

ADAPTACION DE PLANTAS A TOXICIDADES DE ALUMINIO

Y MANGANESO EN SUELOS ACIDOS^{1/}

José G. Salinas^{2/}

^{1/} Trabajo a presentarse en el Curso de Fertilidad de Suelos, Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Bogotá, Junio 1.1979.

^{2/} Ph.D. Especialista en Suelos, CIAT.

ADAPTACION DE PLANTAS A TOXICIDADES DE AL Y MN

EN SUELOS ACIDOS

José G. Salinas

1. INTRODUCCION.-

Aproximadamente el 60% de la superficie de América Tropical está cubierta de Oxisoles y Ultisoles siendo de esta manera el bloque más extenso de tierra potencialmente arable. La extensión de esta área así como también su favorable localización y topografía constituyen un potencial para la utilización agrícola intensiva. (Kellogg y Orvedal, 1969).

A pesar de su favorable topografía y clima para la producción intensiva de cultivos y el mejoramiento logístico y social, el desarrollo agrícola en estas áreas ha estado limitado. El principal obstáculo para la producción agrícola es la baja fertilidad natural del suelo, la cual es inadecuada para sistemas de manejo primitivo y tradicional así como también para una tecnología directamente transferida de E.E.U.U. y Europa. La gran mayoría de los suelos del trópico americano presenta un "complejo de infertilidad", el cual identifica una deficiencia general de varios macro y micro elementos, alta acidez, toxicidades de Al y/o Mn, y alta retención de P.

La toxicidad de Al es uno de los prominentes factores que limita el desarrollo agrícola en la mayoría de estos suelos. Altos niveles de saturación de Al reducen el crecimiento radicular y afectan severamente el rendimiento de los cultivos. (Gonzalez, 1976). Además del Al, el Mn constituye también otro factor limitante de la condición ácida de estos suelos.

Otra importante limitación es que el suministro natural de P disponible es generalmente bastante bajo y relativamente altas cantidades de fertili-

zantes fosforado son requeridas para obtener rendimientos adecuados (Kamprath, 1977). Este último aspecto es relativo a la gran capacidad de retención de P por parte de estos suelos, lo que causa serias limitaciones agronómicas y económicas debido a los altos costos de fertilizantes fosforados.

Durante los últimos años, se ha realizado en estos suelos una considerable investigación basada principalmente en el concepto de modificar el suelo para el desarrollo de las plantas (Soares et al., 1975; Gonzalez, 1976; CPAC, 1976; Yost, 1977). De aquí, la principal estrategia usada para anular los efectos limitantes del complejo ácido infertil del suelo ha sido fertilizar y encalar a niveles "óptimos" y tomar ventaja de sus efectos residuales. Además, variedades comerciales han sido seleccionadas para altos rendimientos, resistencia a plagas y enfermedades con poca atención a las propiedades del suelo, debido a que el trabajo de mejoramiento y selección ha sido llevado a cabo bajo condiciones óptimas del suelo.

Una alternativa para la producción agrícola en estas extensas áreas de suelos ácidos es adaptar la planta a las limitaciones específicas de fertilidad del suelo. (Spain et al., 1975; Salinas, 1978). Muy poco se ha hecho en tratar de seleccionar especies y variedades "in situ" considerando las condiciones adversas de suelo-planta, las cuales constituyen el factor más limitante para la producción agrícola en la América Tropical. El caso es que recién, durante los últimos años tanto fitomejoradores, fisiólogos como especialistas en suelos, han reconocido la existencia de diferencias entre especies y variedades para tolerar condiciones adversas del suelo (Foy, 1974, 1976; Clark, 1975; Spain et al., 1975; Lorenagan y Asher, 1967; Spain, 1977; Rhue y Grogan, 1977; Salinas, 1978). Las tolerancias más importantes en especies y variedades cultivadas en suelos

ácidos son referidas a sequía, toxicidades de Al y/o Mn, y bajos niveles de P disponible. Consecuentemente, un mejor entendimiento sobre la tolerancia de especies y variedades a tales condiciones adversas del suelo, que son típicas de extensas áreas de América Tropical, puede proporcionar un significativo aporte al adaptar plantas en estas áreas, lo cual puede determinar una menor inversión en fertilizantes y cal. (Spain et al., 1975; Foy, 1975; Salinas y Sánchez, 1976; Spain, 1977; Salinas, 1978). Esto no implica la eliminación total de fertilizantes y cal, pero si puede disminuir las tasas de aplicación de fertilizantes y requerimientos de cal, necesarios para obtener rendimientos adecuados. El propósito de este trabajo es mostrar evidencia de la adaptabilidad de especies y variedades en suelos ácidos con problemas de toxicidades de Al y/o Mn, ya que estas características son componentes revelantes de la baja fertilidad natural de muchos suelos tropicales altamente meteorizados. El objetivo final es sensibilizar a los investigadores agrícolas de la América Tropical para que consideren la relación suelo-planta como un factor importante en la incorporación de estas áreas a la producción agrícola.

2. CARACTERIZACION DE LOS SUELOS.-

Durante los últimos diez años se ha enfatizado bastante el estudio de la distribución geográfica y propiedades de los suelos en América Tropical. Un resultado de estos estudios es el mapa tentativo de Ordenes de Suelo desarrollado por Sánchez e Isbell (1979) y modificado por Sánchez y Cochrane (1979). La Figura 1 muestra el mapa tentativo, y la Tabla 1 la distribución de Ordenes de Suelo en función de fajas altitudinales. Los Oxisoles representan el orden más extenso cubriendo 34% de la superficie tropical, seguidos por Ultisoles con 22%, Inceptisoles con 16%,

Alfisoles con 12%, Entisoles con 8% y pequeñas áreas de Mollisoles, Aridisoles, Vertisoles e Histosoiles.

Las regiones con Oxisoiles-Ultisoiles de América Tropical presentan con predominio dos tipos de vegetación nativa: sabanas y bosques. La sabana total caracterizando alrededor de 300 millones de hectáreas, de las cuales la sabana central de Brasil denominada Cerrado constituye la región más extenso con 180 millones de hectáreas, seguida por los Llanos de Colombia y Venezuela. Las áreas boscosas cubren alrededor de 550 millones de hectáreas y es caracterizada principalmente por la Selva Amazónica con pequeñas áreas boscosas a lo largo del continente (Sánchez, 1977).

Las principales propiedades de Oxisoiles y Ultisoiles del trópico sudamericano pueden ser caracterizadas en base a varios perfiles representativos que son dados en la Tabla 2. Con pocas excepciones, la mayoría de estos suelos son profundos y bien drenados, lo cual desde el punto de vista físico, no presentan impedimento para el desarrollo radicular. Los Oxisoiles, por definición, representan a los suelos con el mayor grado de meteorización con una excelente estructura granular lo cual permite el tráfico de maquinaria agrícola luego de fuertes lluvias. Por otra parte, estos suelos caracterizan las superficies de tierra que han estado estables por mucho tiempo reflejando de esta manera su antigüedad. En general, estos suelos tienen una baja capacidad de retención agua (Lopes, 1977) y además, el enraizamiento profundo es comúnmente limitado, no por barrera física sino por la toxicidad de Aluminio del subsuelo que anula la utilización de agua y nutrimentos del subsuelo, con serias implicaciones en los períodos secos durante la época lluviosa (Wolf, 1975). En contraste, los Ultisoiles presentan un marcado aumento del contenido de arcilla con la profundidad (horizonte argílico). Muchos de estos suelos son arenosos en la capa

arable con susceptibilidad a una compactación por uso de maquinaria agrícola y también susceptibles a ser erosionados (Seubert *et al.*, 1977, Rodríguez, 1976). Con excepción de la baja capacidad de retención de agua de los Oxisoles y la susceptibilidad de erosión en Ultisoles arenosos, localizados principalmente en pendientes acentuadas, las propiedades físicas de estos suelos son excelentes.

