

RELACIONES SUELO-PLANTA QUE AFECTAN LAS DIFERENCIAS ENTRE ESPECIES
Y VARIETADES PARA TOLERAR BAJA DISPONIBILIDAD DE FOSFORO
EN EL SUELO ^{1/}

José G. Salinas y Pedro A. Sánchez ^{2/}

Durante los últimos años tanto fitomejoradores, fitofisiólogos como especialistas en suelos, han reconocido la existencia de diferencias entre especies y variedades para tolerar factores adversos del suelo. Las más notables son las diferencias existentes entre variedades en cuanto a resistencia a la sequía y a elevados niveles de saturación de aluminio en el suelo. El hecho de que genes específicos hayan sido identificados como reguladores de algunos de estos factores, sugiere que la tolerancia varietal a condiciones adversas del suelo puede ser incorporada como objetivo específico en el mejoramiento de plantas. Un mejor entendimiento de las diferencias entre especies y variedades puede constituir un aporte significativo al adaptarlas en nuevas áreas, las cuales requerirán insumos más bajos en fertilizantes.

El fósforo es uno de los elementos más limitantes en la mayoría de los suelos tropicales altamente meteorizados, tales como los Oxisoles y Ultisoles, así como también en suelos derivados de cenizas volcánicas (Andepts). La alta capacidad de fijación de fósforo en estos suelos en formas no inmediatamente disponibles para las plantas, presenta varias implicaciones agronómicas y económicas. Probablemente, es correcto afirmar que esta situación es representativa de vastas áreas en la América Tropical.

Teniendo en cuenta los altos costos actuales de fertilizantes, la solución de este problema consistiría en una triple estrategia:

^{1/} Trabajo originalmente publicado en inglés en la revista brasilera Ciencia y Cultura 28(2):156-168, 1976.

^{2/} Al presente, Jefe Sección Suelos-Nutrición Plantas, Programa Pastos Tropicales del CIAT, y Coordinador Programa de Suelos Tropicales, Universidad Estatal de Carolina del Norte, respectivamente.



2.

1) Determinar los métodos más eficientes de aplicación de fósforo a través de investigaciones sobre fuentes, frecuencia, métodos de aplicación y evaluación de los efectos residuales.

2) Reducir la capacidad de fijación de fósforo de estos suelos por medio del uso de correctivos relativamente económicos, tales como cal y silicatos.

3) Seleccionar y usar especies y variedades más tolerantes y eficientes a baja disponibilidad de fósforo en el suelo.

A pesar de que las diferencias entre especies y variedades mejor estudiadas son relativas a la resistencia a sequía y a altos niveles de aluminio en el suelo, diferencias entre especies y variedades en cuanto a la utilización eficiente del fósforo, han sido reconocidas hace más de 40 años (Thomas, 1930, Lyness, 1936). Sin embargo, los autores desconocen los casos en que estos conceptos hayan sido aplicados a nivel de agricultor.

El presente trabajo constituye una revisión y actualización de conocimientos sobre la tolerancia de especies y variedades a una baja disponibilidad de fósforo en el suelo. El propósito principal es resumir el estado actual de conocimientos del tema en términos de:

- 1) La cuantificación de tales diferencias.
- 2) Los mecanismos considerados responsables por estas diferencias.
- 3) La influencia del aluminio en la tolerancia a bajos niveles de fósforo, y
- 4) La respuesta diferencial de cultivos a la fertilización fosforada.

EXISTENCIA DE RESPUESTA DIFERENCIAL ENTRE ESPECIES Y VARIEDADES A BAJOS NIVELES DE FOSFORO

Evidencias de Campo

Las diferencias entre especies cultivadas son bastante conocidas por los agricultores. En la sabana de "Campo Cerrado" del Brasil, así como también en otras regiones tropicales con suelos similares, se siembra más a menudo arroz de secano que maíz, a pesar de que el maíz tolera muchos más las sequías temporales (veránicos) que ocurren en la estación lluviosa.

Un trabajo reciente efectuado en los Llanos Orientales de Colombia en Oxisoles, muy semejantes a los de "Cerrado", nos proporciona una explicación a esta observación general. Especialistas de CIAT (1971) compararon la respuesta a aplicaciones de cal y fósforo en arroz de secano y maíz sembrados al mismo tiempo, y en parcelas adyacentes. La Figura 1, ilustra estos resultados y muestra dramáticamente que el arroz de secano no respondió al fósforo mientras que el maíz requirió 50 kg P_2O_5 /ha para obtener rendimientos en grano comparables a los de arroz.

En una reciente revisión bibliográfica sobre investigaciones de suelos en la América Tropical, Kamprath (1973) observó que las recomendaciones generales para maíz son de 100 a 150 kg P_2O_5 /ha, mientras que para el arroz de secano son de 0 a 60 kg P_2O_5 /ha. Estos datos muestran la importancia práctica de las diferencias entre especies.

Existe también evidencia cuantitativa adicional que puede ser agrupada en dos clases: diferencias entre especies o variedades en relación a niveles críticos externos de fósforo (en el suelo) y niveles críticos internos (en la planta).

Niveles Críticos Externos

La única forma de fósforo absorbido por las plantas es el ión fosfato de la solución del suelo. Un informe reciente (Fox *et al.* 1974) ha demostrado la existencia de una concentración óptima de fósforo en la solución del suelo que correlaciona con una producción adecuada y que esta concentración varía entre especies. Los resultados ilustrados en la Figura 2 muestran que especies tales como batata (*Ipomoea batatas*) son más tolerantes a bajos niveles de fósforo en la solución del suelo que lechuga (*Lactuca sativa*) mientras que maíz (*Zea mays*) y repollo (*Brassica pekinensis*) ocupan posiciones intermedias.

Si la concentración de fósforo en la solución del suelo que produce 95% del rendimiento máximo, es considerado como el "requerimiento externo de fósforo", entonces existe diferencias significativas entre especies. La Tabla 1 indica una diferencia de 10 veces en este requerimiento externo de P entre dos hortalizas similares (lechuga y repollo). Esta tabla indica además que el requerimiento externo de P para una leguminosa forrajera del género *Desmodium* fué alto durante el período de establecimiento (0.20 ppm)

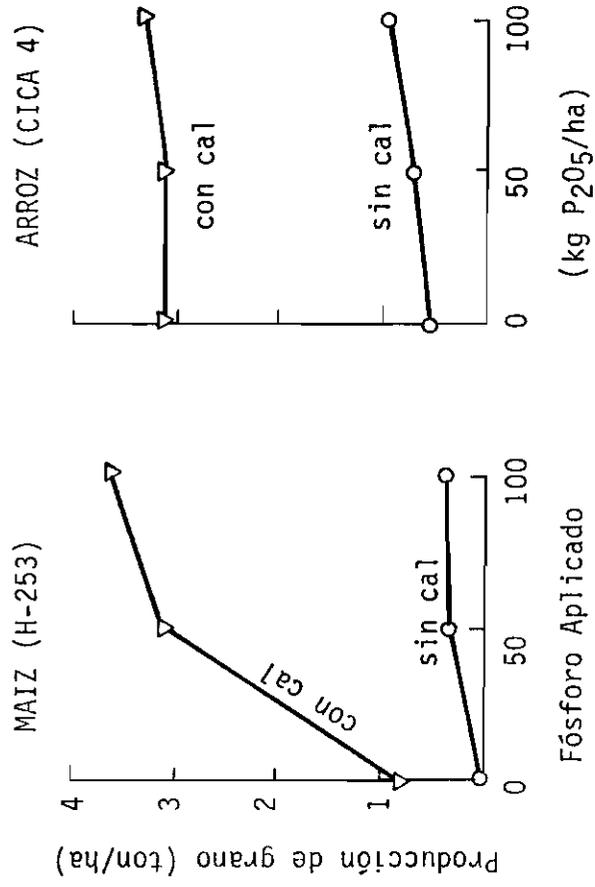


FIGURA 1. Diferencias entre maíz y arroz de secano en respuesta a aplicaciones de fósforo en un Oxisol de los Llanos Orientales de Colombia. (CIAT 1971).

