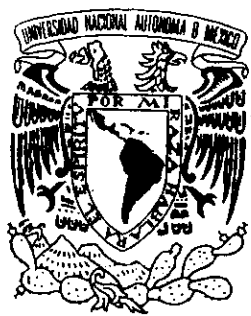


38
29.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

*EFICIENCIA DE USO DE
NITROGENO Y FOSFORO Y SU
RELACION CON NITRATO
REDUCTASA Y FOSFATASA ACIDA
EN TRIGO, TRITICALE Y MAIZ.*

TESIS

Que para obtener el título de:

BIOLOGO

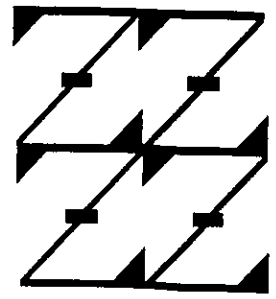
Presenta:

RAFAEL ALEJANDRO VIVANCO ESTRADA

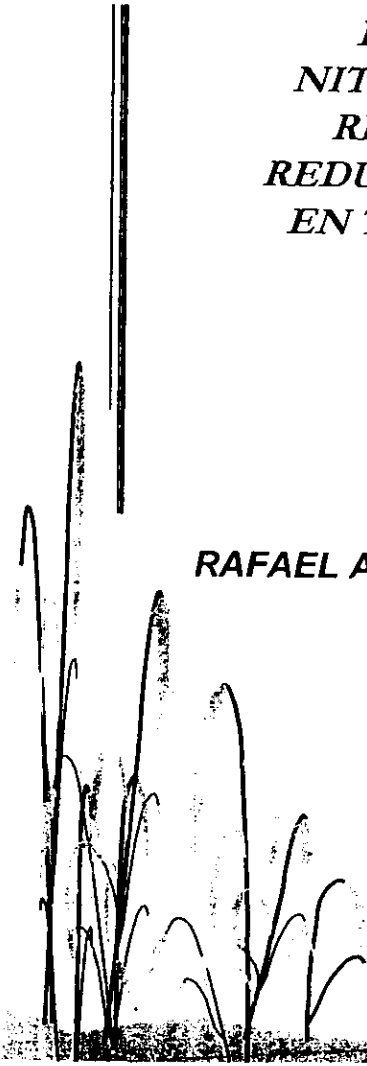
Director de tesis

M. en C. Gerardo Cruz Flores

México, D. F. 1998



LO HUMANO
EJE
DE NUESTRA REFLEXION



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

261088



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Al programa de becas de fundación UNAM por el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

A los sinodales del jurado:

M. en C. Miguel Castillo González

M. en C. Rosalva García Sánchez

Biól. Rubén Zulbarán Rosales

Biól. Ramiro Ríos Gómez

Por sus comentarios para el enriquecimiento del trabajo

A mi gran amiga María de Jesús Córdoba Cano por sus consejos y ayuda incondicional en todo momento.

Al M. en C. Gerardo Cruz Flores por brindarme la oportunidad de formar parte de su grupo de trabajo.

Al Biól. José Manuel Gabriel Cruz por su ayuda en la realización del trabajo y su amistad incondicional.

A todos mis compañeros de generación por su amistad.

DEDICATORIA.

A mi mamá: María Guadalupe por el apoyo y confianza que en todo momento me has tenido.

Gracias mamá por ayudarme a salir adelante cada día.

Con tu ayuda he logrado alcanzar una de mis más grandes metas: la culminación de mis estudios.