Respecto a las propiedades químicas, éstas son opuestas a las propiedades físicas. Debido al estado avanzado de meteorización, tanto Oxisoles como Ultisoles están desprovistos de la mayoría de sus minerales primarios y presentan una mineralogía de arcillas dominada por kaolinita y óxidos de Fe y Al. (Weaver, 1974; Uehara y Keng, 1975). La Tabla 3 muestra las limitaciones edáficas de estos suelos en función de la extensión que cubren. Prácticamente el grado de deficiencias minerales y toxicidad de Al que presentan estos suelos los ubican dentro un "complejo de infertilidad natural". Específicamente, observando algunas propiedades químicas en la Tabla 2, estos suelos muestran valores extremadamente bajos de pH a través del perfil, contenido moderado de materia orgánica, altos niveles de Al intercambiable, bajos niveles de Ca, Mg y K, una baja capacidad de intercambio catiónico efectiva debido a la baja actividad de las arcillas y una alta proporción de saturación de aluminio en los sitios de cambio.

Un parámetro químico adicional de importancia práctica es la habilidad de estos suelos para transformar formas solubles de P en menos solubles. Bennema (1961) sugirió que estos suelos altamente meteorizados absorben grandes cantidades de P debido al estado químico de meteorización, caracterizado por los niveles altos de óxidos de Fe y Al. El fósforo reacciona con estos compuestos, y la magnitud de sus efectos depende de las propiedades químicas de estos suelos (Kamprath, 1977). El resultado de esto es

generalmente una baja en la disponibilidad de P para el crecimiento de las plantas. La determinación de P disponible en estos suelos por una variedad de soluciones extractantes da valores muy bajos con un rango que fluctúan desde trazas a 3 ppm P. (Sánchez, 1977) y en algunos casos, se requiere de equipo sensible para detectar el P disponible. (Smyth, 1976).

2.1. Toxicidad de Al.-

La razón por la inhabilidad de las plantas para crecer en suelos ácidos, y los efectos inhibitorios del subsuelo ácido sobre la penetración radicular, ha constituido una pregunta de interés por muchos años (Tisdale y Nelson, 1966). Aunque la presencia de Al intercambiable en suelos ácidos ha sido conocida desde comienzos de este siglo (Veitch, 1904), la idea del efecto detrimental de la acidez del suelo sobre el crecimiento de las plantas, a causa de concentraciones tóxicas de Al, fue aparentemente sugerido por Abbott y colaboradores (1913). La revisión inicial de la literatura sobre el Al en el suelo fue hecha por Ragland (1959), y la más reciente por Coleman y Thomas (1967), Adams (1974), y McLean (1976).

La mayoría de los suelos altamente meteorizados presentan bajas reservas de Ca y Mg, de manera que el Al es el cation principal en los sitios de cambio. La contribución del clima es considerada como un importante factor en el desarrollo de la acidez del suelo y la toxicidad de Al en suelos ácidos. En efecto, Kamprath y Foy (1971) remarcaron que en regiones tropicales la acidez del suelo toma lugar como resultado de la remoción de bases y un incremento de H y Al debido a la fluctuación de precipitación y evapotranspiración.

La reactividad del Al en suelos ácidos varía con la forma en la cual ocurre, disminuyendo en orden desde la forma Al^{+3} - soluble en agua a monó-

meros de OH-Al, hasta formas polimerizadas de hidróxidos de Al. Recientemente, McLean (1976), remarcó nuevamente que el proceso hidrolítico del Al y por lo tanto su solubilidad en la solución del suelo es afectada por el pH de la solución. La secuencia de las posibles formas de Al pueden ser representada en la siguiente progresión:

				pH suelo	Solubilidad Al
Al^{+3}	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)^{+2} + H^+$	4.0- 4.5	
$Al(OH)^{+2}$	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)_2^{+1} + H^+$	4.5- 5.5	
$Al(OH)_2^{+1}$	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)_3 + H^+$	5.5- 7.5	
$Al(OH)_3$	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)_4^- + H^+$	7.5- 9.0	
$Al(OH)_4^-$	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)_5^- + H^+$	9.0- 9.5	
$Al(OH)_5^-$	+	$H_2O \longrightarrow$	$Al(OH)_6^- + H^+$	9.5-10.0	

De esta secuencia puede concluirse que la solubilidad del Al es bastante baja dentro el rango de pH entre 5.5 a 7.5 donde es precipitado y permanece relativamente insoluble como $Al(OH)_3$. Por debajo de pH 5.5 y sobre pH 7.5, las concentraciones de Al aumentan rápidamente. La pregunta, que emana, es relativa a la forma tóxica de Al para las plantas. Datos presentados por Kerridge (1969) indican que el Al fue considerablemente más tóxico para las plantas a pH 4.5 que a pH 4.0 y sugirió que un producto hidrolítico de Al en vez de la forma soluble Al^{+3} sería responsable en la inhibición del crecimiento radicular. A medida que el pH aumenta de 4.0 a 4.5 la solubilidad de Al^{+3} disminuye, mientras que la forma hidrolítica $AlOH^{+2}$ aumenta (Raupach, 1963). Consecuentemente, Moore (1974) concluyó que la forma $AlOH^{+2}$ es responsable de los efectos adversos del Al sobre el crecimiento de las plantas y específicamente sobre el crecimiento radicular. Sin embargo, la solubilidad del Al y la severidad de sus efectos

tóxicos sobre las plantas son afectadas por varios factores del suelo, incluyendo pH, mineral de arcilla predominante, concentración de otros cationes y contenido de materia orgánica (McCart y Kamprath, 1965; Evans y Kamprath, 1970; McLean, 1976).

Suelos ácidos con pH debajo de 5.5 tienen una gran porción de sus cargas negativas ocupadas por Al^{+3} el cual puede ser desplazado por otros cationes. Este Al desplazado normalmente es denominado Al intercambiable, el cual es extractado con una solución no bufferizada de KCl 1N y titulado con una base (Lin y Coleman, 1960; Bhumbra y McLean, 1965). Debido a que cantidades apreciables de Al intercambiable son tóxicas para muchas especies de plantas ha sido sugerido que este Al puede ser neutralizado añadiendo $CaCO_3$ (cal) al suelo a una tasa equivalente de 1.5 a 2 veces el Al intercambiable (Kamprath, 1970). El porcentaje de saturación de Al relativo a la capacidad de intercambio catiónico efectivo es otra medida útil de la acidez del suelo. La saturación de Al es la relación entre el Al intercambiable extractado con una solución normal no bufferizada de KCl y la suma de bases intercambiables más el Al intercambiable. Nye y colaboradores (1961), Evans y Kamprath (1970), y Cate y Sukhai (1964), encontraron que en suelos ácidos el porcentaje de saturación de Al determina la concentración de Al en la solución del suelo. Ellos observaron que cuando la saturación de Al fue mayor del 60% una cantidad apreciable de Al estuvo presente en la solución del suelo. Por otra parte, la relación entre pH del suelo y la saturación de Al es consistente con varias observaciones hechas en muchos suelos ácidos del trópico (Brams, 1971; Fox *et al.*, 1962; Popenoe, 1960; Soares *et al.*, 1975; Abruña *et al.*, 1974). Además, a pesar de haberse demostrado que el pH del suelo está relacionado con el crecimiento radicular (Pearson, 1975), el nivel de Al en la solución del suelo es usualmente el factor responsable por el reducido crecimiento radicular en suelos ácidos

(Adams y Lund, 1966). En conclusión, el Al en la solución del suelo y el porcentaje de saturación de Al están relacionados en suelos ácidos (Evans y Kamprath, 1970; Brenes y Pearson, 1973; Gonzalez, 1976), así como también el porcentaje de saturación de Al y la respuesta de la planta (Abruña et al., 1970, 1974; Sartain y Kamprath, 1975; Salinas, 1978). De aquí, aunque la actividad química del Al en la solución del suelo es probablemente el mejor parámetro para estimar el potencial tóxico del Al de un suelo, el porcentaje de saturación de Al provee una indicación satisfactoria de la acidez del suelo y es mucho más simple su determinación.

