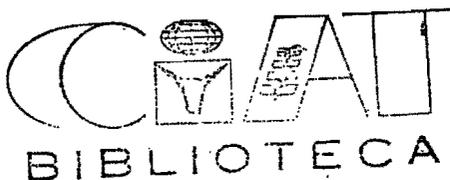


S  
667  
•FG  
53



CONTENIDO

16868

15 SEI. 1994

REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES <sup>DE</sup> EN PASTOS TROPICALES

José G. Salinas.

1. INTRODUCCION
2. DIAGNOSTICO Y CARACTERIZACION DE LOS REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES EN PASTOS TROPICALES.
  - 2.1. Determinación de los Requerimientos Nutricionales.
  - 2.2. Niveles Críticos Nutricionales.
  - 2.3. Interacciones de Nutrientes.
  - 2.4. Síntomas Visuales de Deficiencia Nutricional.
3. REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES DE PASTOS TROPICALES.
4. EFECTOS DE LA TOXICIDAD DE ALUMINIO Y MANGANESO EN EL DESARROLLO DE PASTOS TROPICALES.
  - 4.1. Toxicidad de Aluminio.
  - 4.2. Mecanismos de Tolerancia a la Toxicidad del Al.
  - 4.3. Tolerancia de Especies Forrajeras Tropicales a la toxicidad de Aluminio.
  - 4.4. Toxicidad de Manganeso.
  - 4.5. Mecanismos de Tolerancia a la Toxicidad de Manganeso.
  - 4.6. Tolerancia de Especies Forrajeras Tropicales a la Toxicidad de Manganeso.

# REQ UERIMIENTOS NUTRICIONALES <sup>DE</sup> EN PASTOS TROPICALES

José G. Salinas\*

## 1. INTRODUCCION

La reacción de las plantas forrajeras a los elementos minerales presentes en el suelo, es <sup>parte</sup> determinante ~~principal~~ de la distribución natural y de la habilidad para sobrevivir y/o producir de las especies forra<sup>un determinado</sup> jeras en ecosistemas, sean o no ~~están~~ <sup>están</sup> modificados por el hombre. De esta manera, es posible identificar respuestas diferenciales entre ecotipos en ambos, entre y dentro de especies forrajeras, y así, llegar a conocer el potencial productivo de las mismas que define la capacidad de adquisición y uso de nutrimentos por parte de las plantas. Tal conocimiento, es esencial para seleccionar las mejores especies para una determinada situación así como también llegar a conocer las interaciones existentes en una comunidad de plantas forraje<sup>ras</sup> ras.

El estado nutricional de un suelo puede considerarse como satisfactorio cuando éste suministra nutrimentos en una concentración y tasa suficientes para las necesidades de la planta forrajera en la fase de

---

Ph.D.,

\* Jefe Sección Suelos-Nutrición Plantas, Programa de Pastos Tropicales, CIAT, Cali, Colombia. 1980.

su establecimiento. Factores del medio ambiente, suelo y planta influyen sobre este suministro adecuado y por tanto, el sistema es dinámico antes que estático. El diagnóstico inicial del estado nutricional de un suelo constituye la información básica obtenida de una evaluación del recursos tierra, la cual describe en forma general la naturaleza de los suelos, clasificación, distribución y composición <sup>física y</sup> química.

El objetivo principal del diagnóstico nutricional de los suelos dentro de un ecosistema o ecosistemas es determinar qué nutrimentos son limitantes en el desarrollo de la planta forrajera y qué cantidad de cada nutrimento es necesaria para eliminar la limitación, en función de la respuesta diferencial de especies forrajeras. En general, N, P, K, Ca, Mg y S son los más variables en cuanto al requerimiento nutricional en diferentes suelos y especies forrajeras. Además, los requerimientos para el mantenimiento de pasturas pueden diferir de los del establecimiento y también, el estado nutricional puede cambiar con el tiempo, debido a la remoción del sistema, reciclamiento y/o a pérdidas tales como lixiviación y fijación en el suelo.

Existen varias técnicas disponibles para el estudio del diagnóstico nutricional de un suelo en relación al establecimiento de especies forrajeras. Entre ellas están el uso adecuado de los análisis de suelos y plantas, experimentos de invernadero y campo y el diagnóstico de síntomas visuales de deficiencias nutricionales.

Una secuencia lógica de eventos en un área nueva consistiría en los siguientes puntos:

1. Evaluación del Recurso Tierra en un Ecosistema.
  - a) Descripción y representación geográfica de clima, suelo y vegetación.

- b) Caracterización química de los suelos, perfiles de suelo.
  - c) Evaluación inicial del potencial productivo de los suelos.
2. Diagnóstico General del Estado Nutricional del Suelo y de la Planta forrajera.
- a) Calibración de métodos analíticos para suelos y plantas.
  - b) Determinación de nutrimentos limitantes en el suelo.
  - c) Relaciones entre estado nutricional y factores edafológicos.
  - d) Diagnóstico de síntomas visuales de deficiencia nutricional en plantas forrajeras.
3. Estudios sobre la Adaptación y Establecimiento de Especies Forrajeras al Ecosistema.
- a) Caracterización agronómica de especies forrajeras.
  - b) Estudios de fertilización con especies promisorias.
4. Estudio sobre el Mantenimiento y Desarrollo de Pasturas en un Ecosistema.
- a) Problemas específicos de mantenimiento.
  - b) Pruebas analíticas de suelos y plantas.
  - c) Estudios de requerimientos nutricionales para mantenimiento de pasturas.
  - d) Manejo del sistema suelo-planta-animal.

El objetivo principal de este trabajo es proporcionar una información general de los aspectos inherentes a la nutrición de plantas forrajeras, enfatizando una estrategia de fertilización con insumos bajos en suelos ácidos de fertilidad nativa baja existente en América Tropical.

## 2. DIAGNOSTICO Y CARACTERIZACION DE LOS REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES EN PASTOS TROPICALES.

El éxito para el desarrollo y explotación de sistemas de pasturas tropicales, las cuales consideran en conjunto la trilogía suelo-planta-animal, se debe en gran parte a la adecuada provisión de aquellos nutrientes limitantes para el establecimiento y mantenimiento de gramíneas y/o leguminosas forrajeras tropicales. Los requerimientos nutricionales de pastos tropicales que se desarrollan en un suelo dado pueden ser obtenidos por una variedad de métodos tales como la experimentación directa en campo, experimentación en invernadero, caracterización química del suelo y de la planta forrajera, caracterización de síntomas foliares de deficiencia nutricional y además, la experiencia del ganadero y/o de los extensionistas (Smith 1978).

Es importante remarcar que el banco de datos que ha sido acumulado en zonas templadas sobre aspectos nutricionales, que incluyen el diagnóstico nutricional por medio de una caracterización analítica de suelos y plantas, no está disponible en el caso de las regiones tropicales. De aquí, las correlaciones esenciales entre pruebas analíticas de suelos y plantas versus la respuesta de plantas forrajeras son generalmente muy pocas. De esta manera, esa falta de información en los trópicos, determina la necesidad de que la investigación en la caracterización de los requerimientos nutricionales en pastos tropicales tenga un enfoque prioritario.

### 2.1. Determinación de los Requerimientos Nutricionales.

La base para el uso de niveles nutricionales en

plantas forrajeras, con el fin de un diagnóstico del estado nutricional, es la relación que existe entre el rendimiento y las concentraciones de nutrimentos en la planta. La composición mineral de una planta forrajera es relativa al análisis químico del tejido forrajero. De aquí, los tipos de análisis de la planta a realizarse y la manera en que ellos son interpretados depende sobre todo del propósito por el cual los análisis son realizados. Muy a menudo, estos objetivos no son claramente definidos antes de embarcarse en un programa de investigación. Smith (1978) indica que entre los objetivos que determinan la caracterización nutricional de plantas forrajeras están:

- a. Diagnostico simple de la deficiencia de un nutrimento.
- b. Diagnostico de la toxicidad mineral.
- c. Guía para la corrección de deficiencia(s) nutricional(es).
- d. Medio eficiente para mantener la fertilidad del suelo en base a la extracción de nutrimentos para las plantas forrajeras.
- e. Establecer la recomendación de una fertilización.
- f. Predecir el potencial productivo de una pastura.

Es menester indicar que todos estos objetivos no son respondidos por el análisis químico de la planta. Además debe tenerse en cuenta que en la mayoría de los casos, un análisis simple del tejido vegetal, indica solamente que un nutrimento en particular esta limitando al momento del muestreo. De esta manera, además del análisis cuantitativo, deben considerarse los siguientes aspectos para la interpretación y satisfacer los objeti

Especies y ecotipos dentro de especies forrajeras presenta una variabilidad amplia tanto en sus requerimientos nutricionales así como en sus habilidades para absorber y acumular elementos minerales (Andrew et al, 1971, 1977). El Cuadro 1. resume algunos datos sobre concentraciones críticas internas de ciertos nutrientes y la variabilidad que existe entre especies.

Los trabajos de Andrew y Robins (1969), confirman la existencia de niveles críticos internos. Ellos de terminaron 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 resultados (Cuadro 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 nutrientes.

La misma observación fue hecha con gramíneas forrajeras. Gramíneas tales como *Andropogon gayanus*, *Bracharia decumbes* y *Melinis minutiflora* tienen bajos niveles 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.

Existe también evidencia cuantitativa entre especies y ecotipos dentro una especie en relación a niveles críticos externos de fósforo (en el suelo). Si el fósforo disponible en el suelo que produce entre 60-80% del rendimiento máximo, es considerado como el "reque-

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.

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 9) 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 absorción 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%. De una manera similar, Salinas y Delgadillo (CIAT, 1979) encontraron interacciones significativas entre saturación de Al y el P disponible (Bray II) en función de la tolerancia de especies forrajeras en un Oxisol de Carimagua (Figuras 10 y 11, respectivamente).

#### 2.4. Síntomas Visuales de Deficiencia Nutricional.

Las deficiencias nutricionales en especies forrajeras ocurren con irregularidad y son a menudo relativas a condiciones específicas del suelo, el cual en forma directa o indirecta influye en la disponibilidad de nutrimentos. En la mayoría de los casos, los síntomas visuales de deficiencia nutricional en forraje son bastante específicos y el reconocimiento de tales síntomas está mayormente en función de la experiencia del observador. Estos síntomas visibles de deficiencia pueden constituir una guía para los requerimientos de fertilización, ya que en principio, la manifestación de un síntoma está correlacionada con la modificación normal externa de la planta (Andrew, 1960). Sin embargo, muchas veces no sucede tal situación ya que una reducción en la tasa de crecimiento de las plantas sucede antes de reconocer el síntoma visual de deficiencia. Además, un diagnóstico exitoso basado en síntomas foliares, depende prioritariamente del conocimiento de las especies en consideración y de las condiciones medioambientales que afectan a la planta entera.

El desarrollo de una colección fotográfica de síntomas visuales de deficiencia nutricional, tanto en invernaderos como en condiciones de campo proporciona una ayuda muy valiosa en el diagnóstico de las deficiencias nutricionales en especies forrajeras tropicales.

Un resumen de las principales características de los síntomas visuales de deficiencia nutricional en especies forrajeras se da a continuación. Esta descripción general fue extractado del Manual en preparación en CIAT, sobre síntomas de deficiencias nutricionales en forrajes tropicales. (Salinas, *et-al*, 1.980)

### Nitrógeno.

La deficiencia de nitrógeno está caracterizada por una disminución inmediata en la tasa de crecimiento y por una pérdida general de clorofila en las hojas. La clorosis se inicia en las hojas más viejas puesto que el N es translocado a los sitios de crecimiento rápido (meristemas) cuando la planta está en una condición de estrés de N, en la planta entera se manifiesta el amarillento. El nitrógeno es un constituyente principal de un gran número de compuestos indispensables en las plantas forrajeras, pero los síntomas de deficiencia son más relativos con una reducción en la síntesis de clorofila.

### Fósforo.

Síntomas foliares de la deficiencia de P son más visibles en el caso de gramíneas que en leguminosas forrajeras. En el caso de gramíneas forrajeras, existe una disminución de la tasa de crecimiento y una formación y acumulación del pigmento rojo-púrpura de antocianina en las hojas ya formadas. El ápice de las hojas viejas se tornan pálidas para luego presentarse la necrosis en un estado avanzado de deficiencia de P. En el caso de las leguminosas forrajeras, la deficiencia de P se manifiesta en general con una coloración verde oscura en las hojas, las cuales aumentan ligeramente en grosor y en una forma de crecimiento más erecto que las hojas normales. En casos de una deficiencia acentuada las hojas viejas muestran pequeñas puntas necróticas de color café en las áreas intervenales. Otra característica es una defoliación acentuada en el caso de leguminosas forrajeras. Por otra parte, un efecto

directo del exceso de P en plantas forrajeras incluye la deficiencia inducida de Cu y Zn.

### Potasio.

La clorosis y necrosis marginal de hojas ya formadas y posteriormente de hojas jóvenes es tal vez la indicación universal de una deficiencia de K. La necrosis es precedida por una clorosis que se inicia en los ápices de las hojas y se prolonga hacia los márgenes de la lámina foliar o foliolos. En algunos casos, el síntoma de clorosis y necrosis marginal esta asociada con una clorosis intervenal de las hojas en posición baja e intermedia. El potasio es esencial para la síntesis de proteína y en caso de deficiencia, existe una acumulación de compuestos nitrogenados solubles y entre ellos esta la acumulación de diaminas que son tóxicos para las plantas y que son los responsables de la necrosis marginal del tejido, característica sintomatológica de la deficiencia de K.

### Calcio.

El calcio es un nutrimento pobremente distribuido dentro la planta. Este hecho es debido en parte a un mecanismo de transporte por intercambio, el cual impide el transporte por el xilema por flujo de masas o difusión. El calcio una vez depositado en la hoja, es incorporado en compuestos relativamente insolubles, de manera que su translocación por el floema es muy poca o casi nula, aún en condiciones de un estrés acentuado de Ca. Debido a la dificultad del transporte del calcio en la planta, los síntomas de deficiencia son co-

múnmente observados en los ápices de los tejidos vegetales (hojas jóvenes y brotes meristemáticos). El síntoma visual de la deficiencia de Ca es una clorosis apical y lateral de los folíolos en hojas jóvenes y se presenta la emisión de muchos rebrotes de color amarillo a café y de crecimiento reducido. Otro síntoma característico y especialmente en gramíneas forrajeras es el enroscamiento del ápice de las hojas.

#### Magnesio.

Síntomas de deficiencia de Mg aparecen visualmente primero en hojas ya formadas y su manifestación es por medio de una clorosis intervenal. A medida que avanza el estrés de Mg las hojas jóvenes presentan progresivamente una clorosis en la lámina foliar y una necrosis apical. La clorosis es causada debido a que el Mg es un constituyente esencial de la molécula de clorofila. En el caso de las gramíneas forrajeras, la deficiencia de Mg se manifiesta con un listado foliar generalizado para luego asentarse la clorosis.

#### Azufre.

En general, la deficiencia de azufre ocurre en áreas de alta precipitación donde existe una lixiviación considerable de S, elemento que es bastante soluble en el suelo. Tanto en gramíneas como en leguminosas forrajeras, los síntomas de deficiencia de S se manifiestan en las hojas jóvenes y son muy semejantes a la deficiencia de N. Sin embargo, el azufre no es un elemento tan móvil como el N en las plantas, de tal manera que los síntomas de una deficiencia de azufre aparecen al inicio

en los tejidos más jóvenes que en los viejos como ocurre en una deficiencia inicial de N.

### Zinc.

Los síntomas de deficiencia de Zn en plantas forrageras son más relativos a tipo de especie así como también a ecotipos dentro una especie dada. Sin embargo, un síntoma general de deficiencia de Zn resulta en una reducción de la altura de la planta y áreas cloróticas sobre las hojas viejas que luego se presenta en las hojas jóvenes. Esta clorosis se inicia en el ápice de la lamina foliar y avanza hacia la base de la hoja. Las hojas jóvenes se tornan cloróticas con venas verdes y presentan un ligero encrespamiento de la nervadura central a medida que avanza la deficiencia de Zn.

### Cobre.

La deficiencia de Cu se manifiesta en las hojas jóvenes siguiendo una secuencia de marchitamiento inicial, clorosis y necrosis. En algunas leguminosas del género *Desmodium*, se manifiesta con una clorosis intervenal en las hojas viejas y un amarillamiento en las hojas jóvenes con los ápices de los folíolos de color rojizo.