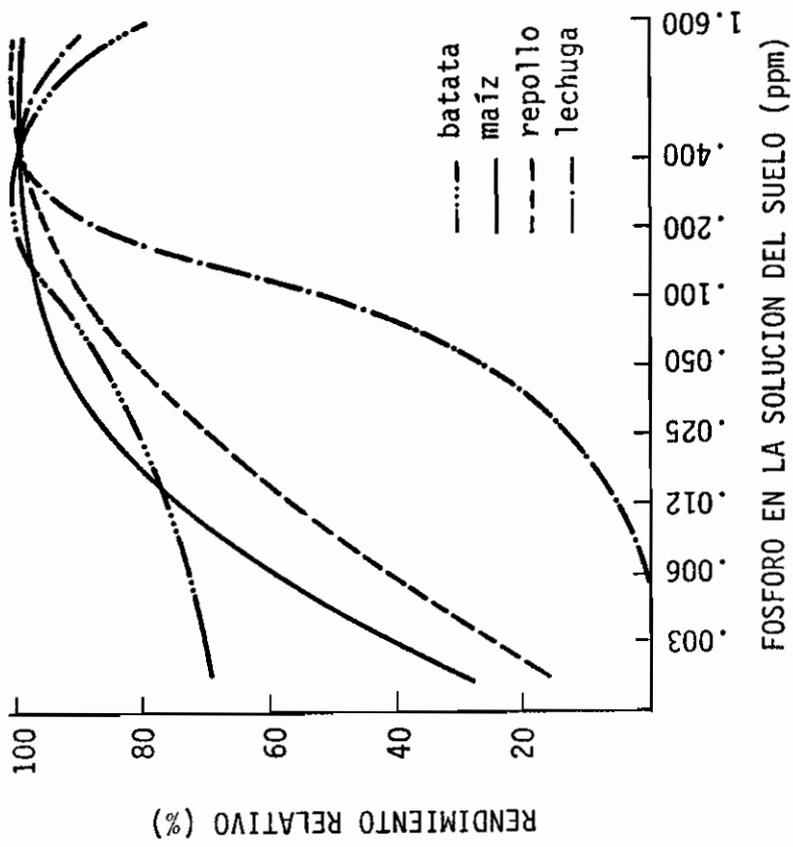


FIGURA 2. Curvas de respuesta para batata, maíz, repollo y lechuga cultivados en un suelo Latosol rojo (Eutrustox) de Hawaii. (Fox et al., 1974).

TABLA 1 — Niveles críticos externos de fósforo de varios cultivos tropicales.

CULTIVO	FOSFORO EN LA SOLUCION DEL SUELO ASOCIADO CON UN 95% DE RENDIMIENTO MAXIMO
	ppm
Lechuga	0.40
Tomate	0.25
Pepino	0.20
Soya	0.20
<u>Leguminosa forrajera</u> (Desmodium aparines)	
establecimiento	0.20
segundo corte	0.01
Batata	0.10
75% rendimiento máximo	0.003
Maíz	0.60
Sorgo	0.50
Repollo	0.04

Fuente: Fox et al (1974) y Fox (datos no publicados).

pero disminuyó a 0.01 ppm P después del segundo corte. Esta última comparación sugiere que el suministro de fósforo a leguminosas tropicales es especialmente crítica durante el período de establecimiento en suelos bajos en este elemento.

El bajo rendimiento externo de fósforo en el caso de batata es de interés considerable. El hecho de que un 75% de su rendimiento máximo sea obtenido con niveles tan bajos como 0.003 ppm P en la solución del suelo, tiene una implicación económica importante. Desafortunadamente, existen pocos datos disponibles para otros importantes cultivos, tales como arroz, yuca, trigo, cowpea, o para muchas gramíneas y leguminosas forrajeras.

La cantidad de fertilizante fosforado necesaria para aumentar la concentración de P en la solución del suelo a niveles óptimos, varía drásticamente con el tipo de suelo debido a diferencias en su capacidad para "fijar" fósforo. La relación entre fósforo fijado y fósforo en la solución del

suelo puede ser evaluada por medio de curvas de fijación de P conocidas también como "isotermas de adsorción", desarrolladas por Fox y Kamprath (1970). Tales curvas muestran que las cantidades de P necesarias para obtener niveles óptimos en la solución del suelo alrededor de 0.2 ppm P varía considerablemente entre suelos considerados con una alta capacidad fijadora de P. Por ejemplo, un Ultisol arenoso (Podzol Vermelho Amarelo) de la selva amazónica del Perú requiere alrededor de 25 ppm de P para tener ese nivel en la solución del suelo; un Ultisol arcilloso de la misma región requiere 100 ppm P; un Oxisol arcilloso (Latosol Vermelho Amarelo) de los Llanos Orientales de Colombia requiere alrededor de 250 ppm P; un Oxisol limoso (Latosol Vermelho Amarelo) de Brasilia requiere 550 ppm P, y un Oxisol arcilloso (Latosol Vermelho Escuro) de Brasilia requiere 750 ppm P (North Carolina State University, 1973; Fox *et al.*, 1974). Estas diferencias son debidas principalmente a diferencias en comparación mineralógica y textura. La textura por sí misma tiene una influencia directa en los niveles óptimos de P en la solución del suelo. Para maíz y frijol cultivados en suelos arcillosos, el requerimiento externo de P en la solución del suelo es alrededor de 0.07 ppm P pero en suelos arenosos es alrededor de 0.2 ppm P (Baldovinos y Thomas, 1967; Fox y Kamprath, 1970). El mayor requerimiento en suelos arenosos es debido a la discontinuidad existente en la solución del suelo y a la menor difusión.

Niveles Críticos Internos

Los trabajos de Andrew y Robins (1969, 1971) en Australia, confirman la existencia de niveles críticos internos. Ellos determinaron las concentraciones críticas de fósforo en la parte aérea de varias especies de pastos tropicales, las cuales fueron correlacionadas con máximos rendimientos. Este porcentaje de fósforo en la parte aérea de la planta, sobre el cual no hubo respuesta posterior de crecimiento, fue considerado como nivel crítico interno de fósforo. Algunos de sus resultados (Tabla 2) muestran que especies leguminosas forrajeras tales como *Stylosanthes humilis* y *Centrosema pubescens* tienen un nivel crítico interno más bajo que especies tales como *Glycine weightii* y *Medicago sativa*. Las primeras dos especies son nativas de regiones con suelos bajos en fósforo disponible y otros nutrimentos.

La misma observación fue hecha con gramíneas forrajeras. Gramíneas tales como *Digitaria decumbens* y *Melinis minutiflora* tienen bajos niveles

TABLA 2 — Niveles Críticos Internos de Fósforo de especies forrajeras asociadas con rendimientos máximos en Queensland, Australia.

ESPECIE FORRAJERA	% P EN PARTE AEREA
Leguminosas:	
<i>Stylosanthes humilis</i>	0.17
<i>Centrosema pubescens</i>	0.16
<i>Desmodium intortum</i>	0.22
<i>Glycine weightii</i>	0.23
<i>Medicago sativa</i>	0.25
Gramíneas:	
<i>Digitaria decumbens</i>	0.16
<i>Melinis minutiflora</i>	0.18
<i>Panicum maximum</i>	0.19
<i>Pennisetum clandestinum</i>	0.22
<i>Chloris gayana</i>	0.23
<i>Paspallum dilatatum</i>	0.25

Fuente: Andrew y Robins (1969, 1971).

críticos y son muy comunes en suelos ácidos con baja disponibilidad de fósforo, mientras *Chloris gayana* y *Paspallum dilatatum* tienen un nivel crítico interno más alto.

Selección Directa

El Instituto Internacional de Investigación del Arroz en Filipinas (IRRI) está conduciendo un programa relativo a seleccionar variedades de arroz tolerantes a varias condiciones adversas del suelo, incluyendo baja disponibilidad de fósforo en el suelo. A través de experimentos preliminares en invernadero (IRRI, 1971; Ponnampereuma y Castro, 1972) seguidos de experimentos de campo con dos niveles de fósforo aplicados (IRRI, 1972) han clasificado un gran grupo de variedades de acuerdo a su tolerancia a bajos niveles de fósforo en el suelo. Algunos ejemplos están ilustrados en la Tabla 3. La clasificación por grado de tolerancia está basada en la respuesta

TABLA 3 . Clasificación de variedades de arroz de acuerdo a su tolerancia a baja disponibilidad de fósforo en un Ultisol de Louisiana, Filipinas.