Además, debido a los niveles bajos de bases cambiabiles, la alta saturación de Al juega un importante rol en estos suelos ácidos (Olmos y Camargo, 1976; Freitas y Silveira, 1977). En efecto, Lopes y Cox (1977) sugieren que en la mayoría de los casos el porcentaje de saturación de Al debería ser considerado primero, ya que en suelos ácidos teniendo el mismo nivel de Al intercambiable pero diferente porcentaje de saturación de Al, es de esperar que la respuesta de un cultivo dado sea diferente al encalar con la misma cantidad en base a la neutralización del Al intercambiable.

2.2. Toxicidad de Manganeso.-

Otro de los factores limitantes para el crecimiento de las plantas en suelos ácidos constituye la toxicidad de Mn. El efecto tóxico del Mn generalmente ocurre a pH del suelo inferior a 5.5. Sin embargo, en suelos inundados o compactados, el exceso de Mn puede limitar el crecimiento de las plantas a pH 6.0 o mayor (Siman et al., 1974). Bajo estas condiciones, de aireación pobre, el Mn es reducido a la forma bivalente, la cual es disponible para las plantas. (Foy, 1976). Consecuentemente, la toxicidad de Mn puede ocurrir a valores de pH similares a la toxicidad de Al así como

también a valores de pH que son demasiado altos para que el Al sea soluble en concentraciones tóxicas. La absorción de Mn depende mayormente de la actividad de Mn bivalente en la solución del suelo y es dependiente de la presencia de Mn fácilmente reducible en el suelo. (Pearson, 1975).

Contrariamente al efecto tóxico del Al en las plantas, el Mn no parece afectar directamente el sistema radicular, pero puede reducir su crecimiento indirectamente al afectar la parte aérea. Un exceso de Mn produce síntomas más definidos que el Al en la parte aérea, y el grado de toxicidad está relacionado a su acumulación en la parte aérea y no en las raíces (Foy, 1976). La toxicidad de Mn está caracterizada por una clorosis marginal y una distorsión de las hojas jóvenes asociada con acumulación localizada de Mn en el tejido foliar. (Foy, 1973; Vlamis *et al.*, 1973). Una toxicidad severa de Mn ocasiona que el sistema radicular se torne café pero, usualmente, solo después que el follaje ha sido afectado. En muchos casos, clorosis intervenal ha sido observada y este efecto ha sido explicado en el sentido de que el Mn induce una deficiencia de Fe (Hewitt, 1963).

3. MECANISMOS DE TOLERANCIA A ALUMINIO ENTRE ESPECIES Y VARIEDADES.-

La caracterización de especies y variedades tolerantes a Al ha sido estudiada por medio siglo (Hartwell y Pember, 1918; McLean y Gilbert, 1927; Hewitt, 1948; Aimi y Murakami, 1964; Foy y Brown, 1963; Clarkson, 1966; Adams y Pearson, 1970; Foy, 1976; Spain, 1977; Salinas, 1978). Estos estudios han usado una diversidad de especies y variedades cuyas respuestas han mostrado la evidencia de tal tolerancia diferencial.

Parece que la tolerancia a Al entre especies y variedades se debe a una adaptación genética como resultado de una selección involuntaria en suelos ácidos (Foy, 1976). La genética de la tolerancia a Al está actual-

mente bajo estudio (Devine et al., 1976), pero la naturaleza de la tolerancia diferencial no ha sido esclarecida al presente, debido a que los mecanismos exactos de toxicidad de Al no están todavía completamente conocidos (Foy, 1976).

Varios intentos se han hecho para explicar la causa de la tolerancia a Al por las plantas. Básicamente estos pueden ser separados en dos categorías: (1) cambios diferenciales en la morfología de la planta, y (2) cambios diferenciales en la fisiología y bioquímica de la planta (Foy, 1976; Helyar, 1978). Esta separación no implica que la tolerancia a Al resulte de cada categoría independientemente, por el contrario, el grado de tolerancia parece ser una combinación de ambas categorías, pero la segunda es a menudo referida como una consecuencia de cambios morfológicos en el sistema radicular (Jackson, 1967; Moore, 1973; Ali, 1973; Helyar, 1978).

La reducción de crecimiento, tanto en las raíces como en la parte aérea debido al Al, fue observada desde comienzos del siglo (Magistad, 1925). Sin embargo, el crecimiento radicular parece ser más afectado que la parte aérea debido a la influencia directa del Al. Jackson (1967) remarcó que los cambios morfológicos y fisiológicos de la parte aérea generalmente se manifiestan después que el crecimiento radicular ha sido afectado. Consecuentemente, los síntomas visuales de toxicidad de Al en la parte aérea pueden ser un efecto indirecto del daño radicular por el Al (de-Waard y Sutton, 1960; Rees y Sidrak, 1961; Kerridge, 1969; Ali, 1973). En efecto, la inhibición del crecimiento radicular es el efecto primario de la toxicidad de Al (Kerridge, 1969; Rhue y Grogan, 1977; Helyar, 1978; Salinas, 1978).

Fleming y Foy (1968) encontraron que la tolerancia a Al en trigo está asociada primariamente con un reducido daño morfológico de las raíces laterales y de los ápices radiculares, lo cual es reflejado en una mejor habi-

lidad para continuar la elongación radicular. Resultados similares han sido obtenidos con otras especies y variedades en condiciones de suelo y solución nutritiva por varios investigadores (Kerridge, 1969; Reid *et al.*, 1971; Kerridge *et al.*, 1971; Moore *et al.*, 1977; Salinas, 1978). Raíces afectadas por el Al son característicamente gruesas en apariencia con las raíces laterales cortas, gruesas y de color café. Estas raíces afectadas por el Al son ineficientes para absorber agua y nutrimentos (Fleming y Foy, 1968; Clarkson, 1969; Reid *et al.*, 1971; Lafever *et al.*, 1977; Heylar, 1978). Ha sido sugerido que el Al actúa como un inhibidor de crecimiento de sitios específicos en las raíces en lugar de ser un veneno sistémico (Fleming y Foy, 1968). En efecto, Clarkson (1965, 1969) remarcó que el Al inhibe la división celular en los meristemas apicales resultando un sistema radicular drásticamente restringido. Es crítico recalcar que la tolerancia diferencial a Al puede estar asociada con daño morfológico radicular en áreas específicas en lugar de un daño a todo el sistema. Consecuentemente, la tasa de crecimiento durante un período de recuperación luego de un stress de Al puede ser importante (Moore *et al.*, 1977).

Clarkson (1965) encontró que las anomalías morfológicas de las raíces causadas por el Al pueden ser explicadas por el rol inhibitorio del Al sobre la división y extensión celular. La naturaleza de este daño fue explicada posteriormente por Sampson y colaboradores (1965) cuando establecieron que el daño del Al está asociado directamente con algunas funciones metabólicas durante la división celular. El efecto de Al en la mitosis celular y la resultante paralización de la elongación radicular fue confirmada por Clarkson y Sanderson (1969). Sobre la base de resultados bioquímicos la mitocondria y núcleo, ambos ricos en ADN, fueron sugeridos como los dos sitios celulares posibles donde el Al estaría actuando (Klimashevskii *et al.*, 1973). Consecuentemente, una vez que el Al está dentro una

célula meristemática, interfiere en la formación de ADN y el resultado neto es una inhibición del crecimiento radicular (Ali, 1973).