### Hierro.

La deficiencia de Fe se caracteriza por una clorosis que se acentúa desde las hojas jóvenes hacia las hojas viejas. El síntoma es un amarillamiento completo y uniforme de la lámina de las hojas o folíoles. La

La disminución de la formación de clorofila es relativa a que el Fe es requerido en su síntesis. En el caso de las gramíneas forrajeras, la deficiencia de Fe se manifiesta en fajas longitudinales alternadas de color verde y amarillo en las hojas viejas, las hojas intermedias y jóvenes son cloróticas totalmente. En un estado avanzado de deficiencia de Fe, sobreviene la necrosis del tejido que avanza del ápice hacia la base de la hoja.

### Boro.

La deficiencia de B, al igual que la deficiencia de Ca, se manifiesta inicialmente en las áreas próximas a las puntas de crecimiento activo (tejido meristemático). La razón es la baja movilidad de B dentro del tejido vegetal y por tanto el síntoma característico de una deficiencia de boro es la necrosis rápida de las hojas más jóvenes y recién expandidas, así como también la muerte del tejido meristemático en los sitios de crecimiento activo (brotes). En varios casos se observa la formación anormal de hojas, aún hasta darse el caso de aparecer la formación de folíolos unidos por uno de los lados, formando una sola hoja con dos nervaduras centrales. En otros casos, existe una deformación de las hojas con pérdida de simetría.

### Molibdeno.

La deficiencia de Mo en plantas forrajeras, y especialmente en leguminosas, se presenta con un amarillamiento de las hojas viejas en las cuales los bordes se tornan necróticos. Síntomas similares aparecen en ho-

jas jóvenes a medida que la deficiencia va progresando. La clorosis observada en plantas deficientes de Mo, ha sido relacionada a la acumulación de nitratos, debido a la falta de una reducción de estos, proceso esencial en el cual el Mo juega un rol importante. La intensidad de la necrosis en los bordes de las hojas ha sido correlacionada con una mayor acumulación de nitratos en las hojas adultas.

### 3. REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES DE PASTOS TROPICALES

Por lo mencionado anteriormente, la adaptación ecológica de especies forrajeras a diferentes contenidos de nutrimentos en el suelo es reconocida. En plantas forrajeras, la primera división en grande es relativa a gramíneas y leguminosas. Una diferencia básica entre ambos grupos proviene de la simbiosis de las leguminosas con el *Rhizobium*. Sin embargo, dentro de cada grupo de especies pueden diferir en ciertos requerimientos nutricionales (Andrew y Fergus, 1976). Este aspecto se intensifica aún más al considerar el desarrollo de una tecnología de producción de pastos en vastas áreas con suelos ácidos e infértiles de América Tropical (CIAT, 1980). La gran mayoría de estos suelos presentan un "complejo de infertilidad natural", que comprende una deficiencia general de varios macro y microelementos, alta acidez y toxicidad de Al y/o Mn.

La principal barrera en la producción de ganado vacuno en el trópico es la falta de forraje de calidad aceptable durante el año y especialmente en la época de sequía. El problema se podría solucionar en parte mediante la introducción de leguminosas asociadas con

gramíneas nativas ó introducidas, asegurando así un forraje de mejor calidad durante todo el año y evitando la necesidad de abono nitrogenado (Spain, et al., 1979).

La investigación en el establecimiento y mantenimiento de pasto en las áreas de suelos ácidos e infértiles de América Tropical presenta aún muchas interrogantes relacionadas con el desarrollo de pastos en las inmensas sabanas y bosques tropicales. Sin embargo, se adelantan investigaciones en función de los factores básicos-suelo-planta-animal (CIAT, 1978).

En la fase de establecimiento se da prioridad a la investigación sobre la acidez y baja fertilidad de los suelos. En general, las condiciones normalmente consideradas como adversas pueden modificarse mediante aplicaciones de insumos en fertilizantes y enmiendas, pero muchas veces a causa de la distancia y falta de acceso, el costo de los insumos voluminosos es demasiado alto para permitir el uso de grandes cantidades para la modificación del suelo (Spain et al., 1979). Por lo tanto, ha sido necesario considerar el factor planta, que por su propia evolución en estos ecosistemas llegan a adaptarse a las condiciones edáficas con un mínimo de insumos. La consideración dada en el capítulo anterior constituye una fase de la investigación para la determinación de los requerimientos nutricionales de especies forrajeras en suelos ácidos e infértiles de América Tropical.

Uno de los primeros y más importantes pasos en la prueba de nuevas accesiones es la verificación de su tolerancia a la acidez. Resultados de investigación sobre esta limitación es dada en el próximo capítulo de este trabajo.

La tolerancia a bajos niveles de P. es otra prioridad de investigación en el establecimiento de gramí-

neas y leguminosas tropicales. Los requerimientos externos de P en varias especies forrajeras con el criterio de niveles críticos en el suelo están siendo evaluados.

La Figura 12. presenta los resultados de un ensayo de campo en que *P. maximum*, *A. gayanus*, *B. decumbens* y *H. rufo* respondieron fuertemente a la aplicación de P teniendo *P. maximum*, y *H. rufo* la mayor respuesta y *A. gayanus* la menor. La respuesta de *H. rufo* al K fué la más notable y sin K sus poblaciones se deterioraron notablemente. Los rendimientos de los tratamientos sin K, promediados a todos los niveles de P, alcanzaron sólo un 15% del rendimiento máximo (CIAT, 1978).

Además de trabajar con especies adaptadas al medio con un mínimo de modificación del mismo se busca la forma de aprovechar más eficientemente las cantidades mínimas de fertilizantes utilizadas. La planta tiene su máximo requerimiento, especialmente en el caso de fósforo, durante las primeras semanas después de germinar y antes de tener un sistema radicular bien desarrollado. Muchos trabajos han mostrado las ventajas de sembrar en hilera y aplicar en banda el fertilizante junto ó muy cerca a la semilla. Con un mínimo de fertilizante se alcanzan condiciones favorables para la plántula (Spain et al, 1979).

La Figura 13 muestra el efecto de la aplicación de tres dosis de  $P_2O_5$  al voleo y en banda en tres asociaciones. La aplicación en banda parece ser especialmente ventajosa para *B. decumbens* y *P. plicatulum* y para *S. guianensis* en todas las tres asociaciones (CIAT, 1977). Otra ventaja de este método eficiente de aplicar pequeñas cantidades de fertilizantes, es la reducción en la competencia de malezas comparado con la siembra y apli

cación de fertilizante al voleo.

Respecto a la investigación sobre los requerimientos de otros nutrimentos tales como Azufre y microelemento para la fase de establecimiento, la información disponible deja mucho que desear. Todo enfatiza la necesidad de una investigación prioritaria en América Tropical en cuanto a esos nutrimentos.

En la fase de mantenimiento de pasturas, la experiencia que se tiene sobre los requerimientos nutricionales es también poca. Spain y colaboradores (1979) señalan que es una etapa mucho más difícil y costosa que la del establecimiento de pasturas, por el hecho de tener presente al animal. Otro aspecto importante del efecto de la pastura sobre la fertilidad del suelo es la determinación de la disponibilidad de nutrimentos que están acumulándose en función del sistema suelo-planta-animal, (Bryan y Evans, 1973).

La investigación de los requerimientos nutricionales en parcelas pequeñas manejadas bajo corte son de limitada utilidad para la fase de mantenimiento debido a la no presencia del animal y el reciclaje de elementos a través de éste.

La remoción de elementos del potrero bajo pastoreo no es sino el contenido de estos elementos en el animal al sacarlo. Por supuesto, las pérdidas son más grandes cuando se trata de ganado lechero que cuando es ganado de carne. Sin embargo, existe un problema de redistribución de fertilidad puesto que el animal consume de todo el potrero y deposita, en forma de heces y orina en un porcentaje limitado del área total. Elementos relativamente solubles y móviles en el suelo son fácilmente lixiviados de los sitios de concentración. Otros que son poco solubles e inmóviles en el

suelo como el fósforo, se concentran y se fijan en parte pero no se pierden del potrero. Mientras más alta la carga, menos grave el problema de redistribución porque los animales van cubriendo toda el área en un tiempo relativamente corto. Suelos arenosos generalmente requieren más fertilizante para su mantenimiento a un mismo nivel de producción que suelos más pesados debido a pérdidas por lixiviación (Spain et al., 1979)

La aplicación de fertilizantes de mantenimiento se debe hacer en una época en que el suelo tenga humedad suficiente para su crecimiento activo del pasto pero no excesiva, ya que provoca pérdida por lixiviación. La mejor época podría ser a finales ó a principios de la estación lluviosa. Si las cantidades a aplicar son muy reducidas, sería mejor hacer el mantenimiento cada dos años para reducir gastos de aplicación (Spain et al., 1979)

Está generalmente aceptado que las praderas de mayor productividad absoluta son aquellas en que se utilizan altos niveles de nitrógeno de hasta 500 Kg N/ha/año. Este tipo de praderas se basan únicamente en las gramíneas, ya que las leguminosas no persisten bajo estas condiciones. Las condiciones económicas que determinan que este tipo de sistemas (insumos máximos) sean rentables existen actualmente sólo en algunos países desarrollados. En otros países, se incluye un componente leguminoso en las praderas no sólo como fuente de nitrógeno para el ecosistema sino también como fuente de proteína para el ganado.

Se ha demostrado en la mayoría de los casos que las mezclas de gramíneas y leguminosas son en general inestables y relativamente en cortos períodos de tiem-

po uno de los dos componentes es suprimido. En general, se observa que la leguminosa es el componente suprimido debido al incremento del nitrógeno del suelo que favorece e incrementa la agresividad de la gramínea.

Análisis teóricos sugieren que las leguminosas son intrínsecamente competidoras más débiles que las gramíneas por luz, nutrientes y agua. Esto se debe a que el mecanismo de fijación de nitrógeno necesita grandes cantidades de energía (carbohidratos) que no se encuentran disponibles para competir por luz y nutrimentos. No es sorprendente entonces que distintos trabajos hayan demostrado que para lograr persistencia de la mayoría de las leguminosas se necesitan sistemas de corte o pastoreo intensos, ya que no compiten eficientemente por luz. Sin embargo, se ha sugerido (Donald, 1963) que una mayor competitividad en el espacio aéreo puede ser, en muchos casos, el resultado de una mayor competitividad por nutrientes que le permite producir una biomasa más importante. Esta sugerencia ha recibido una demostración experimental en estudios recientes de interferencia entre especies (King, 1971; Snaydon, 1971; Eagles, 1972). Los resultados han demostrado que en la mayoría de las situaciones la competencia por nutrientes es más importante que la competencia por luz.

En mezclas de gramíneas y leguminosas, la relación nutritiva más estudiada es sin duda la del nitrógeno y las diferencias a este respecto son las que proporcionan no sólo una justificación para el uso de estas mezclas sino un indicio claro del potencial de compatibilidad entre ambos componentes. A pesar de las diferencias nutricionales con respecto a N, existe evidencia de que

competencia por N ocurre y es especialmente importante durante las fases de establecimiento, mientras el proceso de infección de *Rhizobium* ocurre y los nódulos se desarrollan. Leguminosas con bajo poder competitivo por N no solo crecen muy lentamente durante las fases iniciales sino que la gramínea absorbe más nitrógeno creciendo más rápidamente y suprimiendo a la leguminosa. Compatibilidad que en este caso depende de un elevado poder competitivo de la leguminosa por N.

El trabajo de Hall (1974) utilizando series de reemplazo demuestra que es posible individualizar relaciones competitivas y no competitivas (fijación atmosférica de N) para N entre gramíneas y leguminosas.

Relativamente poca información existe respecto a las relaciones nutritivas para otros elementos. Resulta obvia la importancia de individualizar mezclas de gramíneas y leguminosas con alta compatibilidad para otros elementos, no solo como forma de lograr que la compatibilidad por N se exprese sino como forma adicional de lograr mayores rendimientos en las mezclas y reducir la dependencia con respecto a adiciones de fertilizantes.

Existen numerosas referencias en la literatura a la distinta capacidad de gramíneas y leguminosas para competir por K y P. Desde los trabajos de Gray et al (1953) está establecido con relativa claridad que las leguminosas son competitivas en situaciones con baja disponibilidad de P mientras que en el caso opuesto ocurre para las gramíneas con respecto a K.

#### 4. EFECTOS TOXICOS DE ALUMINIO Y MANGANESO EN EL DESARROLLO EN PASTOS TROPICALES

La disponibilidad del aluminio y/o manganeso en el suelo se torna mayor para las plantas, a valores de pH por debajo de 5.5. De aquí, la toxicidad de Al es uno de los prominentes factores que limita el desarrollo agrícola en la mayoría de los suelos ácidos de América Tropical. Altos niveles de saturación de Al reducen el crecimiento radicular y afectan severamente el rendimiento de los cultivos. Además del Al, el Mn constituye también otro factor limitante de la condición ácida de estos suelos, pero el grado de su toxicidad depende, además del bajo pH, de los cambios de óxido-reducción de este elemento en el suelo, proceso que esta relacionado con el drenaje de los suelos.

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 plantas forajeras (Pearson y Hoveland, 1974; Freitas y Pratt, 1969; Bhanmik y Asthana). 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, especies forajeras 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 de pastos tropicales en áreas de suelos ácidos es adaptar la planta a las limitaciones específicas de fertilidad del suelo. (Spain et al., 1975; CIAT 1978). Muy poco se ha hecho en tratar de seleccionar especies y variedades "in si-

tu" considerando las condiciones adversas de suelo-planta, las cuales constituyen el factor más limitante para la producción de pastos en la América Tropical. El caso es que durante los últimos años tanto fitomejoradores, fisiólogos así como especialistas en suelos, han reconocido la existencia de diferencias entre especies forrajeras del trópico para tolerar condiciones adversas del suelo.

#### 4.1. Toxicidad de Aluminio.

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 catión 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 desde la forma  $Al^{+3}$ -soluble en agua a monómeros de  $OH-Al$ , hasta formar 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 representadas en la siguiente progresión:

				pH suelo	Solubilidad Al			
$Al^{+3}$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)^{+2}$	+	$H^+$	4.0- 4.5		
$Al(OH)^{+2}$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)_2^{+1}$	+	$H^+$	4.5- 5.5		
$Al(OH)_2^{+1}$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)_3$	+	$H^+$	5.5- 7.5		baja o ninguna
$Al(OH)_3$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)_4^{-}$	+	$H^+$	7.5- 9.0		aumenta
$Al(OH)_4^{-}$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)_5^{-}$	+	$H^+$	9.0- 9.5		
$Al(OH)_5^{-}$	+	$H_2O$	$\rightarrow Al(OH)_6^{-}$	+	$H^+$	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  $Al(OH)^{+2}$  au-

menta (Raupach, 1963). Consecuentemente, Moore (1973) 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 intercambia-ble, el cual es extractado con una solución no bufferizada de KCl IN 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 (E vans 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 cambiables, la alta saturación de Al juega un importante rol en estos suelos ácidos (Olmos y Camargo, 1976; Freitas y Silveria, 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.

finalmente, el grado de tolerancia de especies y variedades puede ser expresado en términos del porcentaje de saturación de Al de la capacidad efectiva de cationes cambiables. Consecuentemente, viene a ser necesario sólo la aplicación de cal en una cantidad suficiente como para reducir el porcentaje de saturación de Al a niveles que no afecten la producción. Con este criterio, fue desarrollada una ecuación para estimar los requerimientos de cal para compensar la tolerancia de Al de especies y variedades (Cochrane y colaboradores, 1980).

#### 4.2. Mecanismos de Tolerancia a la Toxicidad del Aluminio.

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 actualmente 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).

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; Helyar, 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 AI inhibe la división celular en los meristemas apicales resultando un sistema radicular drásticamente restringido. Es crítico recalcar que la tolerancia diferencial a AI 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 estrés de AI puede ser importante (Moore et al., 1977).

Clarkson (1965) encontró que las anomalías morfológicas de las raíces causadas por el AI pueden ser explicadas por el rol inhibitorio del AI 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 AI está asociado directamente con algunas funciones metabólicas durante la división celular. El efecto de AI 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 AI estaría actuando (Klimashevskii et al., 1973). Consecuentemente, una vez que el AI 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 AI 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, 1963; 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 extremo (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 Vanden

Berg, 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 extremo 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 (1964) 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 mucilaginosa 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 resultado de la precipitación del Al y P en las raíces. De aquí, las diferencias entre especies y variedades en relación a estres 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). Estres 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 ob

servaciones 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, 1964; Lee, 1971). Si el Al es absorbido en una manera similar a otros cationes, competencia entre Al y otros cationes existe (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 va

riedades 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. 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 transportada 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.