TOLERANTE	MODERADAMENTE TOLERANTE	MODERADAMENTE SUSCEPTIBLE	SUSCEPTIBLE
IR 4-11	IR 5	IR 442-2-58	IR 579-48-1
Bahagia	IR 8	IR 1008-14-1	IR 747B-26-3
BG-79	IR 20	IR 1154-233-2	IR 878B-4-220
CAS-209	IR 22	Taichung (N) 1	Bala
Engkatok	IR 24	TKM6	C 22
Pelita I/1	IR 661-1-70		Colombia 1
Pelita I/2	IR 1154-68-2		CP231xSL017
RD 1	CICA 4		ICA 10
SR 26 B	Peta		M1-48
	T442-35		M1-273
			OS 4
			SML Acorni

Fuente: IRRI (1972)

relativa a las aplicaciones de fósforo en el campo. Desafortunadamente, datos que puedan ser usados para estimar los niveles críticos internos y/o externos no fueron incluidos. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que puede ser posible la selección de variedades no solo para tolerancia a baja disponibilidad de fósforo sino también para tolerancia a otros problemas del suelo, tales como deficiencia o toxicidad a hierro y a concentraciones tóxicas de compuestos reducidos. Las variedades con un espectro más amplio de resistencia a condiciones adversas al suelo son: IR 24, CAS 209, y BG 79. Las variedades Pelita I/1 y Pelita I/2 son consideradas como fuentes genéticas para tolerancia a bajos niveles de fósforo.

Este tipo de trabajo con datos analíticos adicionales puede ser conducido con varios cultivos de una manera relativamente corta y directa para obtener la información necesaria.

POSIBLES MECANISMOS FISIOLÓGICOS.

Existen cuatro mecanismos fisiológicos principales en la literatura que

intentan explicar la existencia de diferencias entre especies y variedades relativas a la tolerancia a bajos niveles de fósforo: 1) Extensión radicular, 2) Exudación radicular, 3) Presencia de *Micorriza* y 4) Tasas diferenciales de absorción y translocación de fósforo.

Extensión Radicular

A primera vista, la primera explicación es tal vez la más simple. Investigadores pioneros sugirieron que especies y variedades que tengan mayor superficie de absorción radicular pueden utilizar mejor el fósforo disponible en el suelo (Thomas, 1930, Lyness, 1936, Rabideau, et al, 1950). Sin embargo, varios años después, Freid (1953) afirmó que las diferencias entre especies o variedades con respecto a la utilización de fósforo es independiente del tamaño de las raíces o de la superficie radicular. Las ideas de Freid fueron posteriormente confirmadas por recientes resultados de Koyama y Snitwongse (1971), quienes observaron que las diferencias en la acumulación de fósforo entre dos variedades de arroz en Tailandia no fueron debido a diferencias en la extensión radicular sino debido a la eficiencia para absorber el fósforo del suelo relativo. En contraste, Singh y colaboradores (1970) observaron en la India que dos variedades de trigo con sistemas radiculares profundos y compactos, utilizaron más fósforo proveniente del superfosfato que la variedad Safed Lerma, la cual tiene un sistema radicular superficial y disperso.

La validez de la hipótesis de la extensión radicular es difícil de probar por la falta de técnicas apropiadas para medir con precisión el crecimiento de las raíces en condiciones de campo (Pearson, 1974). Sin embargo, estimaciones preliminares pueden ser obtenidas en condiciones de invernadero con una precisión aceptable.

Exudación Radicular

Comber (1922) consideró el óxido de carbono como un agente activo en la utilización de fósforo. El autor sostiene la teoría de que las raíces de algunas plantas excretan más óxido de carbono que otras, provocando diferencias de pH en la rizosfera. Una mayor acidez en la zona radicular incrementaría la concentración de fósforo en la solución del suelo y de este modo aumentar la absorción de este elemento. Sin embargo, Gerretsen (1948) observó que las raíces no tendrían un efecto tan marcado en la modificación

del pH del suelo, pero observó una mayor absorción de fósforo por plantas que crecieron en arena conteniendo fósforo en presencia de microorganismos que en ausencia de ellos. Estas observaciones implican que las raíces por sí mismas no tienen efecto en el incremento de la concentración de fósforo en el medio externo, pero las colonias de microorganismos que se desarrollan en la exudación de las raíces sí tienen efecto. Black (1968) concluyó que las observaciones de Gerretsen, representaban una sustancial modificación de la teoría original del óxido de carbono. La validez de esta hipótesis es cuestionable ya que fue estudiada solo en soluciones nutritivas y en arena. Rovira y Davey (1974) consideran tales tipos de estudios difíciles de extrapolar a las condiciones del suelo. Además, Kerr (1964) observó que es difícil determinar la contribución individual de la exudación de la raíz en la disponibilidad de nutrimentos en el suelo debido a que la exudación radicular se mezcla casi inmediatamente con otros componentes orgánicos resultantes de la actividad metabólica de los microorganismos del suelo. Esta mezcla de compuestos orgánicos puede entonces afectar la solubilidad del fósforo de una manera impredecible.

Presencia de Micorriza

McComb (1938) postuló que la presencia del hongo *Micorriza* facilita la absorción del fósforo por las plantas. Esta hipótesis fue basada en investigaciones realizadas con especies coníferas desarrolladas en suelos de baja fertilidad, donde los árboles más robustos fueron aquellos que mostraron una mayor proporción de raíces infectadas con *Micorriza*. Varios investigadores (Gerdemann, 1968, 1970; Daft y Nicolson, 1966, 1969; Holevas, 1966 y Baylis, 1967) han demostrado los efectos de la infección del hongo *Micorriza* en el crecimiento de las plantas bajo una amplia variedad de condiciones. Muchos de ellos observaron la estimulación del crecimiento de la planta, particularmente a niveles de baja disponibilidad de fósforo en el suelo. La infección de *Micorriza* aumenta la habilidad de la planta para absorber nutrimentos y acumular fósforo en las raíces (Gray y Gerdemann 1969). Las plantas infectadas con *Micorriza* fueron capaces de utilizar más eficientemente las formas menos disponibles de fósforo (Daft y Nicolson, 1966; Murdock et al, 1967). Baylis (1970) mostró que especies forestales con sistemas de raíces pobremente desarrolladas son huéspedes obligados del hongo *Micorriza* en suelos con baja disponibilidad de fósforo. Rovira y Davey (1974) indicaron que la presencia de ciertos tipos de micro-

organismos en la rizosfera entre ellos *Micorriza*, puede incrementar la cantidad de fósforo disponible para las plantas disolviendo las formas minerales menos solubles y mineralizando formas orgánicas de fósforo en el suelo. Gerdemann (1974) indicó que un mejor entendimiento del rol del hongo *Micorriza* en alterar la disponibilidad de fósforo para las plantas y su efecto en la producción de cultivos, sería de una importancia económica considerable.

Tasas de Absorción y Translocación de Fósforo

Una serie de recientes estudios ha enfocado el problema en una forma dinámica, i.e., la relación entre parámetros tales como tasas de absorción de fósforo, tasas de translocación de fósforo y tasas de crecimiento relativo (Asher y Loneragan, 1967; Clarkson, 1967; Nassery, 1970). Las tasas de absorción de fósforo (PAR) pueden ser definidas como la cantidad de fósforo tomado por la planta por unidad del peso de raíz por unidad de tiempo (e.g. ug P/g/día). Las tasas de translocación de fósforo (PTR) pueden ser definidas como la cantidad de fósforo translocado a la parte aérea por unidad de peso de raíz por unidad de tiempo. Las unidades están dadas también en ug P/g/día. Las tasas relativas de crecimiento (RGR) pueden ser definidas como el incremento en peso seco por unidad de material vegetal por unidad de tiempo (g/g/día).