En base a las consideraciones arriba mencionadas, se han hecho varios intentos para explicar la tolerancia diferencial entre especies y variedades en términos de daños causados por el Al a las raíces. La habilidad de una planta para continuar su elongación y proliferación, así como también resistir daños morfológicos en los ápices y raíces laterales, son relativos a tolerancia a Al (Foy y Brown, 1964; Adams y Lund, 1966; Reid et al., 1971; Sartain y Kamprath, 1975; Howeler y Cadavid, 1976; Moore et al., 1977; Keser et al., 1977; Helyar, 1978). Especies y variedades dentro especies difieren en el grado en el cual una concentración dada de Al interfiere con el crecimiento radicular. En general, variedades sensitivas a Al muestran una severa inhibición del crecimiento radicular mientras que variedades tolerantes son ligeramente afectadas. Consecuentemente, la habilidad diferencial del crecimiento radicular en presencia de Al es considerada una importante medida de tolerancia a Al y frecuentemente ha sido usada como un criterio para clasificar especies y variedades de acuerdo a su tolerancia a Al (Kerridge y Kronstad, 1968; Kerridge et al., 1971; Reid et al., 1971; Foy, 1974; Moore et al., 1977; Howeler y Cadavid, 1976; Rhue y Grogan, 1977; Salinas, 1978).

Varios intentos también han sido realizados para explicar diferencias entre especies y variedades en términos de absorción y translocación de nutrimentos y Al, así como también cambios de pH externo (Foy, 1974; Heylar, 1978). La tolerancia a Al ha sido usualmente asociada con una disminución en la absorción y translocación de elementos minerales. Entre ellos, P, Ca y Mg son los más afectados por el Al y reducciones menores en la absorción y translocación de K, Fe, Cu y Zn han sido también dados a conocer

(Foy y Brown, 1963; Johnson y Jackson, 1964; Munns, 1965; Paterson, 1965; Clarkson, 1966; Lance y Pearson, 1969; Andrew y Vandenberg, 1973; Devine et al., 1976; Foy, 1976; Helyar, 1978; Salinas, 1978).

Una deficiencia de P en la parte aérea es tal vez el síntoma visual típico de la toxicidad de Al (Foy y Brown, 1963, 1964). El exceso de Al reduce la solubilidad de P en el medio de crecimiento y su absorción y transporte por las plantas (Kamprath y Foy, 1971). Por otra parte, un exceso de P puede precipitar el Al y eliminar su toxicidad, aumentar la absorción de P y eliminar los síntomas de deficiencias de P (Munns, 1965). Por ejemplo, los efectos tóxicos de Al fueron eliminados en plantas de algodón cuando la relación: P:Al en el medio externo fue mayor que dos (Foy y Brown, 1963). Por lo tanto, interacciones Al-P han sido propuestas como un factor importante en el grado de toxicidad de Al para las plantas (Randall y Vose, 1963; Munns, 1965; McLead y Jackson, 1967; Foy, 1976).

Dos tipos de interacciones Al-P han sido sugeridos por Clarkson (1966). El primero ocurre al nivel de superficie celular con fijación de P por una reacción de adsorción-precipitación. El segundo ocurre dentro la célula, posiblemente dentro la mitocondria, y resulta en una marcada disminución de la tasa de fosforilación del azúcar probablemente afectando la inhibición de hexokinasa. Recientemente McCormick y Borden (1974) han mostrado a través del microscopio electrónico que un precipitado de $Al-PO_4$ ocurre en las raíces como glóbulos dispersos. La interacción ocurrió en la capa musilaginosa a lo largo de la superficie radicular y en las regiones intercelulares de los ápices. Estos resultados confirman teorías anteriores sobre el proceso de adsorción-precipitación que toma lugar en las raíces, resultando en un reducido transporte de P a la parte aérea. Consecuentemente, la deficiencia de P debido a la presencia de Al puede ser un resul-

tado de la precipitación del Al y P en las raíces. De aquí, las diferencias entre especies y variedades en relación a stress de Al pueden resultar de la tasa de translocación a la cual el P "escapa" esta precipitación.

Varios investigadores informan que la tolerancia diferencial a Al entre especies y variedades ha estado asociada con una habilidad diferencial para absorber y utilizar P en presencia de Al (Jones, 1961; Foy y Brown, 1964; Foy, 1974, 1976, 1977). Además, la tolerancia a Al en ciertas especies forrajeras coincidió con una mayor eficiencia en la asimilación y transporte de P (Andrew y VandenBerg, 1973).

La literatura sobre interacciones entre Al y cationes básicos indica una tendencia casi invariable de un efecto antagónico de Al sobre ellos (Clarkson, 1971; Lee, 1971; Ali, 1973; Foy, 1974). Stress de Al resulta en la reducción de absorción de Ca y Mg de acuerdo a Johnson y Jackson (1964), Martin (1961), McLead y Jackson (1967), y Munns (1965). Una disminución en el crecimiento debido a la deficiencia de Ca causada por el Al ha sido también sugerida por Armiger y colaboradores (1968). Estos resultados sugieren que los síntomas de deficiencia de Ca observados en algunos cultivos en suelos ácidos son debidos a un efecto antagónico del Al sobre el Ca en vez de niveles bajos de Ca en tales suelos.

Este antagonismo entre el Al y Ca parece ocurrir en las raíces. Lance y Pearson (1969) indican que el efecto del Al sobre la absorción de Ca ocurre rápidamente cerca de la superficie de las raíces. Estas observaciones sugirieron que la permeabilidad de las membranas celulares sería afectada por el Al. Por lo tanto, la alteración de la configuración estructural de las membranas por reemplazo de Ca por Al puede inhibir la asimilación de Ca (Lance y Pearson, 1969).

Patterson (1965) concluyó que el Al disminuye la absorción de Ca pero no parece inhibir la translocación de este elemento a la parte aérea. Los resultados obtenidos con leguminosas forrajeras por Andrew y Vandenberg (1973) sostienen la conclusión anterior. Consecuentemente, la absorción de Ca sería un mecanismo más importante que la translocación de Ca, afectando la tolerancia diferencial entre especies y variedades.

Varios investigadores indican la existencia de una interacción Al-Mg en las plantas bajo los efectos tóxicos del Al (McLead y Jackson, 1967; Kerridge, 1969; Lee, 1971). Estos investigadores concluyen que el efecto del Al resulta en una marcada inhibición de la absorción de Mg, en igual forma que la del Ca. En conclusión, las interacciones entre Al, Ca y Mg parece jugar un importante rol en la disponibilidad de estos nutrimentos para las plantas y también en la eficiencia de absorción para detectar una habilidad diferencial entre especies y variedades.

Mutua competencia entre pares de cationes para entrar en las raíces es comúnmente reportado (Moore et al., 1961, 1966; Lee, 1971). Si el Al es absorbido en una manera similar a otros cationes, competencia entre Al y otros cationes existen (Ali, 1973). Por tanto, es razonable afirmar que el sistema radicular es inhibido debido a una mayor absorción de Al dentro las células meristemáticas. Esto sugiere que especies y variedades difieren unas de otras en la manera como el Al es absorbido y concentrado en las células. Esto es, que especies y/o variedades tolerantes a Al tienden a excluir el Al por algún mecanismo fisiológico. Con respecto al transporte de Al, Villagarcía (1973) encontró que la concentración de Al en las raíces y parte aérea de variedades de papa sensitivas a Al, incrementó más acentuadamente que variedades tolerantes. A la luz de estos resultados, parece razonable indicar que un aumento del nivel de Al en el medio externo,

causa un aumento en la absorción de Al. Sin embargo, la porción de Al absorbido, la cual es transportado a la parte aérea, parece ser mínima. Esto indica que la mayor parte del Al absorbido es retenido en las raíces. Especies y variedades susceptibles a Al parecen acumular elevadas cantidades de Al en sus sistemas radiculares en comparación de especies y variedades tolerantes.