#### 4.3. Tolerancia de Especies Forrajeras Tropicales a la Toxicidad de Al.

Una estrategia para la producción de ganado de carne en América tropical, es el desarrollo de una tecnología de producción de forrajes en suelos ácidos y de baja fertilidad natural (CIAT, 1978). De aquí, dos componentes de esta estrategia resaltan en la produ-

cción de pasturas y son, el factor suelo (suelo ácido e infértil) y el factor planta (germoplasma forrajero). El principio de esta estrategia es incorporar el factor planta como participante directo en el complejo de infertilidad de los suelos ácidos de América tropical. En muchos casos, la selección de especies forrajeras para suelos ácidos de baja fertilidad natural puede resultar más económica que modificar la fertilidad del suelo ácido para establecer pasturas.

Respecto al factor suelo, durante los últimos años se ha enfatizado el estudio de la distribución geográfica y propiedades de los suelos en América tropical y un resultado de estos estudios es el mapa tentativo presentado por Sánchez y Cochrane (1979). Los Oxisoles y Ultisoles representan los órdenes más extensos, cubriendo el 56% de la superficie de América tropical en las zonas de tierras bajas (0-900 m) y zonas intermedias (900-1800 m). De esta manera, estas áreas constituyen un bloque extenso de tierra, siendo la mayoría potencialmente arable. A pesar de la favorable extensión, localización y topografía de estos suelos, el desarrollo agropecuario en estas áreas presenta ciertas limitaciones. Uno de los principales obstáculos para la producción de cultivos y/o pasturas es la baja fertilidad natural del suelo. La mayoría de los suelos del trópico americano presenta un "complejo de infertilidad", el cual identifica una deficiencia general de varios macro y micronutrientes, alta acidez y toxicidades de Al y/o Mn (Spain, 1976; Salinas, 1979a).

La toxicidad de Al es uno de los factores prominentes que limita el desarrollo agrícola en la mayoría de estos suelos. Altos niveles de saturación de Al

reducen el crecimiento radicular inhibiendo su elongación y penetración en el suelo y consecuentemente, reduciendo los sitios de absorción de agua y nutrimentos, así como también la utilización de éstos en el subsuelo (Salinas, 1979a; Gualdrón y Spain, 1979). En una segunda fase, el Al obstaculiza la translocación de varios nutrimentos a la parte aérea, los cuales se manifiestan como deficiencias nutricionales principalmente de P, Ca y Mg (Heylar, 1978; Andrew y Vanden Berg, 1973; Salinas, 1978). Todos estos efectos de Al se reflejan en un descenso de la productividad de los cultivos. Otra importante limitación en Oxisoles y Ultisoles de América tropical, es la baja disponibilidad del P nativo para el establecimiento de pastos mejorados, de manera que cantidades considerables de P deben ser añadidas para satisfacer los requerimientos de las plantas (Fenster y León, 1979). Consecuentemente esta situación causa serias limitaciones agroeconómicas debido a los altos costos de fertilizantes fosforados.

Una alternativa para la producción de forrajes en los suelos ácidos e infértiles de América tropical es adaptar la planta a estas limitaciones. En efecto, a medida que progresa la investigación sobre gramíneas y leguminosas forrajeras tropicales, es posible evaluar el grado de tolerancia de diferentes especies o ecotipos, con respecto a la toxicidad de Al y la baja disponibilidad de P en el suelo (CIAT, 1978; Spain, 1979).

Con referencia al factor planta; la evolución de las plantas forrajeras en el trópico ha sido en la mayoría de los casos el resultado de una adaptación natural al ecosistema y a la migración de especies a nuevos ambientes, en los cuales han sido sometidas a otro tipo de presiones, dando lugar a nuevas combinaciones

de caracteres (Mott y Hutton, 1979). Las presiones de selección han sido aquellas impuestas principalmente por el clima, disponibilidad de nutrimentos en el suelo y competencia de otras especies vegetales y consecuentemente, creando una variabilidad considerable en el recurso genético forrajero del trópico. Schultze-Kraft y Giacometti (1979) señalan que, debido a la amplia variabilidad del material genético existente en el trópico, no se justifica en la actualidad un esfuerzo en la hibridización del material vegetal y por el contrario, debería aumentarse la variabilidad genética en aquellos géneros promisorios mediante la recolección de germoplasma nativo en regiones con suelos ácidos e infértiles, que *per se* estaría adaptado a esas condiciones adversas. Sin embargo, bajo condiciones externas adversas, el criterio de adaptación tiene la implicación importante en cuanto se refiere a la supervivencia del material vegetal por una parte, y al potencial de producción como forraje por otra. Además, la capacidad de subsistencia de la planta forrajera al pastoreo y al corte, así como también la calidad del forraje son aspectos muy importantes, ya que al final el producto a desarrollar es una planta para pastoreo. Una vez realizada la recolección del germoplasma forrajero, la caracterización y evaluación cuantitativa del potencial de producción, bajo un rango de condiciones de elevada acidez (toxicidad de Al) y/o disponibilidad de nutrimentos en el suelo, constituyen una etapa importante en el proceso de selección de especies forrajas promisorias. De esta manera, un mejor conocimiento sobre la respuesta diferencial de especies forrajeras a las limitaciones de suelo mencionadas, puede proporcionar un significativo aporte en la utilización de

extensas áreas de América tropical, lo cual puede determinar una menor inversión en fertilizantes y cal. Esto no implicaría necesariamente la eliminación total de fertilizantes y cal, pero sí puede disminuir las tasas de aplicación necesarias para obtener un establecimiento adecuado de la pastura.

Es reconocido el hecho de que algunas especies o variedades son más tolerantes que otras, pero no se conoce qué característica vegetal diferencia entre plantas tolerantes y susceptibles bajo las condiciones que se denominan "adversas". Por esta razón, en la actualidad se considera el grado de productividad de una especie o variedad como un indicador de esa "tolerancia" (Nieman y Shannon, 1976). En base a este criterio, durante la evaluación e interpretación de los resultados de este trabajo, se dió importancia particular al hecho de que especies forrajeras bajo estrés mineral pueden únicamente sobrevivir o producir. Consecuentemente, se visualiza que por lo menos existen cuatro maneras para explicar la tolerancia de estas especies forrajeras a estrés de Al y/o P: 1) La habilidad de una planta para sobrevivir en suelos ácidos infértiles; 2) La producción relativa de la planta obtenida a diferentes grados de acidez y fertilidad del suelo, comparado con la producción obtenida bajo condiciones de acidez nula (ausencia de Al) y alta fertilidad (alta dosis de P); y 4) La producción relativa de la planta, obtenida a diferentes grados de acidez y fertilidad del suelo en relación a la producción máxima obtenida. Este último criterio difiere del tercero en el sentido de que no todas las especies o variedades desarrollan su máxima productividad bajo condiciones de acidez nula y alta fertilidad.

Por otra parte, se consideró que solamente la habilidad de una gramínea forrajera para sobrevivir en suelos ácidos infértiles no tendría valor si la producción es baja, por tanto, la producción absoluta indicaría el potencial de una especie forrajera para producir en condiciones adversas del suelo. De aquí, rendimientos relativos y absolutos fueron considerados como criterios útiles para interpretar la respuesta diferencial de las gramíneas a estrés de Al y/o P en el Oxisol de Carimagua (Salinas y Delgadillo, 1980).

Considerando el rendimiento relativo, se estimó que una producción de materia seca que no excedió al 50% de su rendimiento máximo, es determinante de la condición de "supervivencia" o "producción relativa baja". Cuando el rendimiento relativo estuvo entre 50 y 80% de ese máximo, se consideró a la gramínea en condición de "producción relativa media" y finalmente, por encima del 80% del rendimiento máximo, en condición de "producción relativa alta" bajo estrés de Al y/o P. El límite inferior se fijó en un 50%, con el criterio de que la reducción del potencial de producción de una especie a un 50% o menos tiene una implicación de supervivencia y no de productividad. Criterio bastante empleado en toxicología biológica (Matsumura, 1976; Liener, 1969; Lal, 1979). Finalmente, el límite superior se fijó en 80%, debido a que en la mayoría de los casos por encima de este porcentaje, la tasa de incremento en producción de materia seca por unidad de insumo aplicado (cal y/o fósforo) fue relativamente baja.

La respuesta diferencial de ocho gramíneas forrajeras es ilustrada en las Figuras 14, 15, 16. En ausencia de cal y P (92% Sat. Al y 1,6 ppm P) las gramíneas mostraron diferencias marcadas. *Brachiaria humidicola*

682 y *Andropogon gayanus* 621 produjeron más del 50% de su rendimiento máximo, mientras el resto de las gramíneas mostraron 40% o menos de sus rendimientos máximos. El primer juego de histogramas muestra *per se* el orden de las gramíneas que ilustra la amplia diferencia entre ellas para tolerar condiciones adversas de Al y P. Cuando el nivel de P fue incrementado, pero manteniendo el mismo porcentaje de saturación de Al, todas las gramíneas aumentaron su rendimiento. *Hyparrhenia rufo* 601 y *Melinis minutiflora* 608 alcanzaron el 50% de rendimiento con el primer incremento de P y *Brachiaria decumbens* con el segundo incremento de P.

Con la adición de media tonelada de cal/ha, la mayoría de las especies mostraron un incremento en producción de materia seca (Fig. 15). Resultados similares fueron notados al añadir 1 ton cal/ha (Fig. 16). Estos resultados indican que la respuesta de las gramíneas tolerantes a Al, es principalmente relativa a requerimientos de Ca y Mg más que un efecto de encalado. Cuando la toxicidad de Al fue eliminada con la aplicación de 5 ton cal/ha (Fig. 17), las ocho gramíneas forrajeras sobrepasaron más del 50% de sus rendimientos en los niveles bajos de P. Sin embargo, cuando el fertilizante fosforado fué incrementado, la mayoría de las gramíneas mostraron una reducción en sus rendimientos, lo cual probablemente esté relacionado con algún desbalance nutricional debido a las dosis elevadas de cal y P aplicadas.

Los resultados con leguminosas forrajeras se presentan en las Figuras 18, 19, 20, 21. A pesar de existir marcadas variaciones entre especies en respuesta a las aplicaciones de Cal y P, en general los resultados siguen en forma similar al de las gramíneas.

#### 4.4. Toxicidad de Manganeso

Otro de los factores limitantes para el crecimiento de las plantas forrajeras en suelos ácidos constituye la toxicidad de Mn. El efecto tóxico de 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 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, 1977; 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).

#### 4.5. Mecanismos de Tolerancia a la Toxicidad de Manganeso.

Existen varios trabajos que indican una variabilidad en la tolerancia de especies y variedades a la toxicidad de Mn. (Foy, 1975). Sin embargo, al igual que la tolerancia a Al, dentro de cada especie existen ecotipos con mayor tolerancia que otros. Esto indica que en el estudio de adaptabilidad o tolerancia a niveles tóxicos de Mn, debería enfatizarse a nivel de ecotipo o accesión 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 estres 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).

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, 1976).

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 tolerable 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 dife

rencias en acumulación de Mn por varias especies en la parte aérea (Jackson, 1967). Tolerancia a Mn en algunas especies 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).

#### 4.6. Tolerancia de Especies Forrajeras Tropicales a la Toxicidad de Mn.

Existen varios trabajos de investigación que muestran una tolerancia diferencial entre especies forrajeras a la toxicidad de Mn. En general, parece que las leguminosas son más sensibles que las gramíneas (Hewitt, 1963; Lohnis, 1951). Algunas leguminosas forrajeras del trópico han recibido atención durante la última década en cuanto a la tolerancia del exceso de manganeso en el suelo y el orden relativo de esta tolerancia en 9 especies estudiadas se presenta en el cuadro 4. Souto y Dobereiner (1969) encontraron resultados similares en

Brazil con un orden relativo de tolerancia siguiente: *Centrosema pubescens* > *Stylosanthes gracilis* > *Glycine javanica* *Macroptilium atropurpureum*. De estos resultados se concluye que *centrosema pubescens* es bastante tolerante a la toxicidad del manganeso. Sin embargo, observaciones visuales en CIAT-Quilichao en una colección de ecotipos de *centrosema* parecen indicar que entre ecotipos de la misma especie existen diferencias significativas en el grado de tolerancia al Mn tóxico.

Datos de Andrew y Hegarty (1969) muestran que las deficiencias en especies forrajeras para tolerar exceso de Mn son debidas en parte a la acumulación de este elemento en la parte aérea de las plantas de manera que los niveles críticos internos de Mn varían entre especies. Algunos de los resultados (Cuadro 5) muestran que especies leguminosas forrajeras tales como *centrosema pubescens*, *Stylosanthes humilis* y *Lotononis bainesii*, que son considerados como tolerantes, presentan niveles críticos internos de Mn bastante altos (>1000 ppm-Mn) mientras que leguminosas susceptibles tales como: *Leucaena leucocephala*, *Glycine wightii*, *Macroptilium atropurpureum*, y *Medicago sativa* tienen un nivel crítico bastante bajo (<600 ppm). Generalmente, las concentraciones de Mn en las raíces son mayores que la parte aérea, sin embargo la relación de Mn (Mn en raíces a Mn en la parte aérea) varía entre especies. Por ejemplo, en *Stylosanthes humilis* las relaciones de Mn fueron superiores que las de *Macroptilium atropurpureum* a cualquier nivel externo de Mn (Andrew y Hegarty, 1969). De aquí, la primera leguminosa retuvo proporcionalmente más Mn en su sistema radicular que la segunda leguminosa. De lo

mencionado, parece que por lo menos 3 mecanismos fisiológicos, determinan que especies forrajeras sean tolerantes a la toxicidad de Mn. Primero, resistencia de la parte aérea a una cantidad dada de Mn externo (producción de materia seca), Segundo, una retención proporcionalmente alta de Mn en el sistema radicular y finalmente una reducida absorción de Mn.

## 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. Agr. 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.
- 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. 1960. The effect of phosphorus, potassium, and calcium on the growth, chemical composition, and systems of deficiency of white clover in a subtropical environment. Aust. J. Agric. Res. 11: 149-161.
- Andrew, C.S. 1977. The effect of sulphur on the growth, sulphur and nitrogen concentration, and critical sulphur concentrations of some tropical and temperate pasture legumes. Aust. J. Agric. Res. 28: 807-820.

- Andrew, C.S. y Robins, M.F. 1969. 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 M. P. Hegarty. 1969. Comparative response to manganese excess of eight tropical and five temperate pasture legume species. Aust. J. Agric. Res. 20: 687-696.
- 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.
- Andrew, C.S. and I.F. Fergus. 1976. Plant nutrition and soil fertility. pp. 101-133. In Shaw, N.H. and W.W. Bryan (ed.) Tropical Pasture Research, Principles and Methods. CSIRO, Brisbane, Australia.
- 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.
- Bhumbla, D.R. and E.D. 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.
- Bryan, W.W. and T.R. Evans. 1973. Effects of soils, fertilizers and stocking rates on pastures and beef production on the Wallum of South-Eastern Queensland. I. Botanical composition and chemical effects on plant and soils. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 13: 516-529.

- Cate, R.B. Jr. and L.A. Nelson. 1971. A simple statistical procedure for partitioning soil test correlation data into two classes. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 35: 658-659.
- Cate, R.B., Jr. and A.P. Sukhai. 1964. A study of aluminum in rice soils. *Soil Sci.* 98: 85-93.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1978. Informe Anual 1977. Programa de Ganado de Carne. CIAT, Cali, Colombia.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1979. Informe Anual 1978. Programa de Ganado de Carne. CIAT, Cali, Colombia.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1980. Informe Anual 1979. Programa de Pastos Tropicales. CIAT, Cali, Colombia. (En prensa).
- 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. 1967. Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *Jour. ecology* 55: 111-118.
- 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.

- Cochrane, T.T., J.G. Salinas and P.A. Sánchez. 1980. An equation for liming acid mineral soils to compensate Al tolerance. *Tropical Agriculture* 59: 133-140.
- 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.
- Crafts, A.S. and C.E. Crisp. 1971. *Phloem transport in plants*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- 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.
- Donald, N. 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* 15: 1-118.
- Eagles, C.F. 1972. Competition for light and nutrients between natural populations of Dactylis glomerata. *J. Appl. Ecol.* 9: 141-151.
- 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.
- Fenster, W.E. y L.A. León. 1979. Manejo de la fertilización con fósforo para el establecimiento y mantenimiento de pastos mejorados en suelos ácidos e infértiles de América Tropical. p. 119-133. In L.E. Tergas y P.A. Sánchez (eds.), *Producción de Pastos en Suelos Ácidos de los Trópicos*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.
- 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 Zealand.
- Foy, C.D. 1974. Effects of aluminum on plant growth. pp. 602-642. 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 North-eastern 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.
- 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.
- Gray, B., M. Drake, and W. Colby. 1953. Potassium competition in grass-legume associations as a function of root cation exchange capacity. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 17.