Las diferencias de especies tales como aquellas dadas por Andrew y Robins (1969, 1971) pueden ser explicadas en términos de estos parámetros. Andrew y Vanden Berg (1973) encontraron que la mayor tolerancia de *Stylosanthes humilis* a baja disponibilidad de fósforo fue debida a una alta tasa de absorción de P por sus raíces en comparación con aquellas leguminosas de menor tolerancia a bajo fósforo. Dev y colaboradores (1970) usando cuatro variedades de arroz, encontraron que las diferencias varietales fueron debidas a diferentes tasas de absorción de fósforo entre variedades de arroz.

Loneragan (1968) provee una explicación a estas observaciones indicando que cuando la concentración de un nutrimento dado en la solución nutritiva es baja y constante, no se observa deficiencia del elemento, si las plantas pueden absorberlo a una tasa suficientemente rápida como para mantener un crecimiento continuo. Nye (1966) indica que la tasa de absorción de fósforo es directamente proporcional a la concentración de fósforo en la

sugiere que cuando el suministro de fósforo es bajo, el lento crecimiento inherente de una especie o variedad puede ser un mecanismo para tolerar bajos niveles de fósforo.

Una segunda explicación fue dada por Nassery (1970) indicando que las diferencias en crecimiento entre especies o variedades son a menudo debidas, no a diferencias en las tasas de absorción de fósforo (PAR), sino a diferencias en las tasas de translocación de fósforo (PIR); ésto es, la cantidad de fósforo transportado de las raíces a la parte aérea en relación al contenido total de fósforo de la planta (parte aérea y raíces).

Salinas (1974) trabajando con dos variedades de arroz (IR 5 y Bluebonnet 50), observó diferencias varietales en las tasas de absorción de fósforo, tal como ilustra la Fig. 4. Estos resultados sugieren que IR 5 tiene un sistema radicular más eficiente que Bluebonnet 50, desde que la máxima absorción de fósforo por Bluebonnet 50 ocurrió a una concentración de 0.2 ppm P, mientras IR 5 mostró la misma tasa de absorción de fósforo solo a una concentración de 0.05 ppm P.

Parece que las diferencias varietales son más pronunciadas durante las etapas de crecimiento inicial. Koyama y Chammek (1971) observaron grandes diferencias de crecimiento entre dos variedades de arroz durante la etapa de macollamiento pero diferencias leves durante la etapa de floración (Figura 5). También encontraron que una concentración interna de fósforo por debajo de 0.13% durante la etapa de macollamiento fue crítica para la variedad Muey Naung 62-M, la cual mostró deficiencia de fósforo pero no para la variedad Dawk Mali 3. Los autores concluyen que la diferencia varietal fue debida a la habilidad de las plantas para absorber y translocar fósforo bajo condiciones de baja disponibilidad de fósforo en el suelo.

Interacciones Aluminio - Fósforo

Los problemas de deficiencia de fósforo en suelos ácidos del trópico usualmente ocurren junto con la toxicidad de aluminio. Los dos problemas son difíciles de separar debido a la afinidad química entre ambos elementos. Consecuentemente, interacciones aluminio-fósforo tienen que ser consideradas al evaluar la tolerancia de variedades y especies a ambos problemas.

Diferencias entre especies y variedades para tolerar niveles tóxicos de aluminio, han sido relacionadas con diferencias en la habilidad de las

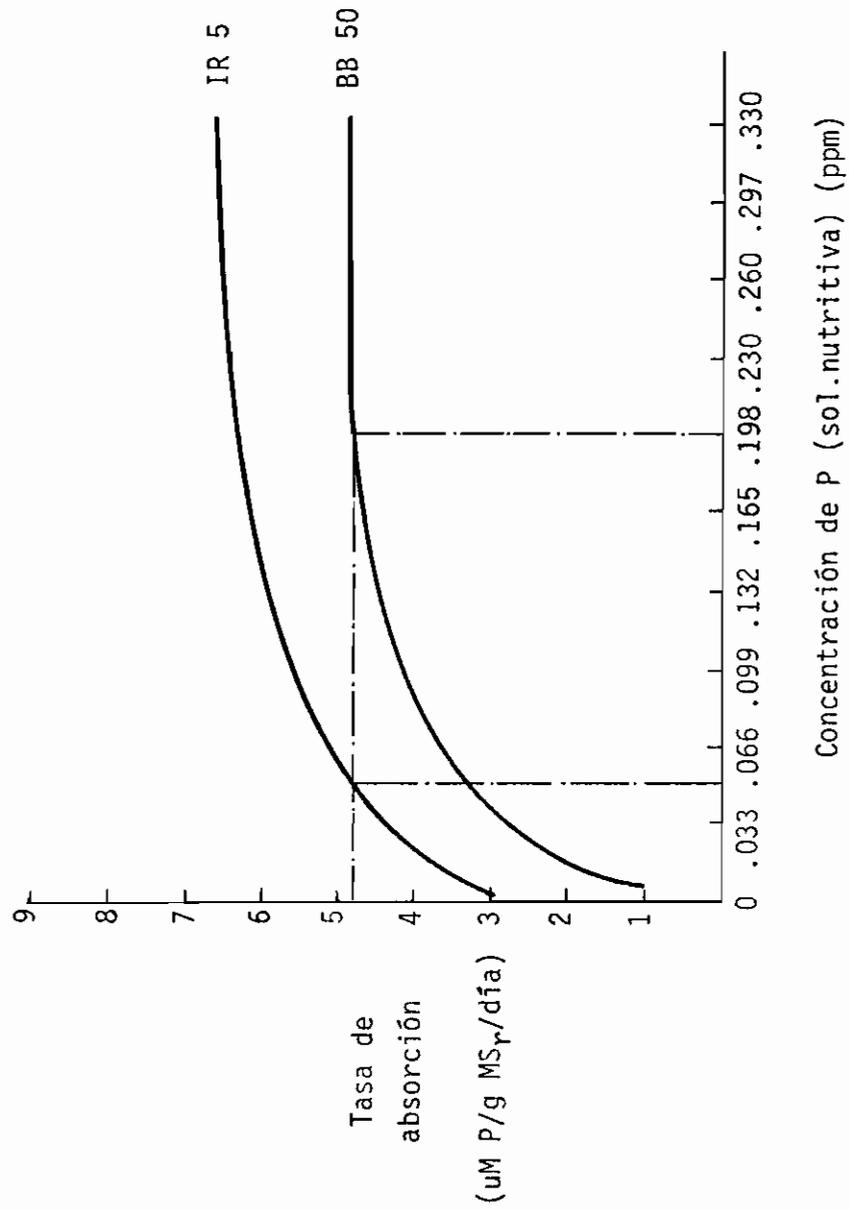


FIGURA 4. Relación entre el suministro externo de fósforo y la tasa de absorción de fósforo en dos variedades de arroz. (Salinas, 1974. Datos no publicados).