INDICE

<i>Resumen</i>	1
<i>Introducción</i>	2
<i>Los Cereales</i>	3
<i>Clasificación taxonómica</i>	5
<i>Nitrógeno</i>	6
<i>Utilización por las plantas</i>	6
<i>Nitrato reductasa (NR)</i>	7
<i>Fósforo</i>	11
<i>Actividad Fosfatásica (Ac-Fa)</i>	12
<i>Absorción de nutrimentos</i>	15
<i>Movimiento de los iones del suelo a la solución del suelo</i>	15
<i>Movimiento de los iones de la solución del suelo a la superficie</i>	16
<i>Movilidad del nutrimento</i>	16
<i>Mecanismos por los cuales los nutrimentos alcanzan las raíces</i>	17
<i>Movimiento a la superficie de la raíz</i>	19
<i>Intercepción radical</i>	20
<i>Flujo de masa</i>	20
<i>Difusión</i>	20
<i>Paso de nutrimentos por la raíz</i>	21
<i>Absorción pasiva</i>	21
<i>Absorción activa</i>	22
<i>Teoría del intercambio</i>	23
<i>Traslado y distribución de los iones</i>	23
<i>Eficiencia nutrimental</i>	24
<i>Mecanismos de variación genética en la nutrición vegetal</i>	29
<i>Evaluación de la eficiencia</i>	31
<i>Objetivos</i>	33
<i>Hipótesis</i>	33
<i>Material y Método</i>	34
<i>Material biológico</i>	34
<i>Germinación y Transplante</i>	35
<i>Análisis del tejido vegetal</i>	35
<i>Experimentos de eficiencia</i>	35
<i>Actividad enzimática</i>	36
<i>Análisis estadístico</i>	36
<i>Análisis de resultados</i>	37
<i>Trigo</i>	37
<i>Triticale</i>	45

<i>Maíz</i>	<i>52</i>
<i>Correlación de métodos</i>	<i>58</i>
<i>Relacion de nitrato reductasa y fosfatasa ácida, con la eficiencia</i>	<i>60</i>
<i>Fosfatasa ácida</i>	<i>60</i>
<i>Nitrato reductasa</i>	<i>62</i>
<i>Conclusiones</i>	<i>64</i>
<i>Recomendaciones</i>	<i>65</i>
<i>Bibliografía</i>	<i>66</i>
<i>Anexo</i>	<i>74</i>
<i>Apendice</i>	<i>75</i>

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS.

Cuadro 1	<i>Clasificación taxonómica del Maíz, Trigo y Triticale</i>	5
Figura 1	<i>Representación esquemática de la actividad de la enzima nitrato reductasa</i>	9
Figura 2	<i>Ecuación que describe la reacción de la fosfatasa</i>	13
Figura 3	<i>Procesos involucrados en la absorción de nutrimentos</i>	15
Cuadro 2	<i>Factores que influyen en la cantidad de nutrimentos tomados por la planta</i>	15
Figura 4	<i>Representación del movimiento de los iones a la superficie de la raíz</i>	18
Figura 5	<i>Esquema de los procesos involucrados en el movimiento de los iones a la superficie de la raíz</i>	18
Figura 6	<i>Factores que determinan la biodisponibilidad de los nutrimentos minerales</i>	19
Figura 7	<i>Posibles mecanismos de diferentes genotipos en la eficiencia nutrimental</i>	27
Cuadro 3	<i>Mecanismos y procesos en el suelo y planta que contribuyen en la eficiencia de uso de nutrimentos</i>	28
Cuadro 4	<i>Componentes de la variación genética en la eficiencia nutrimental</i>	30
Cuadro 5	<i>Composición de la solución nutritiva para los dos experimentos</i>	34
Cuadro 6	<i>Genotipos de trigo, triticale y maíz utilizados</i>	34
Cuadro 7	<i>Método empleados en la evaluación de la eficiencia</i>	36
Cuadro 8	<i>Acumulación y producción de biomasa del Trigo en solución nutritiva completa</i>	37
Cuadro 9	<i>Estimación de la eficiencia de uso en Trigo con aporte completo de nutrimentos</i>	39
Cuadro 10	<i>Relación Raíz /Vástago del Trigo.</i>	41
Cuadro 11	<i>Eficiencia de la raíz del Trigo al nitrógeno y fósforo</i>	42
Cuadro 12	<i>Eficiencia del Trigo por longitud de raíz</i>	43
Cuadro 13	<i>Longitud radical y cambio de pH en solución</i>	44
Cuadro 14	<i>Acumulación y producción de biomasa del Triticale en solución nutritiva completa</i>	45
Cuadro 15	<i>Estimación de la eficiencia de uso en Triticale con aporte completo de nutrimentos</i>	46
Cuadro 16	<i>Relación Raíz /Vástago del Triticale.</i>	48
Cuadro 17	<i>Eficiencia de la raíz del Triticale al nitrógeno y fósforo</i>	49
Cuadro 18	<i>Eficiencia del Triticale por longitud de raíz</i>	50
Cuadro 19	<i>Longitud radical en Triticale y cambio de pH en solución</i>	51
Cuadro 20	<i>Acumulación y producción de biomasa del Maíz en solución nutritiva completa</i>	52
Cuadro 21	<i>Estimación de la eficiencia de uso en Maíz con aporte completo de nutrimentos</i>	53
Cuadro 22	<i>Relación Raíz /Vástago de Maíz.</i>	54
Cuadro 23	<i>Eficiencia de la raíz del Maíz al nitrógeno y fósforo</i>	55
Cuadro 24	<i>Eficiencia del Maíz por longitud de raíz</i>	56