- Gualdrón, R. y J.M. Spain. 1979. Calcio y magnesio. Ocurrencia y magnitud de los problemas en suelos ácidos. VI Coloquio de Suelos, Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Palmira, Colombia. 23 p.
- Hall, R.L. 1974. Analysis of the nature of interference between plants of different species. I. Concepts and extension of the DeWitt Analysis to examine effects. Aust. J. Agric. Res. 25: 739-747.
- Heylar, K.R. 1978. Effects of aluminum and manganese toxicities on legume growth. p. 207-231. In S.C. Andrew and E.J. Kamprath (eds.), Mineral Nutrition of Legumes in Tropical and Subtropical Soils. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, Australia.
- 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.
- 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.
- King, J. 1971. Competition between established and newly sown grass species. J. Br. Grassl. Soc. 26: 221-229.
- 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. *Agrn. J.*, 69: 563-568.
- Lal, R. 1979. Erosion as a constraint to food production in the tropics. Soil Constraints Conference, IRRI, Los Baños, Filipinas.
- 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.
- Liener, I.E. 1969. Introduction. p. 1-5. In I.E. Liener (ed.), *Toxic Constituents of Plant Food Stuffs*. Academic Press, New York.
- 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.
- 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.
- Matsumura, F. 1976. *Toxicology of insecticides*. Plenum Press, New York. 503 p.
- 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. *Comm. 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., 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 excessing barley roots. *Plant Physiol.* 36: 53-57.
- Mott, G.O. and E.M. Hutton. 1979. Estrategias para la colección y el mejoramiento de plantas forrajeras. p. 1-4. In G.O. Mott y A. Jiménez (eds.), *Manual para la Colección, Preservación y Caracterización de Recursos Forrajeros Tropicales*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.
- 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.
- Nieman, R.H. and M.C. Shannon. 1976. Screening plants for salinity tolerance. p. 359-367. In M.J. Wright (ed.), *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils*. Cornell University, Ithaca, New York.
- 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.
- Rees, M.C., and D.J. Minson. 1977. The influence of supplements on the voluntary intake and digestibility of feed -an alternative to fertilizer. pp. 165-178. In, Blair, G.J. (ed.) *Prospects for Improving the Efficiency of Phosphorus Utilization*. Armidale, England.
- 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.
- Ritchey, K.D. 1979. Potassium fertility in Oxisols and Ultisols of the humid tropics. Cornell Int. Agric. Bull. No. 37. Cornell Univ., Ithaca, New York. 45 pp.
- 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. 1979. Adaptación de plantas a toxicidad de aluminio y manganeso en suelos ácidos. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Bogotá, Colombia. 51 p.
- Salinas, J.G., J.F. Sanz y R. García. 1980. Manual de sintomatología de deficiencia y toxicidades minerales en gramíneas y leguminosas forrajeras tropicales. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Programa de Pastos Tropicales. Cali, Colombia. (En preparación).
- Sánchez, P.A. and T.T. Cochrane. 1979. Soil constraints in relation to major farming systems of tropical America. Soil constraints Conference, IRRI, Los Baños, Filipinas (In press).
- Sampson, M., D. Clarkson, and D.D. Davies. 1965. DNA synthesis in aluminum-treated roots of barley. *Science* 148: 1.476-1.477.
- 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.
- Soarez, W.V., E. Lobato, E. Gonzalez, e G. Naderman, Jr. 1975. Encalado de los suelos del Cerrado Brasileiro. pp. 287-303. In E. Bornemisza y A. Alvarado (eds.) *Manejo de Suelos en la América Tropical*. North Carolina State University, Raleigh.
- Souto, C.H., and J. Döbereiner. 1969. Manganese toxicity in tropical forage legumes. *Parq. Agropec. Bras.* 4: 129-138.
- Schultze-Kraft, R. y D.C. Giacometti. 1979. Recursos genéticos de leguminosas forrajeras para las sabanas de suelos ácidos e infértiles en América tropical. p. 59-69. In L.E. Tergas y P.A. Sánchez (eds.), *Producción de Pastos en Suelos Acidos de los Trópicos*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.

- Smith, F.W. 1978. Role of plant chemistry in the diagnosis of nutrient disorders in tropical legumes. pp. 329-346. In C.S. Andrew and E.J. Kampratt (eds.) Mineral Nutrition of Legumes in Tropical and Subtropical Soils. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Snayden, R.W. 1971. An analysis of the competition between plants of Trifolium repens L. populations collected from contrasting soils. J. Appl. Ecol. 7: 687-697.
- Spain, J.M. 1976. Field studies on tolerance of plant species and cultivars to acid soil conditions in Colombia. p. 213-222. In M.J. Wright (ed.), Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University, Ithaca, New York.
- 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. 1979. Establecimiento y manejo de pastos en los Llanos Orientales de Colombia. p. 181-189. In L.E.Tergas y P.A. Sánchez (eds.), Producción de Pastos en Suelos Acidos de los Trópicos, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.
- 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 (eds.) Soil Management in Tropical America. North Carolina State University, Raleigh.
- Spain, J.M., C. Castilla y L.H. Franco. 1979. El uso eficiente de recursos e insumos en el establecimiento y mantenimiento de pastos tropicales. pp. 65-84 In Memorias del 2° Encuentro Nacional de Zootecnia. Conferencia Nacional sobre Utilización de Recursos Forrajeros para la Producción de Ganado Bovino en Colombia, CIAT, Cali, Colombia.
- Swanson, E.R. 1963. The static theory of the firm and three laws of plant growth. Soil Sci. 95: 338-343.

- Tisdale, S.L. and W.L. Nelson. 1966. Soil fertility and fertilizers. The MacMillan Company, New York, pp. 427-428, 519-521.
- Ulrich, A. 1952. Physiological bases for assessing the nutritional requirements of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3: 207-228.
- Veitch, F.D. 1904. Comparison of methods for the estimation of soil acidity. *J. Amer. Chem. Soc.* 10: 637.
- 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.
- Waugh, D.L., R.B. Cate Jr., y L.A. Nelson. 1973. Métodos discontinuos para la rápida correlación, interpretación y utilización de los datos de análisis de suelos y las respuestas a los fertilizantes. *Boletín Técnico No.7. Series ISFEI*, North Carolina State University, Raleigh.
- Waugh, D.L., R.B. Cate Jr., L.A. Nelson y A. Manzano. 1974. Nuevos conceptos en la interpretación biológica y económica de la respuesta a los fertilizantes. In *Manejo de Suelos en América Tropical*. Consorcio de Universidades de Suelos Tropicales, North Carolina State University, Raleigh.

Cuadro 1. Concentraciones críticas internas de P, K y S para algunas leguminosas forrajeras tropicales (muestreadas en el estado de prefloración).

Especie	P <sup>a/</sup>	K <sup>b/</sup>	S <sup>c/</sup>
	-----%-----		
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	0,24	0,75	0,17
<i>Macroptilium lathyroides</i>	0,20	0,75	0,15
<i>Stylosanthes humilis</i>	0,17	0,60	0,14
<i>Centrosema pubescens</i>	0,16	0,75	0,14
<i>Glycine wightii</i>	0,23	0,80	0,17
<i>Lotononis bainesii</i>	0,17	0,90	0,15
<i>Desmodium uncinatum</i>	0,23	0,80	0,17
<i>Desmodium intortum</i>	0,22	0,72	0,17

<sup>a/</sup> Andrew y Robins (1969a)

<sup>b/</sup> Andrew y Robins (1969b)

<sup>c/</sup> Andrew (1977).

Cuadro 2. Niveles críticos internos de fósforo de especies forrajeras asociadas con rendimientos máximos.

Especie forrajera	P parte aérea
	%
<b>Leguminosas:</b>	
<i>Stylosanthes humilis</i>	0,17 <sup>1</sup>
<i>Centrosema pubescens</i>	0,16 <sup>1</sup>
<i>Desmodium intortum</i>	0,22 <sup>1</sup>
<i>Glycine wightii</i>	0,23 <sup>1</sup>
<i>Medicago sativa</i>	0,25 <sup>1</sup>
<b>Gramíneas:</b>	
<i>Melinis minutiflora</i>	0,18 <sup>1</sup>
<i>Panicum maximum</i>	0,19 <sup>1</sup>
<i>Pennisetum clandestinum</i>	0,22 <sup>1</sup>
<i>Chloris gayana</i>	0,23 <sup>1</sup>
<i>Paspalum dilatatum</i>	0,25 <sup>1</sup>
<i>Andropogon gayanus</i>	0,11 <sup>2</sup>
<i>Brachiaria decumbens</i>	0,12 <sup>2</sup>

Fuente: <sup>1</sup> Andrew y Robins (1969, 1971)

<sup>2</sup> CIAT (1978).

Cuadro 3. Niveles críticos externos de fósforo de varias especies forrajeras tropicales.

Especie	P disponible en el suelo*
	ppm
<b>Leguminosas:</b>	
<i>Stylosanthes capitata</i> CIAT 1978	2,5
<i>Stylosanthes capitata</i> CIAT 1019	3,1
<i>Stylosanthes capitata</i> CIAT 1097	3,3
<i>Stylosanthes capitata</i> CIAT 1338	3,6
<i>Stylosanthes guianensis</i> CIAT 1200	2,5
<i>Stylosanthes guianensis</i> CIAT 1153	5,5
<i>Desmodium ovalifolium</i> CIAT 350	6,6
<i>Desmodium scorpiurus</i> CIAT 3022	8,0
<i>Desmodium gyroides</i> CIAT 3001	11,4
<i>Zornia</i> sp. CIAT 883	3,4
<i>Macroptilium</i> sp. CIAT 536	9,5
<b>Gramíneas:</b>	
<i>Panicum maximum</i>	10,0
<i>Brachiaria decumbens</i>	7,0
<i>Andropogon gayanus</i>	5,0

\* P disponible (Bray-II) asociado con 60-80% de rendimiento máximo.

Fuente: CIAT, Informe Anual (1977-1978).

Cuadro 4. Respuesta diferencial de 9 leguminosas forrajeras tropicales a la toxicidad de Manganeso.

Leguminosa	Coefficiente de Regresión	Rango de Tolerancia
Centrosema pubescens	-0.0023	1. Tolerante
Stylosanthes humilis	-0.0038	2
Lotononis bainesii	-0.0039	3
Macroptilium lathyroides	-0.0066	4
Leucaena leucocephala	-0.0077	5
Desmodium uncinatum	-0.0080	6
Medicago sativa	-0.0102	7
Glycine javanica	-0.0128	8
Macroptilium atropurpureum	-0.0159	9 Susceptible

\* Coeficientes de regresión obtenidos de la producción de materia seca de cada leguminosa en varios niveles tóxicos de manganeso.

FUENTE: Andrew y Hegarty (1969).

Cuadro 5 . Niveles críticos internos de manganeso de especies forrajeras asociados con máximo rendimiento.

Especie forrajera	Concentración de Mn en parte aérea
Centrosema pubescens	ppm 1600
Stylosanthes humilis	1140
Lotononis barnesii	1320
Desmodium uncinatum	1160
Macroptilium lathyroides	840
Leucaena leucocephala	550
Glycini wightii	560
Macroptilium atropurpureum	810
Medicago sativa	380

FUENTE: Andrew y Hegarty (1969)

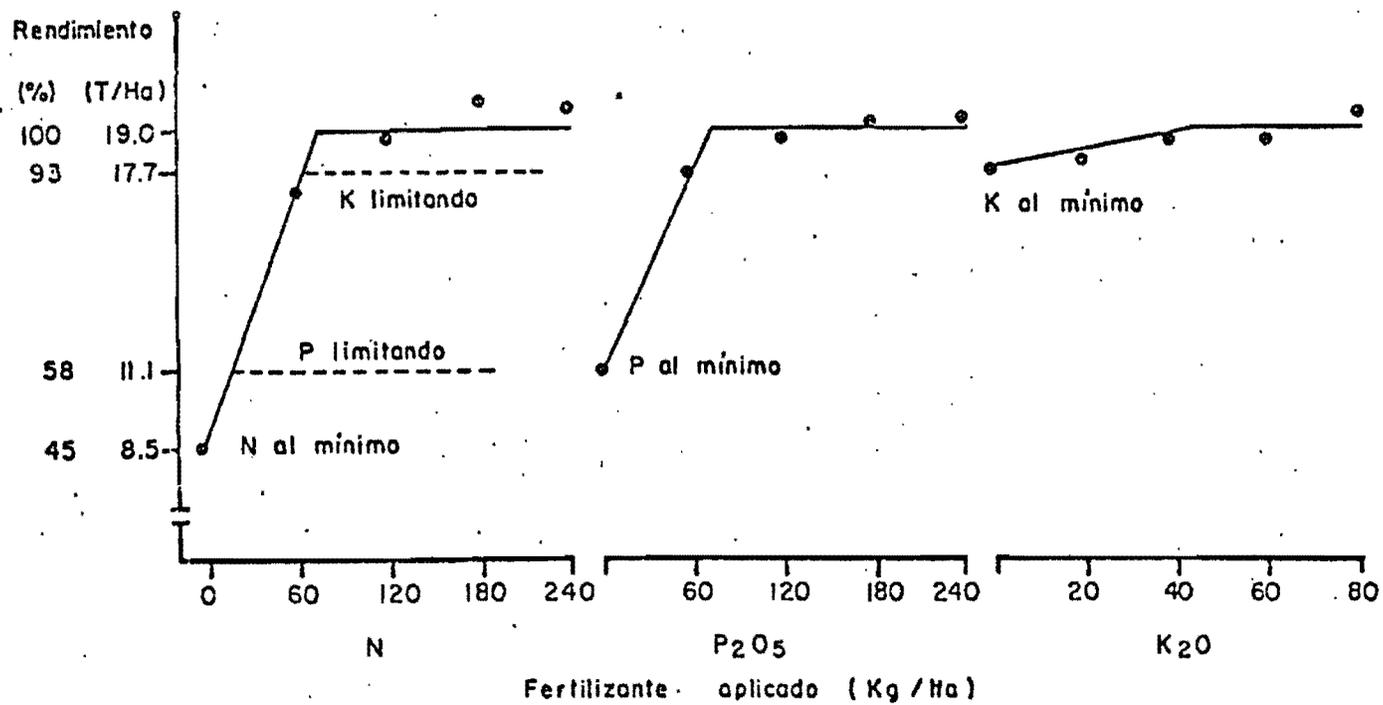


Figura 6. Interpretación de la respuesta a múltiples nutrientes, mediante una combinación de modelos discontinuos rectilíneos de nutrientes individuales.  
Fuente: Waugh *et al.* (1973).