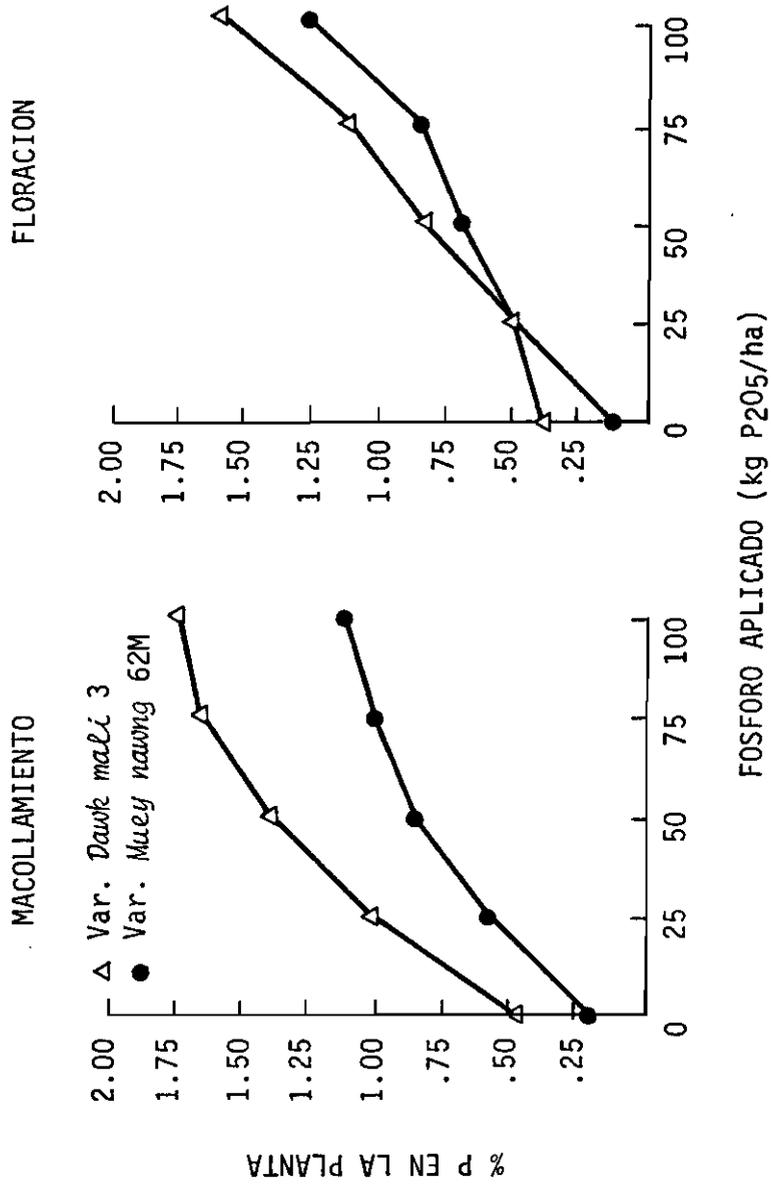


FIGURA 5. Variación del contenido de P durante el desarrollo de dos variedades de arroz a diferentes niveles de fósforo. (Koyama y Chammeck, 1971).

plantas para absorber y utilizar fósforo en presencia de altos niveles de aluminio. Ikeda (citado por Foy, 1974) indica la existencia de una estrecha correlación entre tolerancia a aluminio y tolerancia a baja disponibilidad de fósforo en variedades de trigo. Clarkson (1967) encontró que la alta tolerancia a aluminio de *Agrostis setacea* en comparación con *Agrostis canina* y *Agrostis stolonifera* está asociada con una tolerancia a baja disponibilidad de fósforo. Otsuka (1968ab) indicó que la alta tolerancia a aluminio de *Datura* comparada con tomates fue relacionada a la gran habilidad de *Datura* para absorber fósforo en presencia de aluminio.

McClellan y Chiasson (1966) encontraron que la adición de aluminio redujo la concentración de fósforo en las raíces de cebada. Ellos observaron que este efecto fue más pronunciado en las variedades más sensitivas al aluminio. Andrew y Vanden Berg (1973) hicieron observaciones similares cuando varias especies de leguminosas forrajeras fueron sometidas a varias concentraciones de aluminio en soluciones nutritivas. Algunos de sus resultados (Figura 6) muestran que *Desmodium uncinatum* y *Stylosanthes humilis* son tolerantes a niveles altos de aluminio mientras *Glycine weightii* y *Medicago sativa* son bastante sensitivas. Esto se demuestra en datos de producción de materia seca en la parte aérea de la planta. Las diferencias en materia seca de las raíces son menos espectaculares debido al engrosamiento que normalmente acompaña a la toxicidad de aluminio. Con excepción de la alfalfa, el incremento de aluminio resultó en un incremento de la tasa de adsorción de fósforo. Este efecto fue más pronunciado en las dos especies tolerantes a aluminio. La mayor parte del fósforo absorbido fue acumulado externa o internamente en la raíz. Solo 2 a 16% del fósforo fue translocado a la parte aérea durante el tiempo de experimentación. Si bien el incremento de los niveles de aluminio disminuyó la tasa de translocación de fósforo, las dos especies tolerantes a aluminio promediaron 11% de translocación, mientras que las dos variedades sensitivas a aluminio promediaron 6.5%. Resultados similares fueron obtenidos por Randall y Vose (1963) con plantas de *Lolium perenne* luego de ocho semanas de crecimiento.

Es conocido el hecho de que una absorción normal de fósforo pueda tener lugar a altos niveles de aluminio (Ragland y Coleman, 1962; Cruz et al., 1967; Weisel et al., 1970), consecuentemente, la medida de la tasa de adsorción de fósforo (PAR) no parece ser adecuada para evaluar las interacciones de fósforo-aluminio. El parámetro crítico parece ser la tasa de translocación de fósforo (PTR).

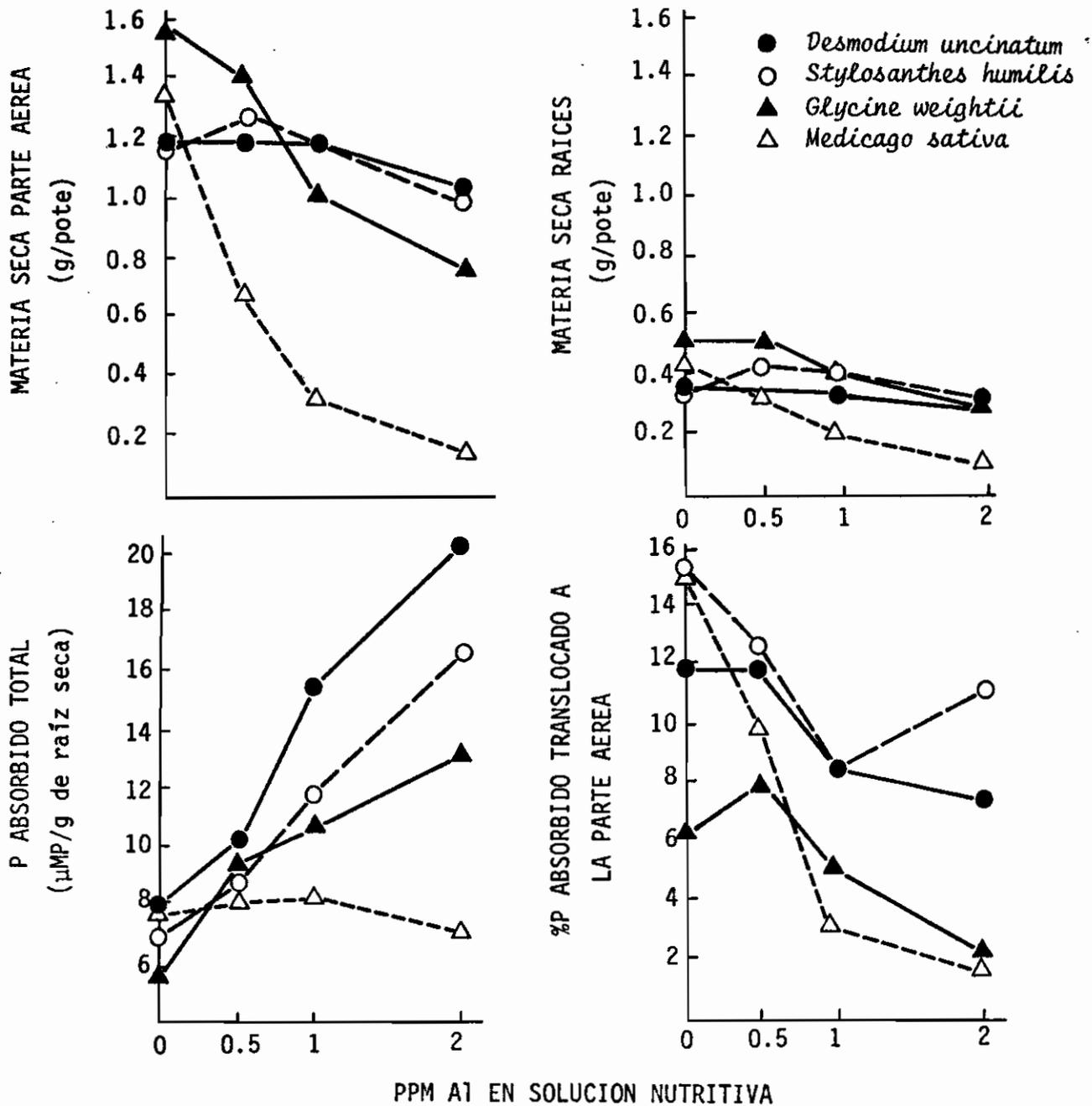


FIGURA 6. Efecto del aluminio en el crecimiento, tasa de absorción de P y tasa de translocación de P de 4 leguminosas forrajeras. Adaptado de Andrew y Vanden Berg (1973).