<i>Cuadro 25</i>	<i>Longitud radical del Maíz y cambio de pH en solución</i>	<i>57</i>
<i>Cuadro 26</i>	<i>Matriz de correlación entre los índices evaluados</i>	<i>58</i>
<i>Cuadro 27</i>	<i>Actividad de la fosfatasa a diferentes edades en Trigo, triticale y Maíz</i>	<i>61</i>
<i>Cuadro I.</i>	<i>Resultados correspondientes a la primera fase de experimentación</i>	<i>75</i>
<i>Cuadro II.</i>	<i>Resultados correspondientes a la primera fase de experimentación</i>	<i>77</i>

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar la eficiencia de 6 genotipos de Trigo, Triticale y Maíz al uso de nitrógeno y fósforo, relacionando ésta con la actividad de la nitrato reductasa.

El método utilizado en la evaluación de la eficiencia fue el **IE**, propuesto por Furlani y Filho (1990), encontrando la mayor eficiencia en San Cayetano (Trigo) para ambos nutrimentos, los Triticales Eronga y Lamb-2 en N y P respectivamente y V-23 en Maíz. Los resultados se contrastaron con el método propuesto en 1995 por Rao *et al.* (**UE**), obteniendo la mayor en el Trigo Altamirano debido a un efecto de dilución (mayor acumulación en menor biomasa), para Triticale Lamb-2 en nitrógeno, Eronga a fósforo y en Maíz, V-23.

Con la finalidad de realizar una mejor selección, el estudio se complementó con el análisis de la raíz en su eficiencia (**ER**), absorción (**RUE**) y translocación (**R/V**), confirmando la eficiencia de los genotipos antes mencionados.

La relación con la actividad enzimática, se comparó con reportes de otros autores, los cuales habían trabajado con algunos de los genotipos estudiados. Conforme a esto se encontró que los genotipos que mostraron la mayor eficiencia, presentaban una alta respuesta enzimática, por lo cual se concluyó que existe una relación entre la eficiencia y actividad enzimática.

INTRODUCCIÓN.

La disponibilidad de nutrimentos para las plantas es uno de los principales factores del ambiente edáfico que determinan su productividad, el problema de la disponibilidad se ha contrarrestado con el uso de fertilizantes, los cuales aportan al suelo el material que la planta requiere para su crecimiento, esto que parece una medida adecuada ha traído consecuencias graves por el efecto nocivo que estos producen con el tiempo a los suelos, es por esto que resulta importante el estudio de mecanismos que de manera natural las plantas desarrollan para la obtención de los nutrimentos necesarios para su desarrollo.