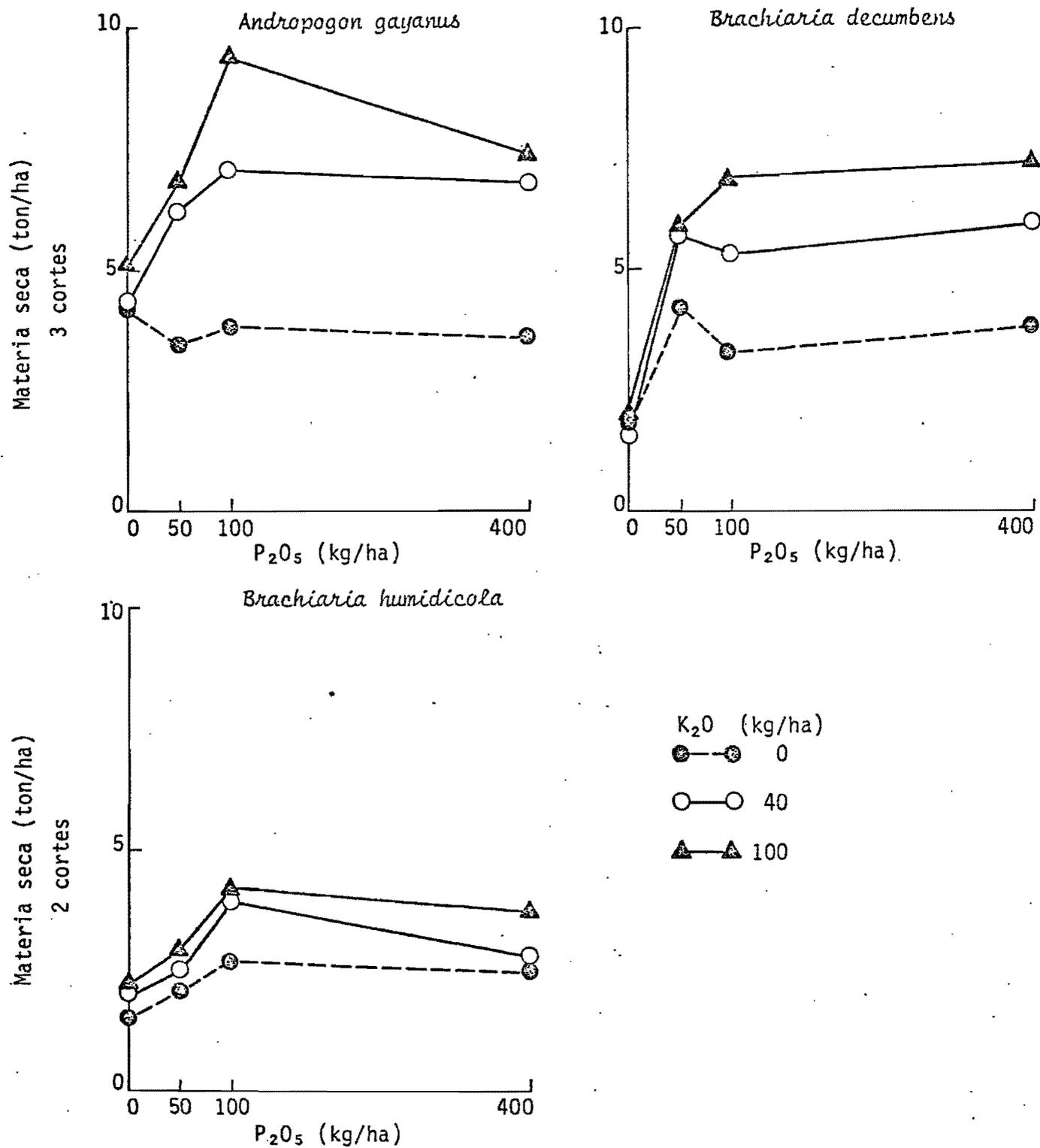


Figura 7. Respuesta de tres gramíneas forrajeras tropicales a la interacción de P y K en un Oxisol de Carimagua (CIAT, 1980).

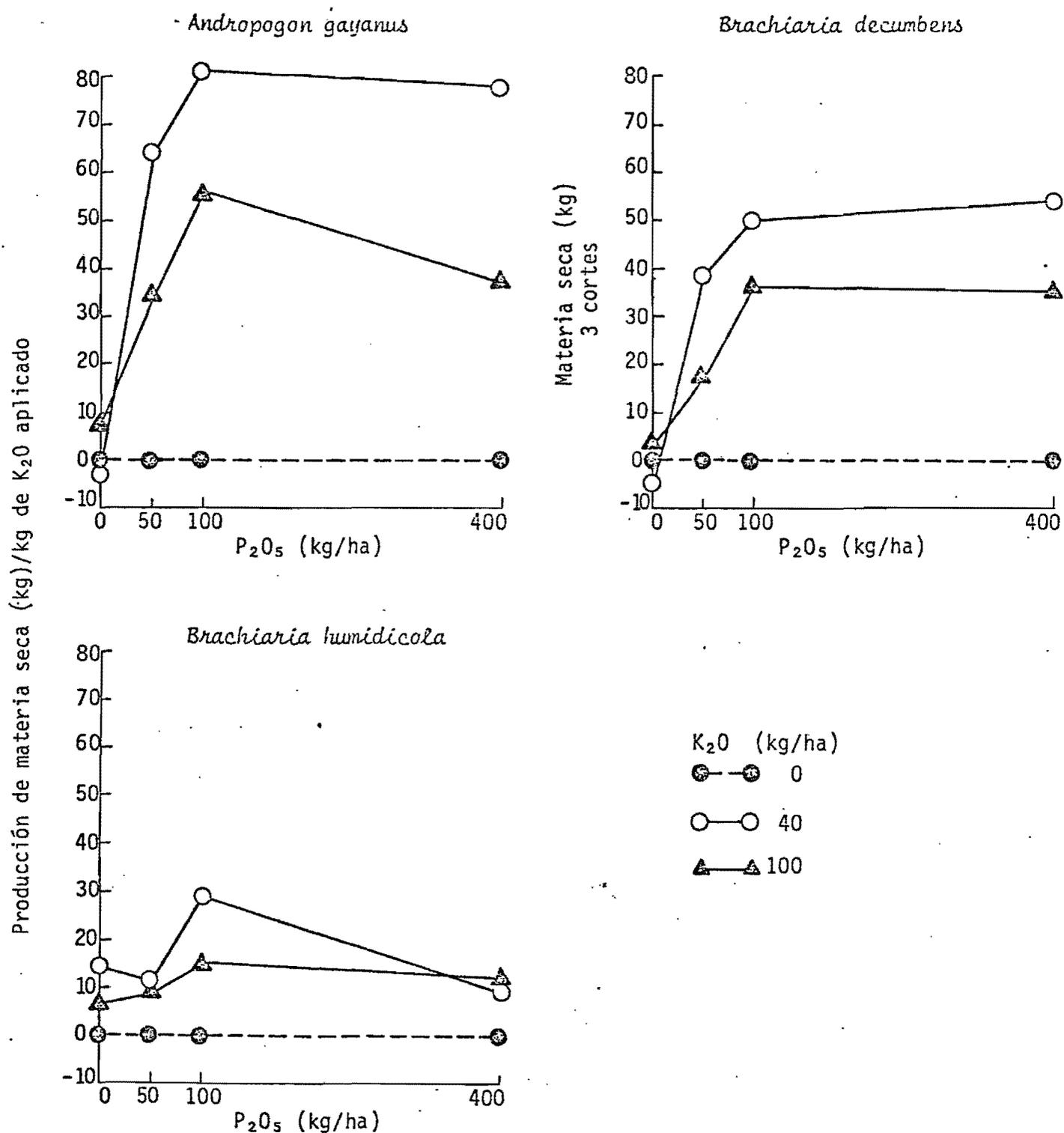


Figura 8. Eficiencia de producción de materia seca de tres gramíneas forrajeras tropicales por cada kg de K<sub>2</sub>O aplicado a diferentes niveles de aplicación de fósforo en un Oxisol de Carimagua. Fuente: CIAT (1980).

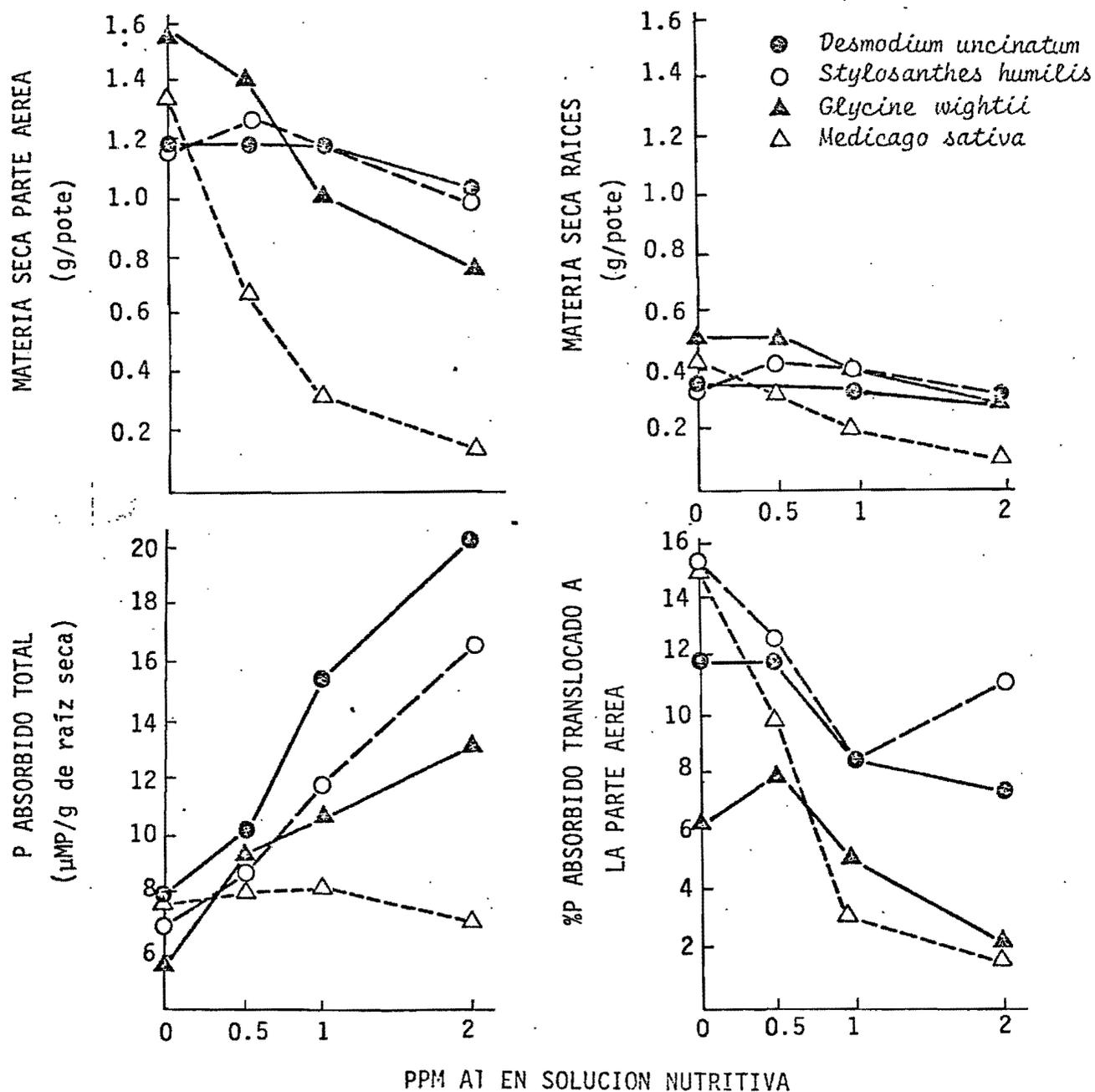


FIGURA 9. Efecto del aluminio en el crecimiento, tasa de absorción de P y tasa de translocación de P de 4 leguminosas forrajeras. Adaptado de Andrew y Vanden Berg (1973).

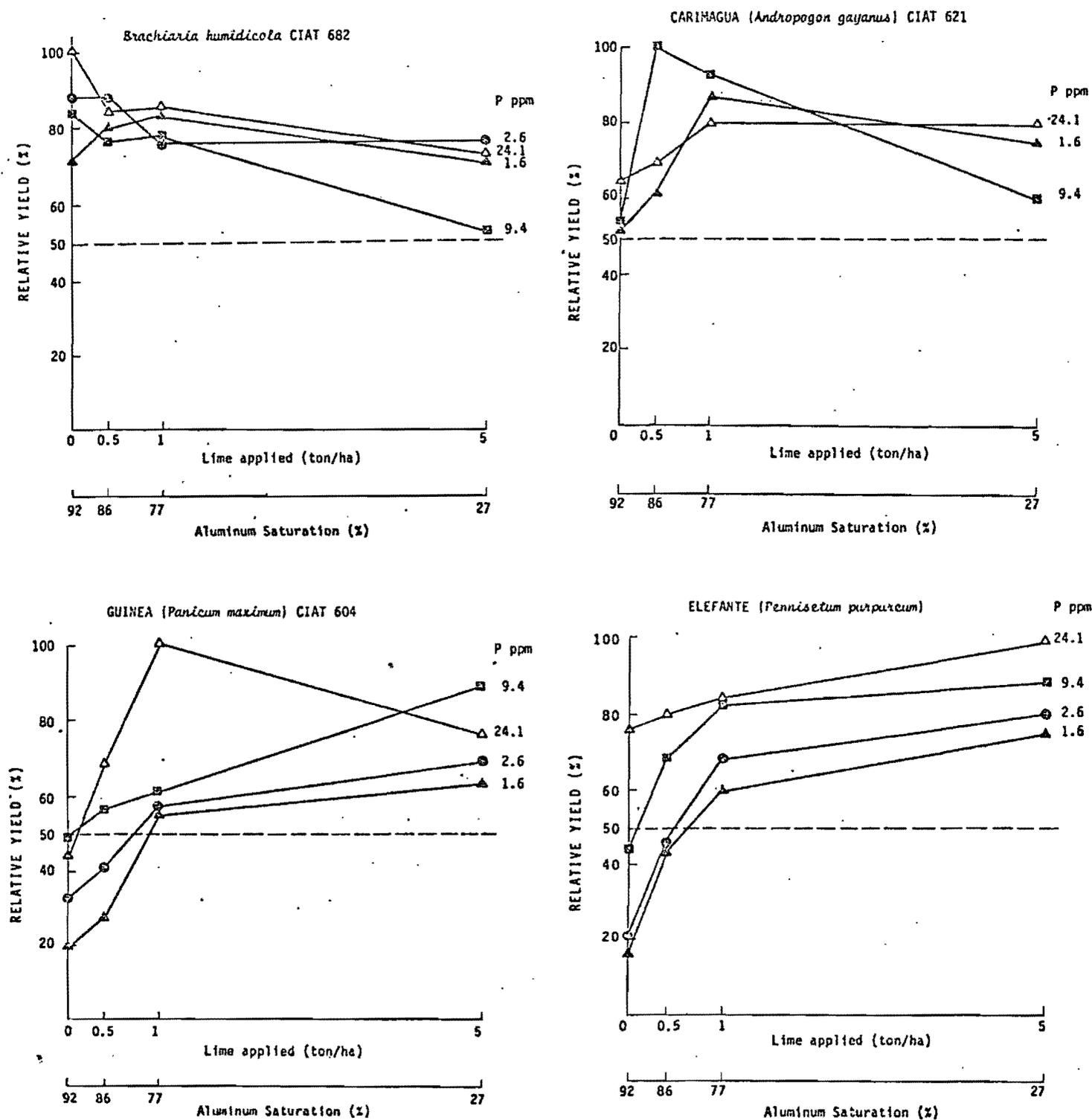


Figura 10. Respuesta diferencial de 4 gramíneas forrajeras tropicales a la interacción de cal y fósforo aplicados a un Oxisol de Carimagua. Fuente: CIAT (1979).