En base a los factores mencionados anteriormente, se puede observar que durante los últimos años diferencias consistentes han sido encontradas entre especies y variedades para tolerar el Al. La mayoría de los resultados y discusiones han enfatizado sobre la reducción radicular y disminución de rendimientos con poca atención a los mecanismos fisiológicos en la nutrición de las plantas. Esto ha determinado que al presente todavía no se conozca exactamente la fisiología de tolerancia a Al.

4. MECANISMOS DE TOLERANCIA A MANGANESO ENTRE ESPECIES Y VARIEDADES.-

Existen varios trabajos que indican una variabilidad en la tolerancia de especies y variedades a la toxicidad de Mn. Una reciente revisión de literatura (Foy, 1973) indica que especies como arroz y maíz son más tolerantes que soya, cebada y avena. Otro grupo de especies tolerantes a Mn son: tomate > lechuga > cebada > frijol > papa. Sin embargo, al igual que la tolerancia a Al, dentro de cada especie existen variedades con mayor tolerancia que otras. Esto indica que en el estudio de adaptabilidad o tolerancia a niveles tóxicos de Mn, debería enfatizarse a nivel de variedad y no de especie, puesto que la susceptibilidad de una especie no significa la eliminación de ésta por el hecho de tener variedades que son tolerantes a stress de Mn. Por otra parte, una planta tolerante a toxicidad de Mn no necesariamente resulta ser tolerante a Al (Jackson, 1967). Sin embargo,

existen casos que algunas plantas son tolerantes o susceptibles a ambos, Al y Mn, mientras que otras muestran tolerancias opuestas a un exceso de los dos elementos (Foy, 1976). Un ejemplo es que la variedad de trigo Atlas 66 es más tolerante a Al que la variedad de trigo Monon, pero esta última variedad es más tolerante a Mn que la variedad Atlas 66 (Foy et al., 1965).

Respecto a los posibles mecanismos de tolerancia a Mn, algunas plantas parecen escapar de los efectos tóxicos de Mn por medio de una menor absorción, o por medio de una retención de Mn en el sistema radicular o en otras partes de la planta donde es física o químicamente separado de los sitios metabólicos importantes (Foy, 1973).

El desarrollo de un mecanismo de exclusión de Mn para evitar toxicidad de Mn tiene problemas inherentes debido a que determina si la planta es más tolerante a toxicidad pero más susceptible a deficiencia. Sin embargo, existe evidencia que la tolerancia a Mn está asociada algunas veces con bajas tasas de absorción de Mn (Lohnis, 1951; Vose y Randall, 1962) y grandes diferencias en acumulación de Mn por varias especies en la parte aérea (Jackson, 1967). Tolerancia a Mn en algunas variedades de arroz ha sido atribuida a baja absorción de Mn y tal reducción se atribuye a un incremento del pH externo o a una oxidación de Mn de la forma bivalente a tetravalente en la zona de interfase raíz-suelo. Esto indica que la menor absorción de Mn y por ende una mayor tolerancia, puede atribuirse a propiedades del sistema radicular al tener un mayor poder de oxidación. Algunas plantas restringen el transporte de Mn de las raíces a la parte aérea (Ouellette and Dessureaux, 1958). Esto probablemente se debe a una deposición de exceso de Mn en los vacuolos de las células radiculares. Sin embargo, existen grandes diferencias entre especies y variedades en los niveles de Mn

acumulados en la parte aérea (Helyar, 1978). Esto enfatiza el hecho de que mecanismos de tolerancia en la parte aérea también operan. Generalmente, la tolerancia diferencial en la parte aérea es explicada por una resistencia a la acumulación elevada de Mn en tejido joven (Foy, 1976).

En resumen, la información disponible presentada en las secciones previas subrayan la importancia de dos elementos: Al y Mn, en suelos ácidos. Las condiciones adversas de su toxicidad afectan la productividad de los cultivos con serias implicaciones agro-económicas en el uso racional de ^{estas} áreas. Parece que la alternativa de seleccionar y adaptar especies y variedades tolerantes a toxicidad de Al y/o Mn puede proporcionar una dimensión adicional en la solución de los problemas de los suelos ácidos del trópico americano. El principio de esta nueva estrategia es incorporar el factor planta como participante directo en el complejo de infertilidad de estos suelos. En muchos casos, adaptar plantas a suelos ácidos puede resultar más económico que modificar el suelo para desarrollar la planta. En el manejo de suelo y planta para obtener beneficios máximos, se necesita determinar los mecanismos genéticos, fisiológicos y bioquímicos, por los cuales las plantas adaptan su desarrollo a diferentes condiciones adversas del suelo. El caso de la toxicidad de Al y/o Mn constituyen ejemplos del complejo de factores adversos del suelo.

5. LITERATURA CITADA.-

- Abbot, J.B., S.D. Conner, and H.R. Smalley. 1913. Soil acidity, nitrification and the toxicity of soluble salts of aluminum. Ind. Agro. Exp. Sta. Bul. 170.
- Abruña, F., J. Vicente-Chandler, R.W. Pearson, and S. Silva. 1970. Crop response to soil acidity factors in Ultisols and Oxisols-Tobacco. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34:629-635.
- Abruña, F., R.W. Pearson, and R. Perez-Escolar. 1974. Lime response of corn and beans grown on tropical Oxisols and Ultisols of Puerto Rico. pp 261-282. In E. Bornemisza and A. Alvarado (eds.) Soil Management in Tropical America. North Carolina State University, Raleigh.
- Adams, F. 1974. Soil solution. In E.W. Carson (ed.) The Plant Root and Its Environment. University Press of Virginia, Charlottesville. pp 441-481.
- Adams, F., and Z.F. Lund. 1966. Effect of chemical activity of soil aluminum on cotton root penetration of acid subsoil. Soil Sci. 101:193-198.
- Adams, F., and R.W. Pearson. 1970. Differential response of cotton and peanuts to subsoil acidity. Agron. J. 62:9-12.
- Aimi, R., and T. Murakami. 1964. Cell physiological studies on the effect of aluminum on growth of crop plants. Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Tokyo) 11:331-396.
- Ali, M. E. 1973. Influence of cations on aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* (Vill.) Host). Ph.D. Thesis, Oregon State University, Corvallis.
- Andrew, C.S. and P.J. Vanden-Berg. 1973. The influence of aluminum on phosphate adsorption by whole plants and excised roots of some pasture legumes. Aust. J. Agric. Res. 24:341-351.