Wright y Donahue (1953) y McLeod y Jackson (1967) encontraron que el aluminio inactiva el fósforo primeramente dentro de las raíces, y de este modo interfiere con el metabolismo normal de fósforo en las plantas. Rasmussen (1968) usando análisis x-ray observó que el aluminio y fósforo fueron concentrados en las mismas áreas dentro las raíces y sugirieron como mecanismo la precipitación de Al y P como fosfatos de aluminio. McCormick y Borden (1972) usando técnicas fotomicrográficas mostraron que el fósforo es precipitado por altos niveles de aluminio en las paredes de las células y en la membrana citoplasmática de las células epidérmicas y corticales al emplear cebada y poplar. Consecuentemente, diferencias entre especies en relación a aluminio puede depender de la tasa a la cual el fósforo puede escapar esta precipitación siendo translocado a la parte aérea.

Hay muchos otros factores además de la translocación de fósforo que afectan las diferencias entre especies y variedades para tolerar aluminio. El lector puede referirse a los artículos de Foy y Brown (1964) y Foy (1974) para una discusión comprensiva de este objetivo.

TOLERANCIA A BAJOS NIVELES DE FOSFORO Y RESPUESTA A FERTILIZANTES

El interés de seleccionar especies y variedades las cuales presenten tolerancia a bajos niveles de fósforo disponible es disminuir la cantidad de fertilizante fosforado necesario para rendimientos adecuados. Los datos de Andrew y Robin (1969) ilustrados en la Figura 7, muestran que ésto sucede bajo condiciones de campo. La especie con el más bajo requerimiento interno de fósforo de acuerdo a la Tabla 2 (*Stylosanthes humilis*), produjo los más altos rendimientos a los niveles más bajos de suministro de fósforo.

Bajo condiciones de campo en Tailandia, Koyama y Chammeck (1971) encontraron que a niveles altos de fósforo aplicados no hubo diferencias en los rendimientos de dos variedades de arroz. A niveles bajos de fósforo el rendimiento en grano de la variedad de arroz Muey Naung fue significativamente menor que el rendimiento de la variedad Dawk Mail 3. Además, las diferencias varietales fueron más pronunciadas cuando el fósforo no fue aplicado (Figura 8).

Existen algunas evidencias preliminares que indican diferencias entre especies en cuanto a la utilización de diferentes formas de fertilizantes fosforados. Deist y colaboradores (1971) encontraron que especies dicotiledoneas utilizan la roca fosfórica mejor que las especies monocotiledoneas.

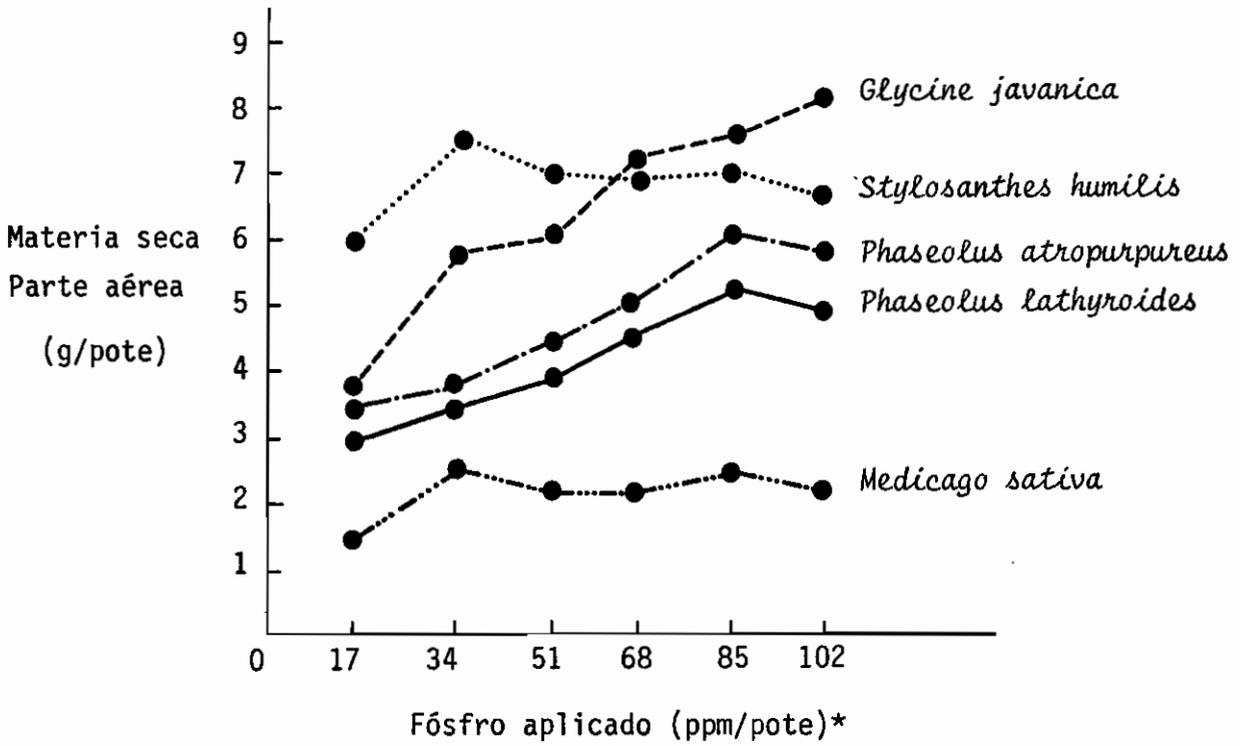


FIGURA 7. Respuesta a la aplicación de P por 5 leguminosas forrajeras (Adaptado de Andrew y Robins, 1969).

* Peso de suelo/pote = 1.8 kg.

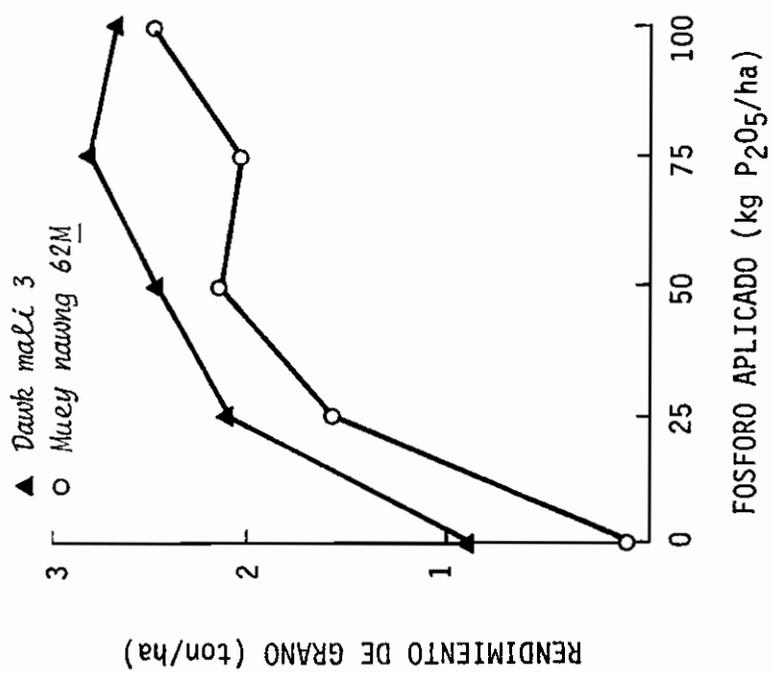


FIGURA 8. Respuesta diferencial entre dos variedades de arroz a la aplicación de fósforo en Tailandia. (Koyana y Chaimmek, 1971)

Esto es probablemente debido a grandes cantidades de calcio absorbido por las dicotiledoneas. Una información disponible en la literatura sobre este tema deja mucho que desear. No hay duda de que es necesario seleccionar variedades tolerantes a bajos niveles de fósforo en el suelo y establecer bajo condiciones de campo, curvas de respuesta a aplicaciones de fósforo que puedan identificar estas diferencias en términos cuantitativos.