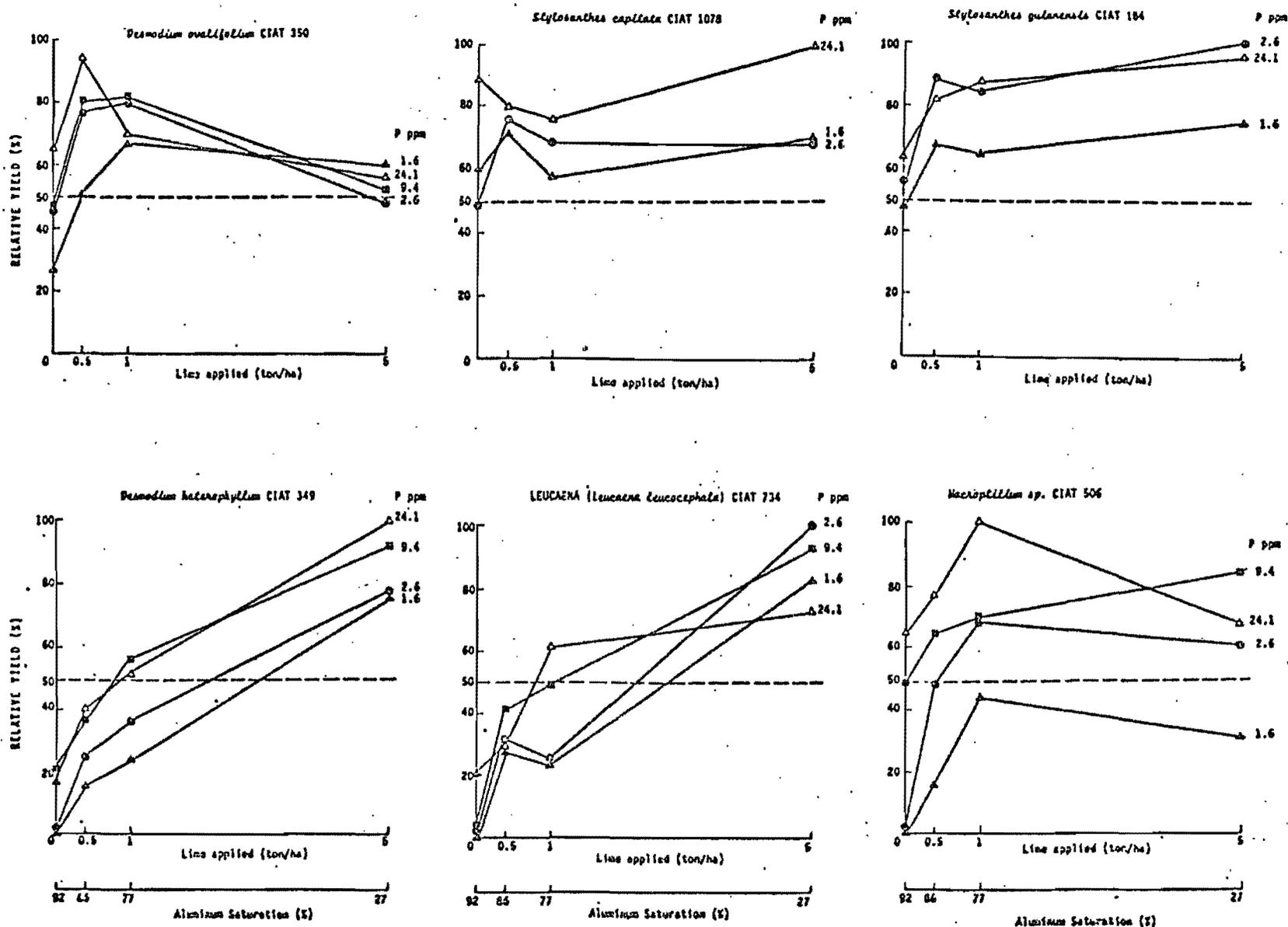
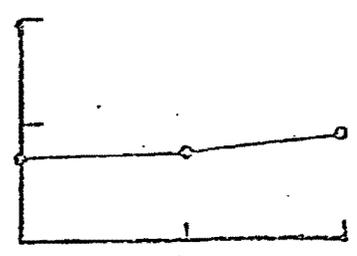
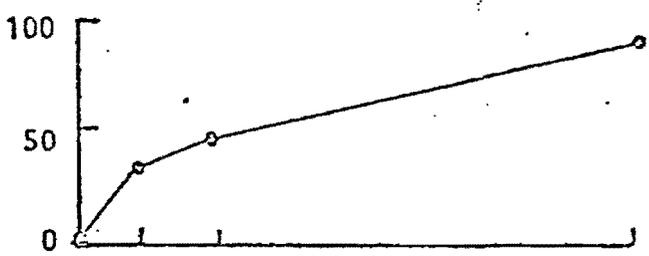


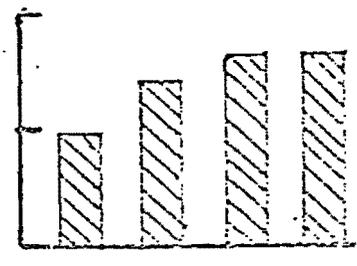
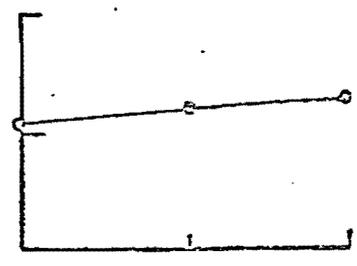
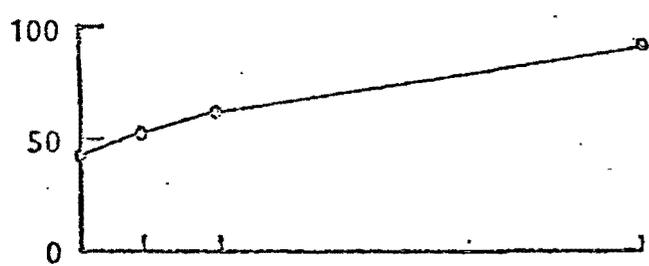
Figura 11. Respuesta diferencial de 6 leguminosas forrajeras tropicales a la interacción de cal y P aplicados a un Oxisol de Carimagua. Fuente: CIAT (1979).

Rendimiento  
Máximo

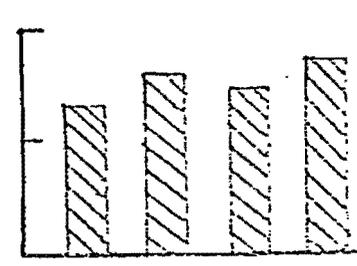
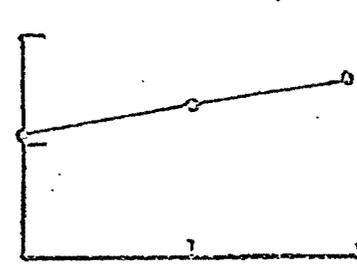
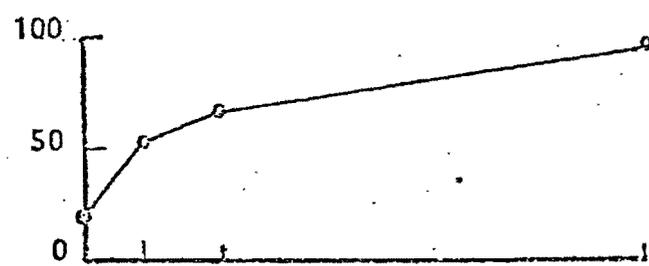
*Panicum maximum*



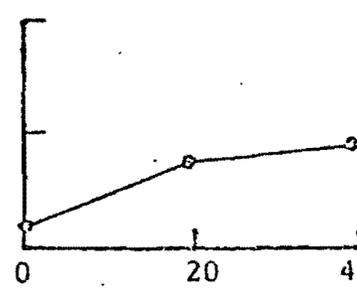
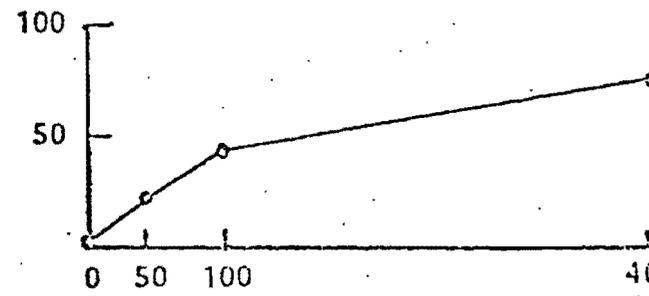
*Andropogon gayanus*



*Brachiaria decumbens*



*Hyparrhenia rufa*



P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, kg/ha

K<sub>2</sub>O, kg/ha

Mg<sub>0</sub> Mg<sub>25</sub> Mg<sub>50</sub> Mg<sub>220</sub>

Figura 12. Respuesta de cuatro gramíneas a la aplicación de fósforo, potasio, magnesio y azufre, en un Oxisol de Carimagua. Los rendimientos de materia seca representan promedios de tres y cuatro cosechas, durante el primer año después del establecimiento. Fuente: CIAT (1978).

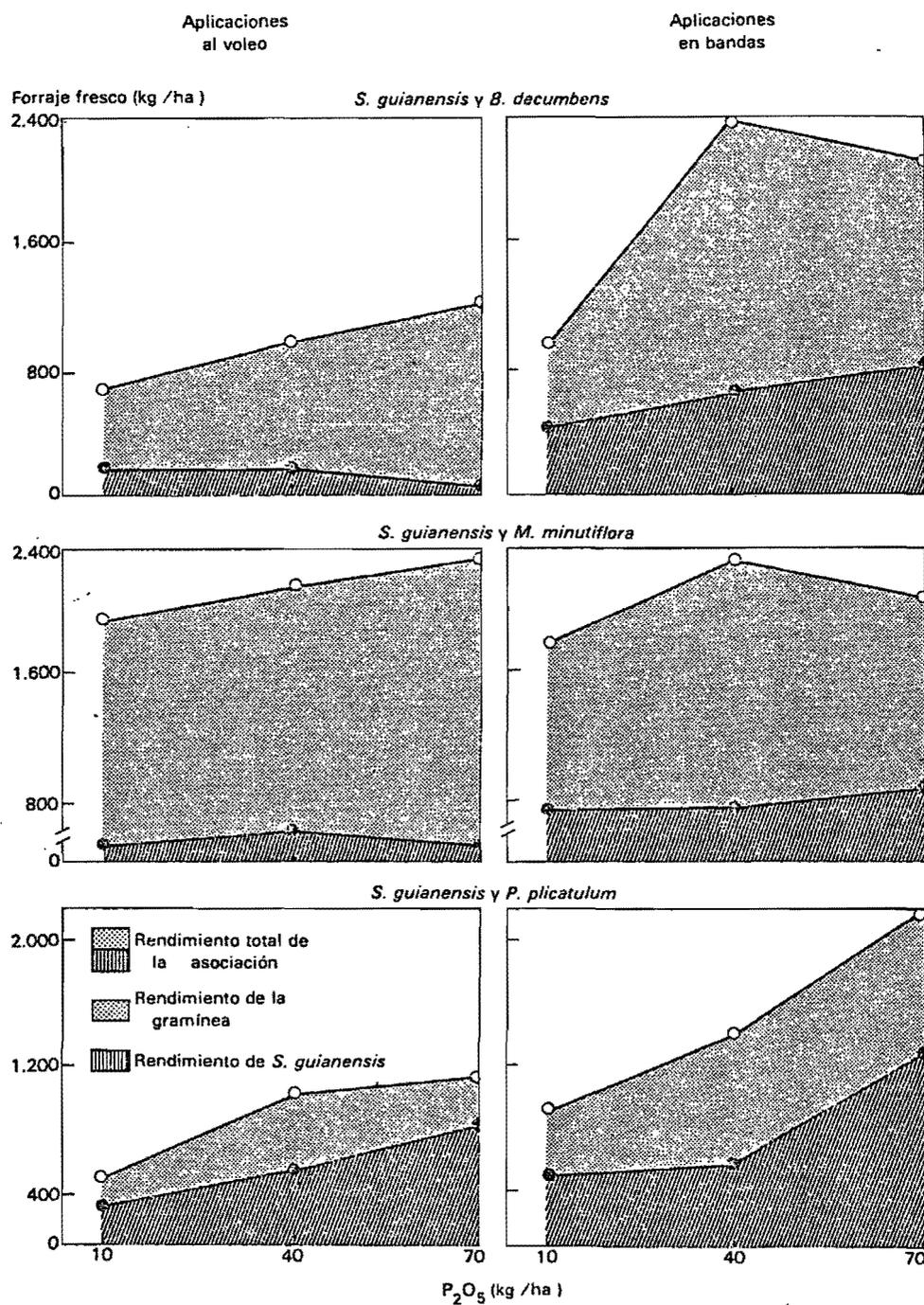
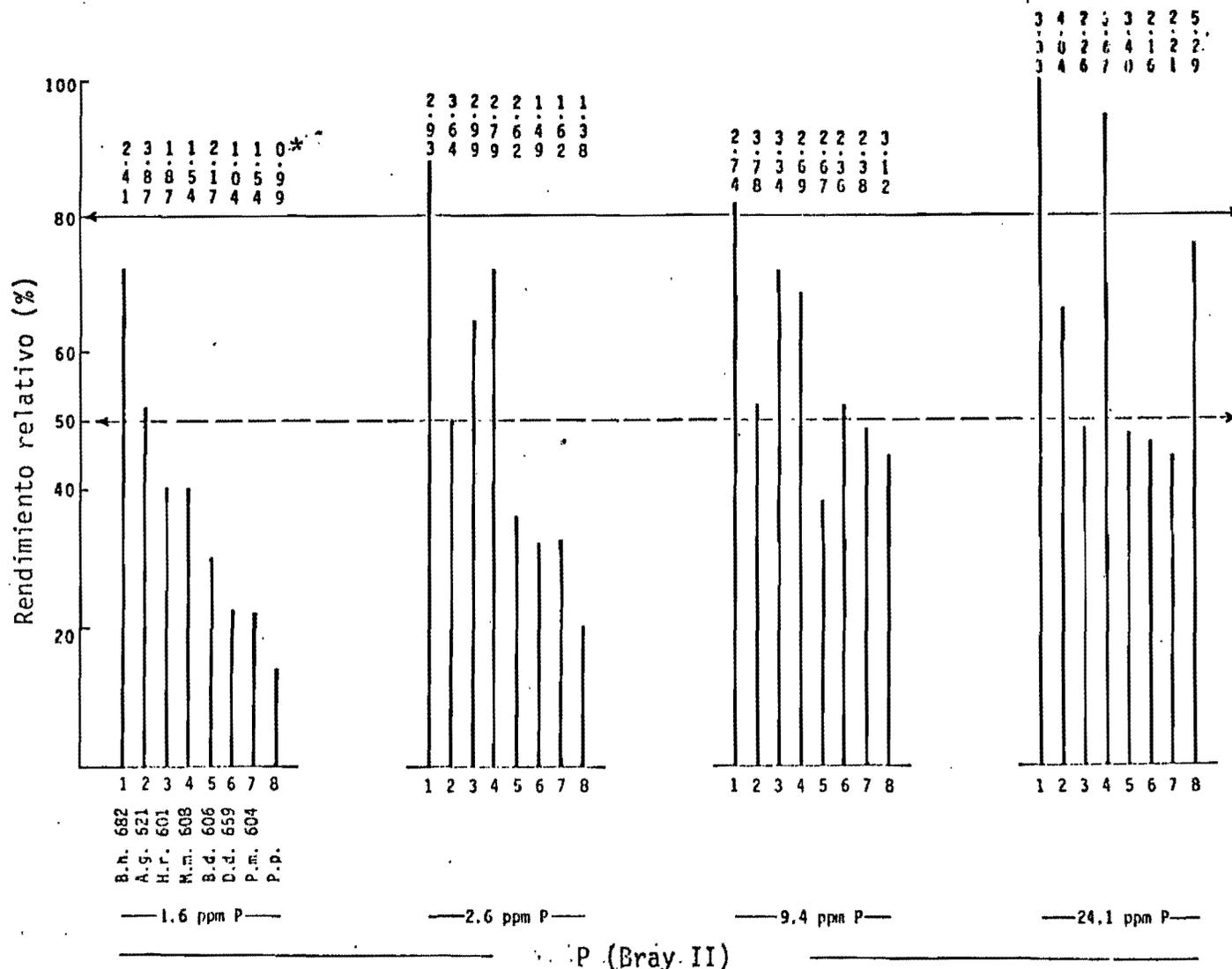


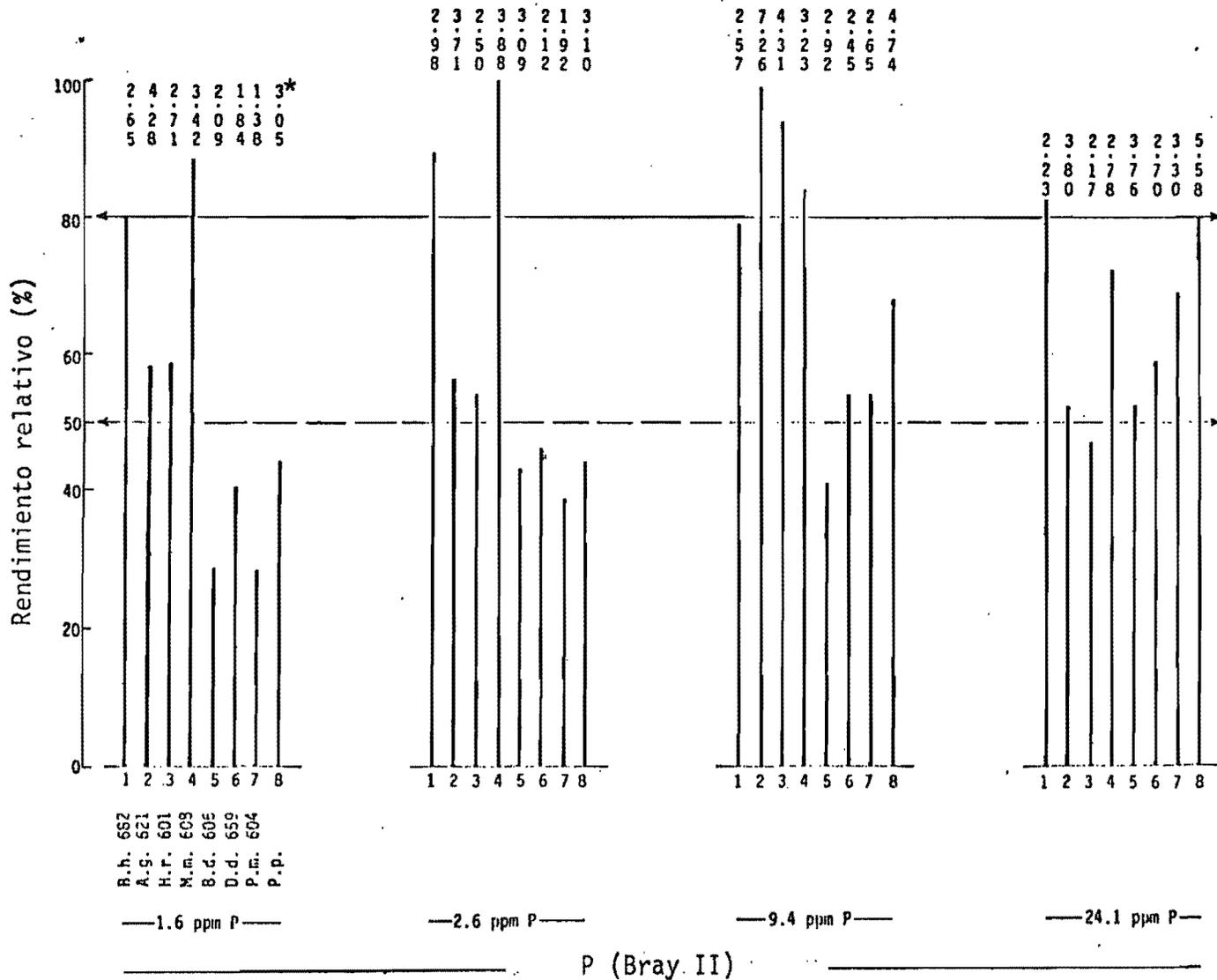
Figura 13. Efecto de tres niveles de fósforo y dos métodos de siembra y de aplicación de fósforo, sobre los rendimientos de tres asociaciones forrajeras, en Carimagua, 1975-76. Fuente: CIAT (1977).