Dentro de los mecanismos naturales que las plantas desarrollan, se tiene el llamado "eficiencia nutrimental" en donde la planta utiliza al máximo la cantidad de nutrimento disponible en el suelo mediante la excreción de exudados para facilitar la solubilidad del elemento, otro mecanismo conocido es el de "intercepción radical", en el cual la planta desarrolla mayor clongación de la raíz con el fin de obtener un mayor espacio y volumen de exploración. también se conocen dos estrategias de adaptación: tolerancia y evasión (Marschner. 1995), la primera consiste en el aumento de la eficiencia de circulación del nutrimento. mientras que la de evasión consiste en inducir cambios en la rizósfera.

El conocer el tipo de mecanismo que una planta desarrolla para combatir la deficiencia de algún elemento puede ser importante ya que se podría introducir éstas a lugares en los que las condiciones sean desfavorables para otras y así poder obtener beneficios sobre todo si se trata de plantas que tienen gran importancia por su nivel alimenticio como es el caso de los cereales.

En los últimos años la posibilidad de mejorar la eficiencia de las plantas. ha recibido una mayor atención mediante la exploración de diferentes genotipos de una especie o especies de plantas (Marschner. 1995).

Es deseable explorar diversos genotipos con una alta eficiencia en el uso y absorción de nutrimentos en suelos de baja fertilidad como los andisoles, a fin de aumentar la productividad y disminuir la escasez de alimentos en el mundo (Guerley *et al.*, 1994).

El uso de genotipos aprovechando su eficiencia, a tomado gran interés en los últimos años sobre todo para ser explotados en regiones con problemas de fertilidad, por la gran capacidad que poseen estas plantas para desarrollarse bajo condiciones de alta deficiencia de nutrimentos como nitrógeno y fósforo.

Para realizar mejores observaciones respecto a la eficiencia de un genotipo se han desarrollado una serie de métodos en los cuales se evalúan los factores principales que influyen la eficiencia para tomar la poca cantidad de nutrimentos en el suelo.

LOS CEREALES.

A nivel mundial, los cereales constituyen la fuente principal de alimentos para el hombre, proporcionan el 75% del alimento mundial, el 20% se obtiene de cultivos de raíz y caña de azúcar y el 5% restante de especies del mar.

Con el incremento de la población mundial, especialmente en las naciones en desarrollo, se ha requerido aumentar la producción de granos alimenticios, por lo cual los cereales se han mejorado en los últimos años, gracias a un mejor conocimiento de los mecanismos de reproducción y composición genética de las plantas.

Entre todas las plantas cultivadas sólo siete alcanzan una producción anual de más de 100 millones de toneladas, entre ellas, el trigo, arroz y maíz ocupan los tres primeros lugares, la papa el cuarto y la cebada el quinto. El trigo y arroz constituyen el alimento básico de la población mundial.

El **maíz** es el cultivo más importante de México, forma parte de la cultura del agricultor, además es la base en la alimentación para la mayor parte de la población por contener cerca del 9.11% de proteína (Vásquez *et al.*, 1996), tiene un papel relevante en el sector agrícola en su conjunto y en la economía nacional.

El maíz (*Zea mays* L.) es un alimento de bajo contenido de proteína total pero alto en carbohidratos, característica que lo coloca como otro cereal, entre las fuentes de excelente energía (Langer y Hill, 1991). El contenido de proteínas varía no solo debido a las diferencias de razas y variedades, sino también existen varios informes que demuestran que los factores ambientales tienen una influencia definitiva sobre el nivel de proteína del grano.

Si bien este cultivo obedece a una tradición cultural de la población y constituye la base de la organización económica campesina y la fuerza de trabajo en general, su importancia también deriva de las características físicas de la planta, que le han permitido adaptarse a múltiples medios naturales. De ahí que se cultive prácticamente en todo el país, donde existen fuertes variaciones de tipo y calidad de suelos, climas y precipitaciones pluviales.