CONCLUSIONES

Esta revisión sugiere que el conocimiento actual del tema puede resumirse como sigue:

1. Existen diferencias entre especies y entre variedades de la misma especie para tolerar bajos niveles de fósforo disponible en el suelo.
2. La cuantificación de estas diferencias es muy limitada. En los trópicos, los datos se limitan a la investigación sobre niveles críticos externos por Fox y colaboradores (1974) en Hawaii y a niveles críticos internos de fósforo por Andrew y colaboradores en Australia. Trabajos similares deberían ser conducidos en los trópicos americanos con variedades de las más importantes especies tales como yuca, arroz, maíz, fríjol, papa, soya, trigo, caña de azúcar, café, forrajes, etc.
3. Los mecanismos fisiológicos responsables en la tolerancia a bajos niveles de fósforo pueden ser mejor entendidos luego de obtener un conocimiento adecuado de los niveles críticos internos y externos de fósforo, y además de las tasas de absorción y translocación de este elemento en relación a tasas de crecimiento de las plantas. La posible influencia de otros nutrimentos y el efecto del hongo *Micorriza* deberían ser considerados.
4. Bajo condiciones de suelos ácidos, donde es difícil separar los efectos detrimentales del aluminio de aquellos de baja disponibilidad de fósforo, las diferencias en tolerancia a aluminio entre especies o variedades parece estar positivamente correlacionada con diferencias en tasas de translocación de fósforo en presencia de aluminio. La literatura sugiere la posibilidad de una doble tolerancia a ambos, aluminio y bajo fósforo. Sin embargo, es necesario investigaciones adicionales con otros cultivos.
5. La información disponible limitada sugiere que especies y/o variedades más tolerantes a bajos niveles de fósforo disponible producen rendimientos más altos a bajos niveles de fósforo aplicado que las especies y/o

variedades más sensitivas. Estos estudios deben llevarse a cabo bajo condiciones de campo para cuantificar estas ventajas en términos agronómicos y económicos.

6. La solución económica de la fertilización fosfórica en Oxisoles y Ultisoles con alta capacidad de fijación de fósforo, puede basarse en una estrategia de tres puntos: a) Selección de fuentes más económicas, métodos y frecuencias de aplicación de fósforo, b) Disminución de la capacidad de fijación de fósforo de estos suelos ácidos a través de mejoras relativamente económicas, tales como el encalado o la aplicación de silicatos, y c) Disminución de las tasas de aplicación de fósforo con el uso de variedades tolerantes a bajos niveles de fósforo, seleccionadas por fitomejoradores.

7. Diferencias varietales en tolerar niveles bajos de fósforo en el suelo, hasta ahora son el resultado de una selección involuntaria, basada en las propiedades del suelo donde las nuevas variedades fueron desarrolladas. La incorporación de este criterio como un objetivo específico de fitomejoramiento puede producir resultados muy satisfactorios en un corto período de tiempo. Una estrecha colaboración entre fitomejoradores y especialistas en suelos es indispensables.

REFERENCIAS

- Andrew, C. S., 1966. A kinetic study of phosphate absorption by excised roots of *Stylosanthes humilis*, *Phaseolus lathyroides*, *Desmodium uncinatum*, *Medicago sativa* y *Hordeum vulgare*. *Aust. Agric. Res.* 17:611-624.
- Andrew, C. S. y Robins, M. F., 1969. The effect of phosphorus on the growth and chemical composition of some tropical pasture legumes. I. Growth and critical percentages of phosphorus. *Aust. J. Agric. Res.* 20: 665-674; 1971. The effect of phosphorus on the growth, chemical composition and critical phosphorus percentages of some tropical pasture grasses. *Aust. J. Agric. Res.* 22: 693-703.
- Andrew, C. S. and Berg, P. J. Vanden, 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.
- Asher, C. J. and Loneragan, J. F., 1967. Response of plants to phosphate concentration in solution culture. I. Growth and phosphorus content. *Soil Sci.* 103: 225-233.

- Baylis, G.T., 1967. Experiments on the ecological significance of phycomycetous mycorrhizas. *New Phytol* 66: 231-243; 1970. Root hairs and phycomycetous mycorrhizas in phosphorus deficient soil. *Plant and soil* 33: 713-716.
- Baldovinos, S.F. and Thomas, G.W., 1967. The effect of soil clay on phosphorus uptake. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 31: 680-682.
- Biddiscombe, E.F. and Ozanne, P.G., 1970. The comparative rates of phosphate adsorption by eight annual pasture species. *Austr. J. Agr. Res.* 21: 33-44.
- Black, C.A., 1968. *Soil plant relationships*. pp. 597-599. John Wiley, New York.
- CIAT, 1971. *Informe Anual. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia*. pp. 119-121.
- Clarkson, D.T., 1966. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. *Plant physiology* 41: 165-172; 1967. Interaction between aluminum and phosphorus on root surface and cell wall material. *Plant and soil* 27: 347-356; 1967. Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *Jour. ecology* 55: 111-118.
- Comber, N.M., 1922. The availability of mineral plant food, a modification of the present hypothesis. *Jour. Agr. Sci.* 12: 363-369.
- Cruz, A.D., Haag, H.P., Sarruge, J.R. and Malavolta, E., 1967. Aluminum phosphorus interaction in two varieties of wheat cultivated in nutrient solution. *An Esc. Super. Agr. Luis de Queiroz, Univ. Sao Paulo* 54: 119-129.
- Daft, M.J. and Nicolson, T.H., 1966. Effect of *Endogone mycorrhiza* on plant growth. *New Phytol* 65: 343-350; 1969. Effects of *Endogone mycorrhiza* on plant growth. II. Influence of soluble phosphate on endophyte and host in maize. *New Phytol* 68: 945-952.
- Deist, J. *et al.*, 1971. Relative availability of rock phosphate to different plant species. *Agrochemophysica* 3: 35-40.
- Dev., G., Singh, A., Bahl, G. and Randhawa, N., 1970. Efficiency of four high yielding varieties of paddy for absorption of fertilizer phosphorus. *Symp. Radiat. Radioisotop. Soil Stud. plant Nutr.* 369-376.

- Foote, B.D. and Howell, R.W., 1964. Phosphorus tolerance and sensitivity of soybeans as related to uptake and translocation. *Plant physiology* 39: 610-613.
- Fox, R.L. and Kazar, B., 1964. Phosphorus mobilization in a calcareous soil in relation to surface properties of roots and cation uptake. *Plant and soil* 20: 319-330.
- Fox, R.L. and Kamphath, E.J., 1970. Phosphate sorption isotherms for evaluating the phosphate requirements of soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34: 902-906.
- Fox, R.L., Nishimoto, R.K., Thompson, J.R. and de la Peña, R.S., 1974. Comparative external phosphorus requirements of plants growing in tropical soils. *Hawaii Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.* 1517: 5 pp.
- Foy, C.D. and Brown, J.C., 1964. Toxic factors in acid soils. II. Differential aluminum tolerance of plant species. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 28: 27-32.
- Foy, C.D., 1974. Effects of aluminum on plant growth. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. pp. 601-642. University Press of Virginia.
- Freid, M., 1953. The feeding power of plants for phosphates. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 17: 357-359.
- Gerdemann, J.W., 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann Rev. Phytopathol.* 6: 394-418.
- Gerdemann, J.W., 1970. The significance of V.A. Mycorrhiza on plant nutrition. In: R.A. Toussoun, R.V. Bega, and P.E. Nelson (Eds.) *Root diseases and soil-borne pathogens*. pp. 125-129. Berkeley, University of California Press.
- Gerdemann, J.W., 1974. Mycorrhizae. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. pp. 205-217. University Press of Virginia.
- Gerretsen, F.C., 1948. The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. *Plant and soil* 1: 51-81.
- Gray, L.E. and Gerdemann, J.W. 1969. Uptake of phosphorus-32 by vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Plant and soil* 30: 415-422.