\*Rendimiento MS (ton/ha)

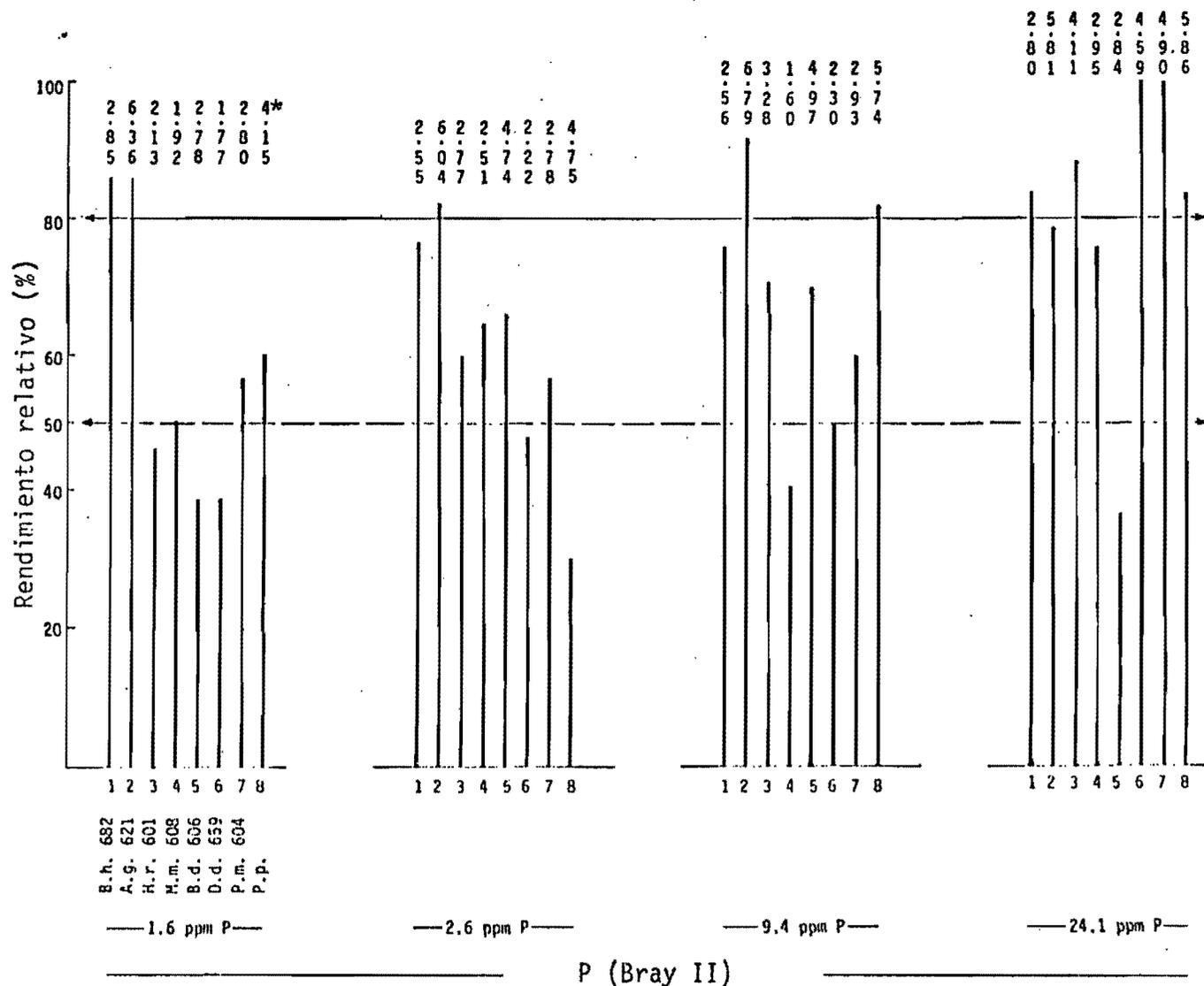
Figura 14. Respuesta diferencial de ocho gramíneas tropicales a diferentes niveles de fósforo y 92% de saturación de Al (sin aplicación de cal) bajo condiciones de campo en Carimagua.

(B.h. 682 = *Brachiaria humidicola*; A.g. 621 = *Andropogon gayanus*;  
 H.r. 601 = *Hyparrhenia rufa*; M.m. 608 = *Melinis minutiflora*;  
 B.d. 606 = *Brachiaria decumbens*; D.d. 659 = *Digitaria decumbens*;  
 P.m. 604 = *Panicum maximum*; and P.p. = *Pennisetum purpureum*)



\* Rendimiento MS (ton/ha)

Figura 15. Respuesta diferencial de ocho gramíneas tropicales a diferentes niveles de fósforo y 86% de saturación de Al (1/2 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua (Ref. a Fig. 1 para identificación de accesiones).



\* Rendimiento MS (ton/ha)

Figura 16. Respuesta diferencial de ocho gramíneas tropicales a diferentes niveles de fósforo y 77% de saturación de Al (1 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua (Ref. a Fig. 1 para identificación de accesiones).

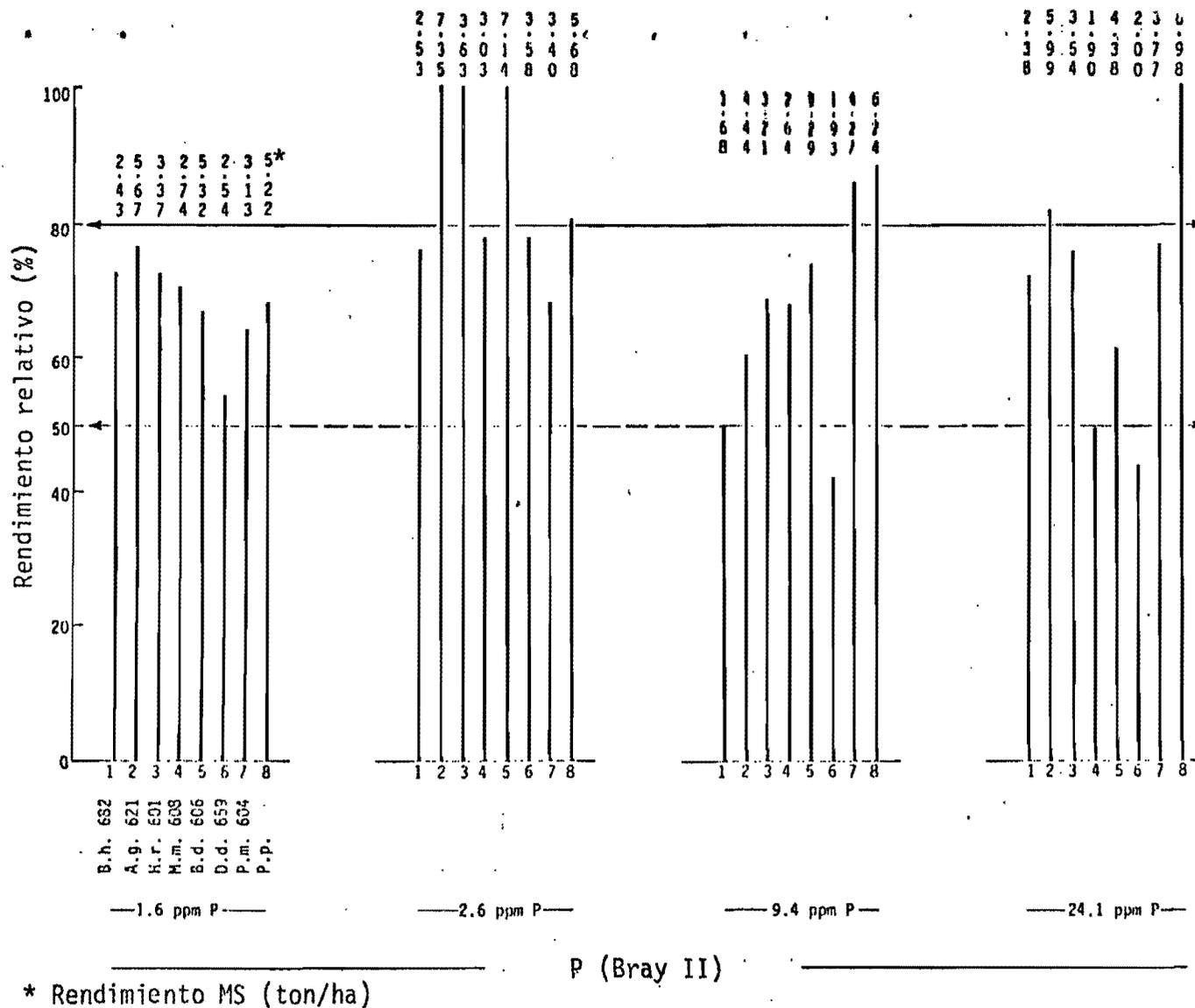


Figura 17. Respuesta diferencial de ocho gramíneas tropicales a diferentes niveles de fósforo y 27% de saturación de Al (5 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua (Ref. a Fig. 1 para identificación de accesiones).

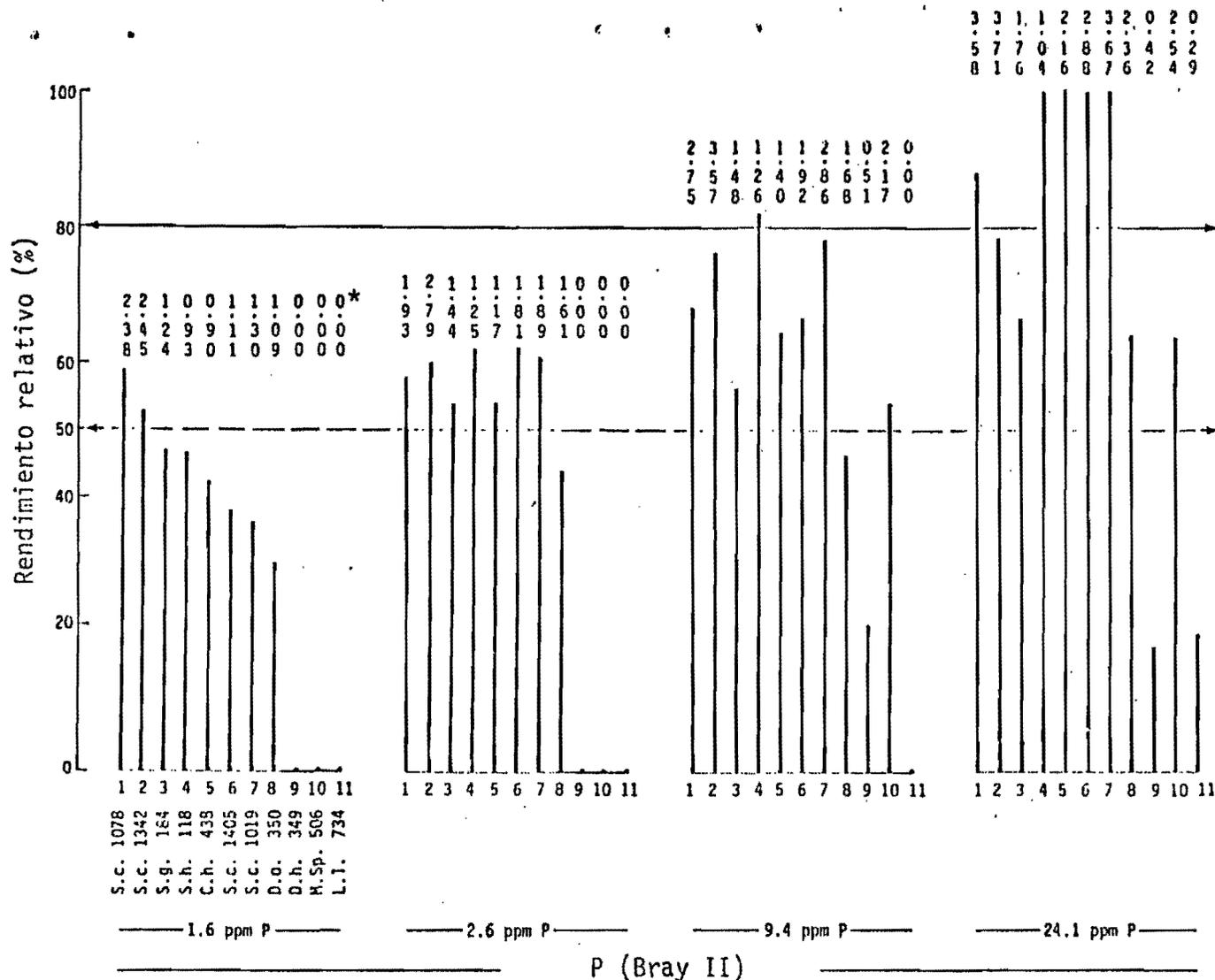
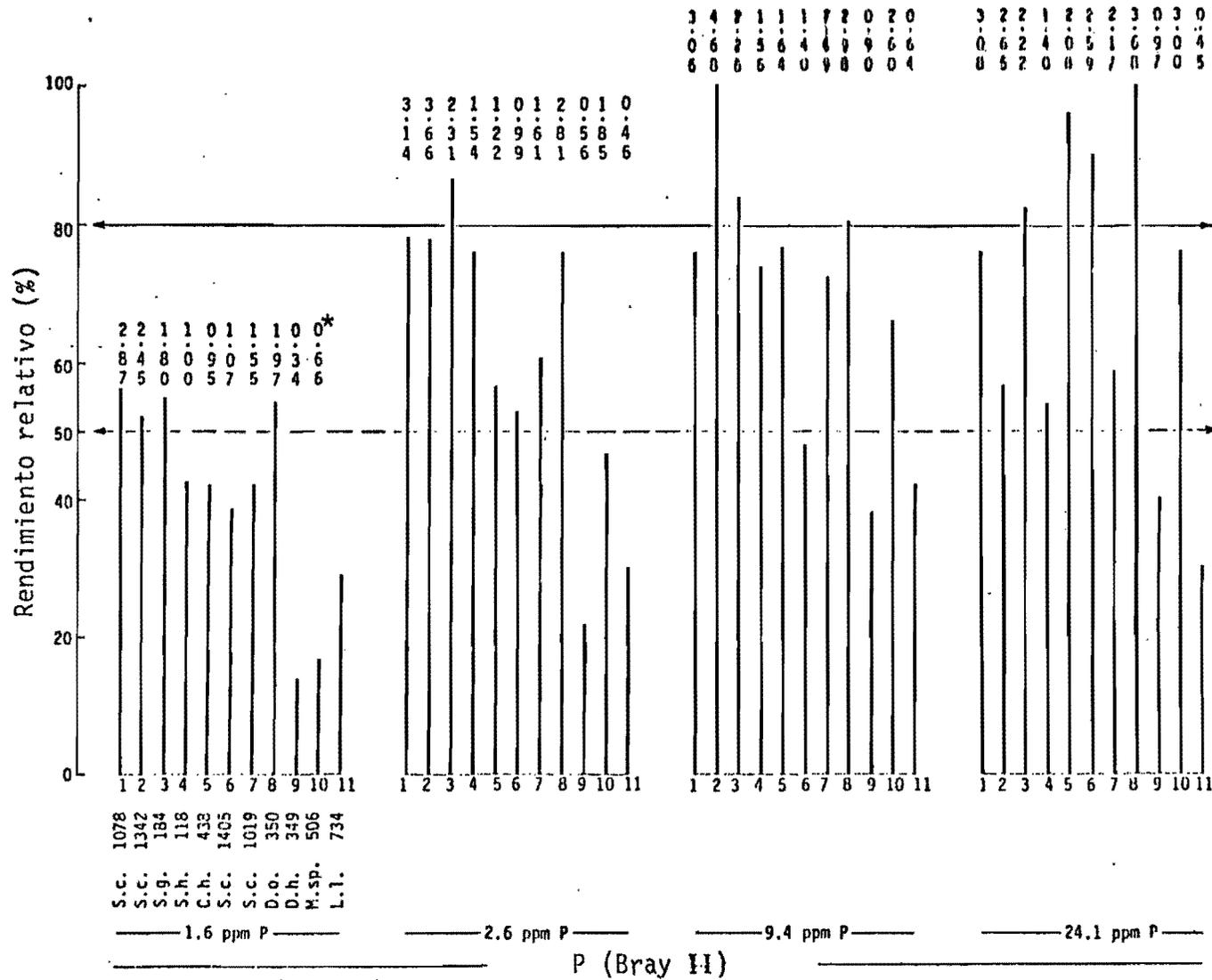


Figura 18. Respuesta diferencial de 11 leguminosas forrajeras a diferentes niveles de fósforo y 92% de saturación de Al (sin aplicación de cal) bajo condiciones de campo en Carimagua.