- Armiger, W.H., C.D. Foy, A.L. Fleming, and B.E. Caldwell. 1968. Differential tolerance of soybean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum. *Agron. J.* 60:67-70.
- Bennema, J. 1961. Características químicas e físicas de latossolos sob vegetação de Cerrado. pp.137-143. Primeira Reunião Brasileira do Cerrado, Sête Lagoas, Minas Gerais, Brazil.
- Bhumbla, D.R. and E.O. McLean. 1965. Aluminum in soils. VI. Changes in pH-dependent acidity, cation-exchange capacity, and extractable aluminum with additions of lime to acid surface soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 29:370-374.
- Brams, E. A. 1971. Continuous cultivation of west African soils. Organic matter diminution and effects of applied lime and phosphorus. *Plant Soil* 35:401-414.
- Brenes, E. and R.B. Pearson. 1973. Root responses of three gramineae species to soil acidity in an Oxisol and Ultisol. *Soil Sci.* 116: 295-302.
- Cate, R.B., Jr. and A.P. Sukhai. 1964. A study of aluminum in rice soils. *Soil Sci.* 98:85-93.
- Clark, R.B. 1975. Aluminum toxicity and mineral elements in corn inbreds (mimeographed). Journal article No.82-75, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster. 26 pp.
- Clarkson, D.T. 1965. The effect of aluminum in some other trivalent cations on cell division in root apices of allium cepa. *Ann. Bot. (London) N.S.* 28:309-315.
- Clarkson, D.T. 1966. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. *Plant Physiology* 41:165-172.
- Clarkson, D.T., 1969. Metabolic aspects of aluminum toxicity and some possible mechanisms for resistance. pp. 381-397. In I.H. Rorison (ed.) *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants.* Brit.

Ecol. Soc. Symp. No.9. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

- Clarkson, D.T. 1971. Inhibition of uptake and long distance transport of calcium by aluminum and other polyvalent cations. *J. Exp. Bot.* 22:837-851.
- Clarkson, D.T., and J. Sanderson. 1969. The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*: Tracer and autoradiographic studies. *Planta* 89:136-154.
- Coleman, N.T. and G.W. Thomas. 1967. The basic chemistry of soil acidity. pp. 1-41. In R.W. Pearson and F. Adams (eds.), *Soil Acidity and Liming*. Series of Agronomy No.12, American Society of Agronomy, Madison.
- CPAC. 1976. *Relatorio Técnico Anual*. Centro de Pesquisa Agropecuaria dos Cerrados. EMBRAPA. Brasilia, Brazil. 150 pp.
- Devine, T.E., C.D. Foy, A.L. Fleming, C.H. Hanson, T.A. Campbell, J.E. McMurtrey III, and J.W. Schwartz. 1976. Development of alfalfa strains with differential tolerance to aluminum toxicity. *Plant Soil* 44:73-79.
- DeWaard, P.W.F., and C.D. Sutton. 1960. Toxicity of aluminum to black pepper in Sarawak. *Nature* 188:1129-1130.
- Evans, C.E. and E.J. Kamprath. 1970. Lime response as related to percent Al saturation, solution Al, and organic matter content. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34:893-896.
- Fleming, A.L., and C.D. Foy. 1968. Root structure reflects differential aluminum tolerance in wheat varieties. *Agron. J.* 60:172-176.
- Fox, R.L., S.K. DeDatta, and G.D. Sherman. 1962. Phosphorus solubility and availability to plants and aluminum status of Hawaiian soils as influenced by liming. pp. 574-583. In *Trans. Comm. IV and V, Int. Soc. Soil Sci, New Zeland.*

- Foy, C.D. 1974. Effects of aluminum on plant growth. pp.601-642. In E.W. Carson (ed.) The Plant Root and Its Environment. University Press of Virginia.
- Foy, C.D. 1975. Plant adaptation to mineral stresses in problem soils (mimeographed). Paper presented at the Annual Northeastern Regional Grassland Council Meeting, Blackwater Falls. West Virginia. 15 p.
- Foy, C.D. 1976. Differential aluminum and manganese tolerances of plant species and varieties in acid soils. *Ciencia e Cultura* 28(2):150-155.
- Foy, C.D. 1977. General principles involved in screening plants for aluminum and manganese tolerance. pp. 255-267. In M.J. Wright (ed.) Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University, Ithaca, New York.
- Foy, C.D., and J.C. Brown. 1963. Toxic factors on acid soils. I. Characterization of aluminum toxicity in cotton. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 27:403-407.
- Foy, C.D., and J.C. Brown. 1964. Toxic Factors in acid soils. II. Differential aluminum tolerance of plant species. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 28:27-32.
- Foy, C.D., G.R. Burns, J.C. Brown, and A.L. Fleming. 1965. Differential Al tolerance of two wheat varieties associated with plant induced pH changes around their roots. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.* 29:64-67.
- Freitas, F.G. de, and C.O. da Silveira. 1977. Principais solos sob vegetação de cerrado e sua aptidão agrícola. pp. 155-209. In M.G. Ferri (Coord.) Simposio sobre o Cerrado. IV. Ed. Itatiaia, Lta. São Paulo, Brazil.
- Gonzalez - Erico, E. 1976. Effect of depth of lime incorporation on the growth of corn in Oxisols of central Brazil. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh. 126 pp.

- Hartwell, B.L., and F.R. Pember. 1918. The presence of aluminum as a reason for the difference in the effect of so-called acid soil on barley and rye. *Soil Sci.* 6:259-279.
- Helyar, K.R. 1978. Effects of aluminum and manganese toxicities on legume growth. pp. 207-231. In: Andrew, C.S. and E.J. Kamprath (ed.). *Mineral Nutrition of Legumes in Tropical and Subtropical Soils.* SCIRO, Melbourne, Australia.
- Hewitt, E.J. 1963. The essential nutrient elements: Requirements and interactions in plants. pp. 137-360. In: Steward F.C. (ed.), *Plant Physiology Vol.III, Inorganic Nutrition of Plants.* Academic Press, London.
- Howeler, R.H., and L.F. Cadavid. 1976. Screening rice cultivar for tolerance to Al- toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. *Agron. J.* Vol. 68:551-555.
- Jackson, W.A. 1967. Physiological effects of soil acidity. pp.43-124. In: R.W. Pearson and F. Adams (eds.), *Soil Acidity and Liming.* Series of Agronomy No.12, American Society of Agronomy, Madison.
- Johnson, R.E., and W.A. Jackson. 1964. Calcium uptake and transport by wheat seedlings as affected by aluminum. *Soil Sci. Proc. Amer. Proc.* 28:381-386.
- Jones, L.H. 1961. Aluminum uptake and toxicity in plants. *Plant Soil* 13:297-310.
- Kamprath, E.J. 1970. Exchangeable aluminum as a criterion for liming leached mineral soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34:252-254.
- Kamprath, E.J. 1977. Phosphorus fixation and availability in highly weathered soils. In M.G. Ferri (coord.) *Simposio sobre o cerrado.* IV. Ed. Itatiaia. Lta. São Paulo, Brazil. pp.333-347.

- Kamprath, E.J., and C.D. Foy. 1971. Lime- fertilizer-plant interactions in acid soils. pp.105-151. In R.A. Olsen et al., (eds.) Fertilizer technology and use. Second edition. Soil Sci. Soc. Am., Madison, Wisconsin.
- Kellogg, C.E. and A.C. Orvedal. 1969. Potentially arable soils of the world and critical measures for their use. Adv. Agron. 21:109-170.
- Kerridge, P.C. 1969. Aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host:). Ph.D. Thesis, Oregon State University, Corvallis.
- Kerridge, P.C., and W.E. Kronstad. 1968. Evidence of genetic resistance to aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host). Agron. J. 60:710-711.
- Kerridge, P.C., M.D. Dawson, and P.D. Moore. 1971. Separation of degrees of aluminum tolerance in wheat. Agron. J. 63:586-591.
- Keser, M., F.B. Neubauer, F.E. Hutchinson, and D.B. Verrill. 1977. Differential aluminum tolerance of sugar beet cultivars as evidence by anatomical structure. Agron. J. 69:347-350.
- Klimashevskii, E.L. and Bereyovskii, K.K. 1973. Genetic resistance to ionic toxicity in the root zone. Soviet plant Physiology. 20:51-54 (Eng. trans.)
- Lafever, H.N., L.G. Campbell, and C.D. Foy. 1977. Differential response of wheat cultivars to aluminum. Agron. J. 69:563-568.
- Lance, J.C. and R.W. Pearson. 1969. Effects of low concentration of aluminum on growth and water and nutrient uptake by cotton roots. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 33:95-98.
- Lee, C.R. 1971. Influence of aluminum on plant growth and mineral nutrition of potatoes. Agron. J. 63:604-608.

