* L y *Gossypium hirsutum* L. Trabajo de ascenso a la categoría de Profesor Asociado. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Departamento de Botánica Agrícola. Maracay. 303 p.
 18. Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Cap. 16: Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions. Academic Press. 2da. San Diego. p. 596-680.
 19. Otani, T., N. A. y H. Tanaka. 1996. Phosphorus (P) uptake mechanisms of crops grown in soils with low P status. II. Significance of organic acids in root exudates of pigeonpea. *Soil Sci. Plant Nutr.* 42:553-560.
 20. Ohwaki, J. y H. Hirata 1992 Differences in carboxylic acid exudation among P-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid levels in roots. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 38:235-243.
 21. Rao, I. M., V. Borrero, M. A. Ayarza y R. García 1993. Adaptation of tropical forage species to acid soils: the influence of varying phosphorus supply and soil type on phosphorus uptake and use. En: N.J. Barrow (Ed.) *Plant Nutrition-from genetic to field practice*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. P 345-348.
 22. Statsoft 1996. *Statistica & Statistica Enterprise Systems*. Version 5.0. Tulsa, Oklahoma.