(S.c. 1078, 1342, 1405, 1019 = *Stylosanthes capitata*;  
 S.g. 184 = *Stylosanthes guianensis*; S.h. 118 = *Stylosanthes humilis*;  
 C.h. 438 = *Centrosema* híbrido; D.o. 350 = *Desmodium ovalifolium*;  
 D.h. 349 = *Desmodium heterophyllum*; M. sp. 506 = *Macroptilium* sp.;  
 L.l. 734 = *Leucaena leucocephala*)



\* Rendimiento MS (ton/ha)

Figura 19. Respuesta diferencial de 11 leguminosas forrajeras a diferentes niveles de fósforo y 86% de saturación de Al (1/2 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua (Ref. a Fig. 5 para identificación de accesiones).

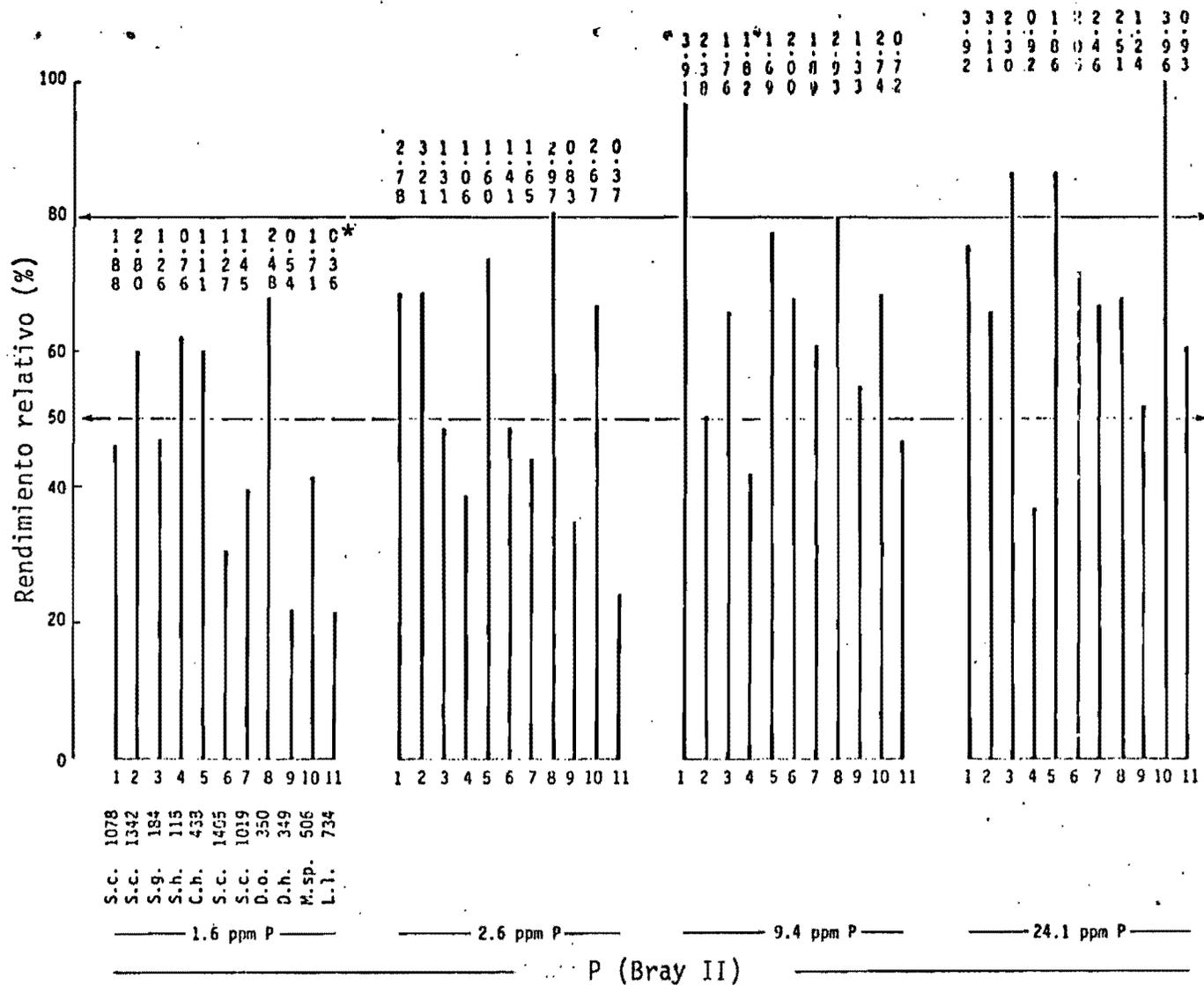
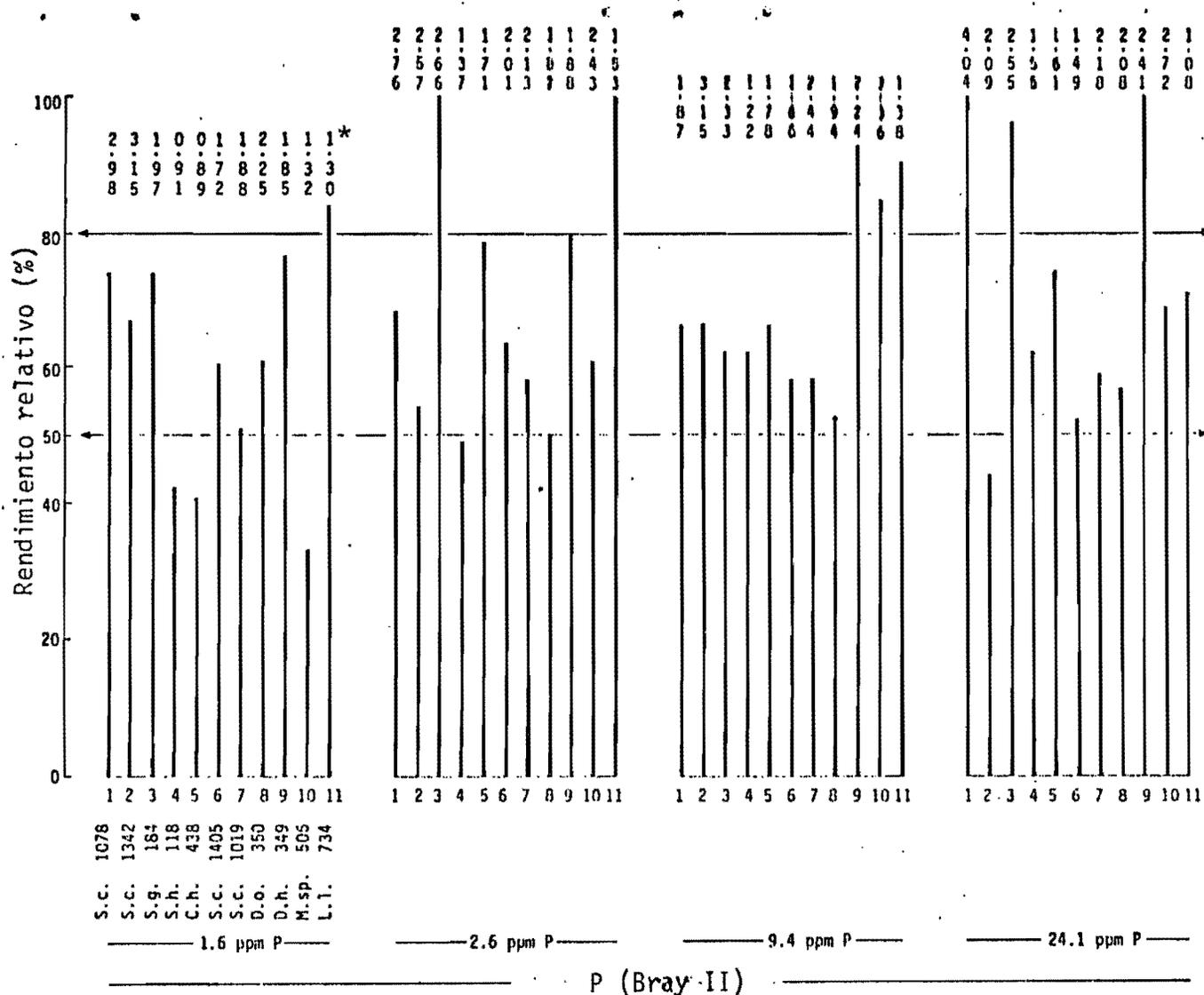


Figura 20. Respuesta diferencial de 11 leguminosas forrajeras a diferentes niveles de fósforo y 77% de saturación de Al (1 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua. (Ref. a Figura 5 para identificación de accesiones).



\* Rendimiento MS (ton/ha)

Figura 21. Respuesta diferencial de 11 leguminosas forrajeras a diferentes niveles de fósforo y 27% de saturación de Al (5 ton cal/ha) bajo condiciones de campo en Carimagua (Ref. a Fig. 5 para identificación de accesiones).

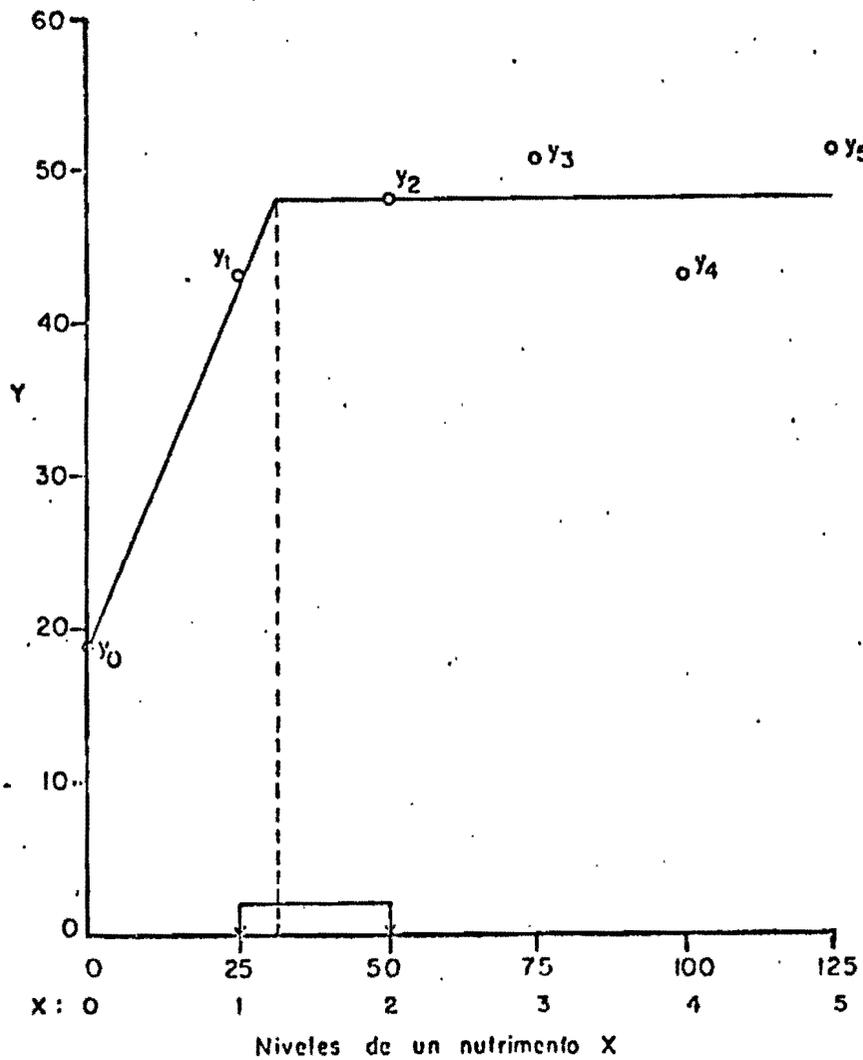
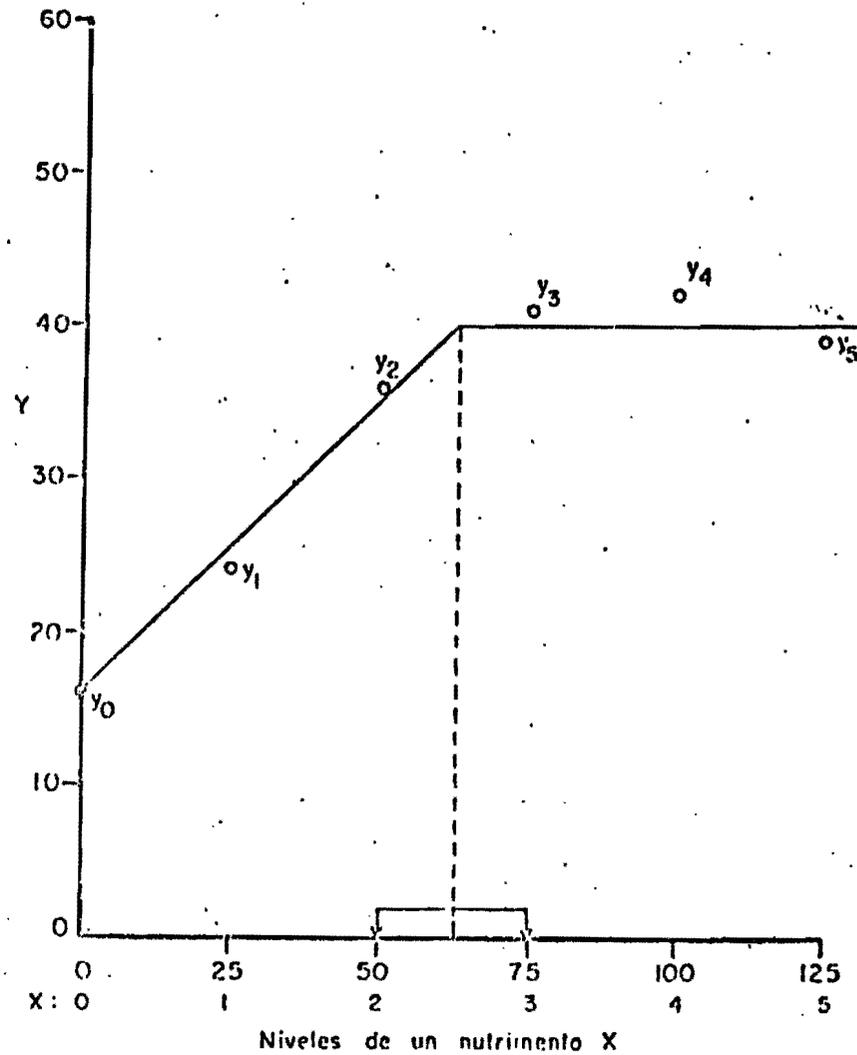


Figura .. Representación gráfica en la cual dos puntos  $y_0$  y  $y_1$  determinan la pendiente.



Representación gráfica en la cual tres puntos  $y_0, y_1$  y  $y_2$  determinan la pendiente.