- Goodland, R., 1971. Oligotrofismo e alumínio no Cerrado. III. *Simpósio sobre o Cerrado*, Sao Paulo, Brasil. pp. 44-60.
- Hackett, C., 1967. Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) III. Investigation of phosphorus requirements and response to aluminum in water culture and a study of growth in soil. *Jour. ecology* 55: 831-840.
- Hagen, C.E. and Hopkins, H.T., 1955. Ionic species in orthophosphate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 30: 193-199.
- Holevas, C.D., 1966. The effect of a vesicular-arbuscular mycorrhiza on the uptake of soil phosphorus by strawberry. *Jour. Hort. Sci.* 41: 57-64.
- International Rice Research Institute. 1971. *Annual report*. Los Baños, Philippines.
- International Rice Research Institute (IRRI). 1972. Varietal resistance to injurious soils, phosphorus deficiency. *Annual report 1972*. Los Baños, Philippines. pp. 198-200.
- Kamprath, E.J., 1973. Fósforo. En: Sánchez (Ed.): Un resumen de las investigaciones edafológicas en la América Latina Tropical. pp. 151-176. (*North Carolina Experiment Station Technical Bulletin 219* (Versión en Español)).
- Khare, N.K., Rai, M. and Pal, A., 1973. Efficiency of some legumes in utilization of phosphorus. *JNKVV Res. J. (India)* 9-11.
- Kerr, A., 1964. The influence of soil moisture on infection of peas by *Pythium ultimum*, *Aust. J. Biol. Sci.* 17: 676-685.
- Koyama, T. and Chammek, C., 1971. Soil-plant nutrition studies on tropical rice. I. Studies on the varietal differences in absorbing phosphorus from soil low in available phosphorus. *Soil Sci. plant Nutr.* 17: 115-126.
- Koyama, T. and Snitwongse, P., 1971. Soil-plant nutrition studies on tropical rice. II. Rice varietal differences in absorbing phosphorus from soil low in available phosphorus. *Soil Sci. plant Nutr.* 17: 186-194.
- Leggett, J.E., Galloway, R.A. and Gauch, H.G., 1965. Calcium activation of orthophosphate absorption by barley roots. *Plant physiology.* 40: 897-902.

- Loneragen, J.F. and Asher, C.J., 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.
- Loneragan, J.F., 1968. Nutrient concentration, nutrient flux, and plant growth. *Trans. 9th Congr. Soil Sci.* (Adelaide, Australia). 2: 173-182.
- Lyness, A.S., 1936. Varietal differences in the phosphorus feeding capacity of plants. *Plant physiology* 11: 665-688.
- McComb, A.L., 1938. The relation between mycorrhizae and the development and nutrient absorption of pine seedlings in a prairie nursery. *Jour. ecology* 36: 1148-1154.
- McCormick, L.H. and Borden, F.Y., 1972. Phosphate fixation by aluminum in plant roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 36: 799-802.
- McLean, A.A. and Chiasson, T.C., 1966. Differential performance of two barley varieties to varying aluminum concentration. *Canada J. soil Sci.* 46: 147-153.
- McLeod, L.B. and Jackson, L.P., 1967. Aluminum tolerance of two barley varieties in nutrient solution, pea, and soil culture. *Agron. Jour.* 59: 359-363.
- Medappa, K.C. and Dana, M.N., 1968. Influence of pH, calcium, iron, and aluminum on the uptake of radiophosphorus by cranberry plant. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 32: 381-383.
- Medappa, K.C. and Dana, M.N. 1970. Tolerance of cranberry plants to manganese, iron, and aluminum. *Jour. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95: 107-110.
- Mengel, K., 1974. Plant ionic status. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. pp. 63-81. University Press of Virginia.
- Murdoch, C.L., Jackobs, J.A. and Gerdemann, J.W., 1967. Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. *Plant and soil* 27: 329-334.
- Nassery, H., 1970. Phosphate absorption by plants from habitats of different phosphate status. II. Absorption and incorporation of phosphate by intact plants. *New Phytol.* 69: 197-203.

- Noggle, J.C. and Freid, M., 1960. A kinetic analysis of phosphate absorption by excised roots of millet, barley, and alfalfa. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 24: 33-35.
- North Carolina State University, 1973. Agronomic-economic research on tropical soils. *Annual report.* pp. 12-28. Soil Science Department, N.C. State University, Raleigh, North Carolina.
- Nye, P.H., 1966. The effect on the nutrient intensity and buffering power of a soil and the absorbing power, size, and root hairs of a root on the nutrient absorption by diffusion. *Plant and soil* 25: 81-105.
- Otsuka, D.T., 1968a. Aluminum and manganese toxicities in plants. II. Effects of aluminum on growth of barley, wheat, oats, and rye seedlings. *Jour. Sci. soil manure (Tokyo)* 39: 469-474.
- Otsuka, D.T., 1968b. Aluminum and manganese toxicities in plants. III. Effects of aluminum-ion concentration and phosphorus uptake of grafted tomatoes. *Jour. Sci. soil manure (Tokyo)* 39: 475-478. Abstr. in *Soil Sci. and plant Nutr.* 15(3): 130.
- Oza, A.A., Wakhaloo, S. and Subbiah, S., 1970. Relative efficiency of different rice varieties to take up soil and fertilizer phosphorus. *Symp. Radiat. Radioisotop. Soil Stud plant Nutr. Proc.:* 377-385.
- Ozanne, P.G., Keay, J. and Biddiscombe, E.F., 1969. The comparative applied phosphate requirements of eight annual pasture species. *Aust. J. Agr. Res.* 20: 809-818.
- Pearson, R.W., 1974. Significance of rooting pattern to crop production and some problems of root research. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment.* pp. 247-267. University Press of Virginia.
- Ponnamperuma, F.N. and Castro, R.U., 1971. *Varietal difference in resistance to adverse soil conditions.* pp. 677-684. Rice Breeding, International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.
- Rabideau, G.S., Gordon, W., and Heimsch, C., 1950. The adsorption and distribution of radioactive phosphorus in two maize inbreds and their hybrid. *Amer. J. Bot.* 37: 93-99.

- Ragland, J.L. and Coleman, N.T., 1962. Influence of aluminum on phosphorus uptake by snapbean roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 26: 88-90.
- Randall, P.J. and Vose, P.B., 1963. Effect of aluminum on uptake and translocation of phosphorus-32 by perennial ryegrass. *Plant physiology* 38:403-409.
- Rasmussen, H.P., 1968. Entry and distribution of aluminum in *Zea mays*: Electron microprobe x-ray analysis. *Planta* 81: 28-37.
- Rorison, I.H., 1968. The response to phosphate of some ecologically distinct plant species. I. Growth rates and phosphorus absorption. *New Phytol.* 67: 913-923.
- Rovira, A.D. and Davey, C.B., 1974. Biology of the rhizosphere. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. pp. 153-204. University Press of Virginia.
- Salinas, J.G., 1974. A study of varietal difference between IR-5 and Bluebonnet-50 rice varieties to low available phosphorus in nutrient solution. *Unpublished report*. Soil Science Department, North Carolina State University, Raleigh, 21 pp.
- Singh, M., Oza, A. and Khanna, P., 1970. Effect of increasing plant densities of various high yielding wheat varieties having different rooting patterns on the yield and utilization of fertilizer phosphorus. *Symp. Radiat. Radioisotop. soil Stud. plant Nutr. Proc.*: 387-395.
- Thomas, W., 1930. The feeding power of plants. *Plant physiology* 5: 443-489.
- Truog, E., 1920. The utilization of phosphates by agricultural crops, including a new theory regarding the feeding power of plants. *Wisconsin Agr. Exp. St. Res. Bull.* 41: 50 pp.
- Waisel, Y., Hoffen, A. and Eshel, A., 1970. The localization of aluminum in cortex cells of bean and barley roots by x-ray microanalysis. *Plant physiology* 23: 75-79.
- Wiklander, L., 1950. Kinetics of phosphate exchange on soils. *K. Lantbrhogsk Annlr.* 17: 407-424.

- Wild, A., 1964. Soluble phosphate in a soil and uptake by plants. *Nature*. 203: 326-327.
- Wright, K.E. and Donahue, B.A., 1953. Aluminum toxicity studies with radioactive phosphorus. *Plant physiology* 28: 674-680.
- White, R.E., 1972. Studies on mineral ion absorption by plants. I. The absorption and utilization of phosphate by *Stylosanthes humilis*, *Phaseolus atropurpureus*, and *Desmodium intortum*. *Plant and soil* 36: 427-447.