- Lin, C. and N.T. Coleman. 1960. The measurement of exchangeable aluminum in soils and clays. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24:444-446.
- Lohnis, M.P. 1951. Manganese toxicity in field and market garden crops. *Plant Soil* 3:193-222.
- Loneragan, J.F. and C.J. Asher. 1967. Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. *Soil Sci.* 103:311-318.
- Lopes, A.S. 1977. Available water, phosphorus fixation, and zinc levels in Brazilian Cerrado soils in relation to their physical, chemical, and mineralogical properties. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Lopes, A.S., and F.R. Cox. 1977. A survey of the fertility status of surface soils under "Cerrado" vegetation in Brazil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 41:742-747.
- Magistad, O.C. 1925. The aluminum content of the soil solution and its relation to soil reaction and plant growth. *Soil Sci.* 20:181-226.
- Martin, J.B. 1961. Interrelationships of calcium and aluminum in turf species used for highways. Ph.D. Thesis, Virginia Polytechnic Institute, Blackburg University.
- McCormick, L.H. and F.Y. Borden. 1974. The occurrence of aluminum-phosphate precipitate in plant roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 38:931-934.
- McCart, G.D., and E.J. Kamprath. 1965. Supplying Ca and Mg for cotton on sandy, low cation exchange capacity soils. *Agron. J.* 57:404-406.
- McLean, E.D. 1976. Chemistry of soil aluminum. *Commn. Soil Sci. Plant Anal.* 7:619-636.

- McLead, L.B. and L.P. Jackson. 1967. Aluminum tolerance of two barley varieties in nutrient solution, pea, and soil culture. *Agron. Jour.* 59:359-363.
- Moore, D.P. 1964. Absorption of nutrient ions by plants. Proc. fifth Ann. Fert. Conf. Pacific Northwest, Salem, Oregon.
- Moore, D.P. 1973. Physiological effects of pH on roots. pp.135-151. In E.W. Carson (ed.) *The plant root and its environment.* Univ. Press of Virginia.
- Moore, D.P., W.E. Kronstand and R.J. Metzger. 1977. Screening wheat for aluminum tolerance. pp.287-295. In M.J. Wright (ed.), *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils.* Cornell University, Ithaca, New York.
- Moore, D.P., L. Jacobson, and R. Overstreet. 1961. Uptake of calcium by excising barley roots. *Plant Physiol.* 36:53-57.
- Munns, D.N. 1965. Soil acidity and the growth of a legume. III. Interactions of lime and phosphate in growth of Medicago sativa L. in relation to aluminum toxicity and phosphate fixation. *Aust. J. Agr. Res.* 16:757-766.
- Nye, P., D. Craig, N.T. Coleman and J.L. Ragland. 1961. Ion exchange equilibria involving aluminum. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 25:14-17.
- Olmos, I.L.L. and M.N. Camargo. 1976. Ocorrência de alumínio tóxico nos solos do Brasil, sua caracterização e distribuição. *Ciencia e Cultura* 28(2):171-180.
- Ouellete, G.J., and L. Dessureaux. 1958. Chemical composition of alfalfa as related to degree of tolerance to manganese and aluminum. *Can. J. Plant Sci.* 38:206-214.
- Patterson, J.W. 1965. The effect of aluminum on the absorption and translocation of calcium and other elements in young corn. Ph.D. Thesis, Pennsylvania State University.

- Pearson, R.W. 1975. Soil acidity and liming in the humid tropics. Cornell Intr. Agric. Bull. No.30. Cornell University. 66 pp.
- Popenoe, H. 1960. Some soil cation relationships in an area of shifting cultivation in the humid tropics. 7th Inter. Cong. Soil Sci. Proc. 11:303-311.
- Ragland, J.L. 1959. Some reactions of aluminum in acid soils and their implications concerning root growth. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh. 140 pp.
- Randall, P.J. and P.B. Vose. 1963. Effect of aluminum on uptake and translocation of phosphorus-32 by perennial ryegrass. Plant Physiology 38:403-409.
- Raupach, M. 1963. Solubility of simple aluminum compounds expected in soils. II. Hydrolysis and conductance of Al^{+3} . Aust. J. Soil Sci. 1:36-45.
- Rees, W.J., and G.H. Sidrak. 1961. Plant nutrition on fly ash. Plant Soil 8:141-159.
- Reid, D.A., A.L. Fleming, and C.D. Foy. 1971. A method for determining aluminum response of barley in nutrient solution in comparison to response in Al-toxic soil. Agron. J. 63:600-603.
- Rodríguez, O. 1976. Consideraciones sobre el manejo de Ultisoles y Oxisoles en los Llanos Orientales. pp 87-128. En: Memorias IV Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo, Maturin, Venezuela.
- Rhue, R.D., and C.O. Grogan. 1977. Screening corn for aluminum tolerance. In M.J. Wright (ed.) Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University, Ithaca, New York. pp 297-310.
- Salinas, J.G. 1978. Differential response of some cereal and bean cultivars to Al and P stress in an Oxisol of central Brazil. Ph.D. Thesis. North Carolina State University, Raleigh. 326 pp.

- Salinas, J.G., and P.A. Sanchez. 1976. Soil-plant relationships affecting varietal and species differences in tolerance to low available phosphorus. *Ciencia e Cultura* 28(2):156-168.
- Sampson, M., D. Clarkson, and D.D. Davies. 1965. DNA synthesis in aluminum-treated roots of barley. *Science* 148:1,476-1,477.
- Sanchez, P.A. and T.T. Cochrane. 1979. Soil constraints in relation to major farming systems of Tropical America. Paper to be presented at the Symposium on Soil Constraints to Food Production in the Tropics. IRRI, Los Baños, Philippines, 4-8 June, 1979. 37 pp.
- Sanchez, P.A. and R.F. Isbell. 1979. A comparison of the soils of Tropical Latin America and Tropical Australia. pp 25-54. In: P.A. Sanchez and L.E. Tergas (ed.): *Pasture Production in Acid Soils of the Tropics*, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali - Colombia.
- Sanchez, P.A. 1977. Advances in the Management of Oxisols and Ultisols in Tropical South America. pp:535-566. In: *Proceedings of the International Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture*. Society of Science Soil and Manure. Tokyo, Japan.
- Sartain, J.B., and E.J. Kamprath. 1975. Effect of liming a highly Al-saturated soil on the top and root growth and soybean nodulation. *Agron. J.* 67:507-510
- Siman, A., F.W. Cradock, and A.W. Hudson. 1974. The development of manganese toxicity in pasture legumes under extreme climatic conditions. *Plant Soil* 41:129-140.
- Smyth, T.J. 1976. Comparison of the effects of phosphorus, lime, and silicate applications on phosphorus sorption ion exchange, and rice growth in an Oxisol from the Cerrado of Brazil. M.S. Thesis, North Carolina State University, Raleigh. 138 pp.

- Seubert, C.E., P.A. Sanchez and C. Valverde. 1977. Effects of land clearing methods on soil properties and crop performance in an Ultisol of the Amazon Jungle of Peru. *Trop. Agric. (Trin.)* 54:307-321.
- Soarez, W.V., E. Lobato, E. Gonzalez, e G. Naderman, Jr. 1975. Encalado de los suelos del Cerrado Brasileiro. pp. 287-303. In: E. Bornemiza y A. Alvarado (eds.) *Manejo de suelos en la América Tropical*. North Carolina State University, Raleigh.
- Spain, J.M. 1977. Field Studies on Tolerance of Plant Species and Cultivars to Soil Conditions. pp. 213-222. In: M. J. Wright (ed.) *Plant adaptation to mineral stress in problem soils*. Cornell University, Ithaca, New York.
- Spain, J.M., C.A. Francis, R.H. Howeler, and F. Calvo. 1975. Differential species and varietal tolerance to soil acidity in tropical crops and pastures. pp. 308-329. In E. Bornemisza and A. Alvarado (ed.) *Soil Management in Tropical America*. North Carolina State University, Raleigh.
- Tisdale , S.L. and W.L. Nelson. 1966. *Soil Fertility and Fertilizers*. The Macmillan Company, New York. pp. 427-428, 519-521.
- Uehara, G., and J. Keng. 1975. Management implications of soil mineralogy in Latin America. pp. 351-363. In E. Bornemiza and A. Alvarado (eds.) *Soil Management in Tropical America*. North Carolina State University, Raleigh.
- Veitch, F.D. 1904. Comparison of methods for the estimation of soil acidity. *J. Amer. Chem. Soc.* 10:637.
- Villagarcia, Sven. 1973. Aluminum tolerance in the Irish potato (Solanum tuberosum) and the influence of substrate aluminum on growth and mineral nutrition of potatoes. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh. 200 pp.

- Vose, P.B., and P.J. Randall. 1962. Resistance to aluminum and manganese toxicities in plant related to variety and cation exchange capacity. *Nature* 196: 85-86.
- Weaver, R.M. 1974. Soils of the Central Plateau of Brazil. Chemical and mineralogical properties. Agronomy Mimeo 74-8, Cornell University, Ithaca, New York. 45 pp.
- Wolf, J.R. 1975. Water constraints to corn production in Central Brazil. Ph.D. Thesis, Cornell University, Ithaca. 199 pp.
- Yost, R.S. 1977. Effect of rate and placement on availability and residual value of P in an Oxisol of Central Brazil. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh. 160 pp.

Table 2. Profile analysis of selected Oxisols and Ultisols from experiment stations.

Horizon (cm)	Clay %	Sand %	pH (1:1H ₂ O)	Org.C %	Exchangeable cations (mcq/100 g)					Al satn. %
					Al	Ca	Mg	K	CEC	
Oxisol, Brasilia, Cerrado of Brazil. Typic Haplustox, fine, kaolinitic isohyperthermic. Dark Red Latosol Profile 1, Centro de Pesquisa Agropecuaria dos Cerrados. (Source: EPFS, 1964).										
0-10	45	36	4.9	1.8	1.9	0.4	.10	2.4	79	
10-35	48	33	4.8	1.2	2.0	0.2	.05	2.2	89	
35-70	47	35	4.9	0.9	1.6	0.2	.03	1.8	88	
70-150	47	35	5.0	0.7	1.5	0.2	.01	1.7	88	
150-260	42	39	4.6	0.3	0.7	0.2	.02	0.9	76	
Oxisol, Carimagua, Llanos Orientales of Colombia. Tropeptic Haplustox, fine clayey mixed, isohyperthermic. Profile Ca-4, Centro Nacional de Investigaciones Carimagua. (Source: Mejía 1975).										
0-20	37	6	4.9	3.1	2.8	0.2	0.2	.10	3.4	82
20-51	39	5	5.0	1.5	2.0	0.1	0.1	.10	2.3	85
51-82	40	5	4.8	0.8	1.9	0.1	0.1	.10	2.2	84
82-117	40	5	5.4	0.6	1.1	0.1	0.1	.10	1.6	69
117-132	48	5	5.8	0.4	-	0.2	0.2	.30	0.8	-
132-152	52	4	5.9	0.3	-	0.2	0.2	.30	0.7	-
Ultisol, Josepín, Mesas Orientales de Venezuela. Oxic Paleustult, fine loamy, isohyperthermic. Maturín series Profile I. Universidad del Oriente (Source: Espinosa, 1970).										
0-28	24	69	4.7	0.9	0.5	0.5	0.1	.01	1.1	43
28-65	29	61	4.6	0.6	0.6	0.4	0.1	.01	1.1	54
65-96	37	53	4.7	0.3	0.6	0.4	0.1	.01	1.1	50
96-220	40	51	4.9	0.4	0.7	0.4	0.2	0.1	1.3	52
Ultisol, Yurimaguas, Amazon Jungle of Peru. Typic Paleudult, fine loamy, siliceous, isohyperthermic. Profile Yu-13, Estación Experimental de Yurimaguas (Source: Tyler 1975).										
0-5	6	80	3.8	1.3	2.0	.84	.37	.20	3.4	59
5-13	10	70	3.7	0.8	2.6	.05	.03	.04	2.7	96
13-43	15	61	3.9	0.4	3.1	.05	.03	.03	3.2	96
43-77	17	57	4.0	0.3	3.1	.03	.02	.02	3.2	97
77-140	25	51	4.1	0.2	4.5	.03	.01	.03	4.6	98
140-200	24	54	4.4	0.2	3.8	.06	.03	-	3.9	96
Ultisol, Pucallpa, Amazon Jungle of Peru. Aquic Paleudult, clayey, mixed, isohyperthermic. Profile Pu-2. Instituto Veterinario de Investigaciones del Trópico y Altura (Source: North Carolina State University 1973).										
0-3	27	35	5.2	6.3	0.2	4.2	2.1	.52	7.1	3
3-21	45	17	4.3	1.9	4.0	2.2	1.2	.40	7.9	51
21-62	59	15	4.2	1.0	8.7	0.8	0.9	.32	10.8	81
62+	59	21	4.1	0.5	11.6	0.4	0.7	.24	13.1	89

TABLA 3.- Extensión aproximada de área con limitaciones edáficas en la región de suelos ácidos infértiles. Extensión total de cada Orden en paréntesis. Signos de interrogación indican información insuficiente.

Limitación Edáfica	Oxisoles (512)	Ultisoles (320)	Inceptisoles (119)	Entisoles (88)	Histosoles (4)	Area Total (1043)	% del Total
----- millones ha -----							
FISICA:							
Baja capacidad retención agua	504	0	0	79	0	583	56
Stress de agua (3 meses)	170	35	15	79	0	299	29
Erosión	17	160	47	80	0	304	29
Compactación	0	160	0	9	0	169	16
Mal drenaje	0	72	47	0	4	123	12
Laterita	48	71	0	0	0	119	11
QUIMICA:							
Deficiencia P	512	320	83	83	4	1002	96
Deficiencia N	504	306	71	88	0	969	93
Deficiencia K	512	160	0	40	4	799	77
Toxicidad Al	409	256	18	73	0	756	72
Deficiencia S	512	160	0	73	0	745	71
Deficiencia Mg	496	224	0	7	4	731	70
Deficiencia Ca	504	224	0	0	4	732	70
Retención P	512	160	0	0	0	672	64
Deficiencia Zn	468	100	0	77	0	645	62
Baja CIC	504	224	0	73	0	801	77
Deficiencia Cu	256	50	0	?	4	310	30
Salinidad	0	0	0	0	0	0	0
Alcalinidad	0	0	0	0	0	0	0
Deficiencia Fe	0	0	0	0	0	0	0
Toxicidad Mn	?	?	?	0	0	?	?
Deficiencia B	?	?	?	?	?	?	?
Deficiencia Mo	?	?	?	?	?	?	?

Fuente: Sánchez y Cochrane (1979)