En nuestro país, se calcula que esta especie cubre alrededor del 51 % del área total que se encuentra bajo cultivo. En México, se siembran actualmente más de 7 millones de ha. con maíz, de los cuales el 85 % se cultiva en temporal y solo el 15 % cuenta con riego. Este cereal representa cerca de la mitad del volumen total de alimentos que se consumen en el país.

El maíz es el cereal básico para América Central y México, siendo también alimento importante en América del Sur y Sudeste de África.

El trigo (*Triticum aestivum* L.) consumido por el hombre principalmente en forma de pan y otros productos horneados, es el cereal más importante en Europa, Oriente próximo, Oceanía y América del Norte.

Es de los cereales más importantes, tanto por su producción mundial, como por superficie sembrada, al cual le han sido explotados sus recursos genéticos por el hombre, casi hasta la capacidad límite. En México el trigo ocupa el segundo lugar en importancia para la alimentación (Bórquez y Ortiz, 1996).

A nivel nacional tiene un lugar preponderante ya que en volumen de producción se logró 4 321 000 toneladas en el año de 1991; lo cual colocó a México en el tercer lugar de producción mundial. En cuanto a la superficie cosechada, ésta fue de 980 294 ha., para ese mismo año, todo ello hace a este cereal muy importante para la dieta nacional, comparado con otros productos agrícolas no menos importantes como el maíz y el frijol.

El cultivo de trigo dentro de los granos básicos contribuye a aumentar las posibilidades de una mejor alimentación humana y animal en todos los niveles. En el país se establecen superficies mayores a los 750 000 has. anuales (González y Gutiérrez, 1996).

En un esfuerzo por aumentar la producción de granos alimenticios, se ha desarrollado el triticale, especie vegetal que ha demostrado prosperar bien en terrenos donde otros cereales tienen problemas por carencia de macro y micronutrientes, incluso algunas variedades de éste son más resistentes a enfermedades que son comunes a los cereales. Su importancia económica actual es escasa pero seguramente será importante a corto plazo debido a las amplias posibilidades que ofrece (Varughese *et al.*, 1987).

El Triticale, cruza de Trigo (*Triticum* sp) y Centeno (*Secale* sp) obtenido como fruto de investigaciones desarrolladas a partir de la década de los cincuenta, supera al trigo en valor nutritivo y al centeno en calidad para panificación. Su cultivo está extendiéndose a numerosos países.

El Triticale ha mostrado prosperar bien en las regiones donde se cultiva trigo, cebada y avena en los Altos de Jalisco y la Sierra Tarasca, en la mayoría de los casos se desarrolla mejor en terrenos donde otros cereales tienen problemas por carencia de microelementos, como por ejemplo la escasez de zinc; además de estas características, posee otras: como resistencia a enfermedades, al acame, una buena calidad nutricional y de grano comparable a la de trigo, en lo que se refiere a la precipitación, en áreas donde la cantidad de lluvia es alrededor de 500 a 600 mm, las cosechas de Triticale son buenas.

La clasificación taxonómica de las especies a estudiar se presenta en el siguiente cuadro:

Cuadro 1. Clasificación taxonómica del maíz, trigo y triticale.

<i>Especie</i>	<i>MAIZ</i>	<i>TRIGO</i>	<i>TRITICALE</i>
<i>Reino</i>	<i>Vegetal</i>	<i>Vegetal</i>	<i>Vegetal</i>
<i>División</i>	<i>Tracheophyta</i>	<i>Tracheophyta</i>	<i>Tracheophyta</i>
<i>Subdivisión</i>	<i>Pteropsidae</i>	<i>Pteropsidae</i>	<i>Pteropsidae</i>
<i>Clase</i>	<i>Angiospermae</i>	<i>Angiospermae</i>	<i>Angiospermae</i>
<i>Subclase</i>	<i>Monocotiledoneae</i>	<i>Monocotiledoneae</i>	<i>Monocotiledoneae</i>
<i>Grupo</i>	<i>Glumiflora</i>	<i>Glumiflora</i>	<i>Glumiflora</i>
<i>Orden</i>	<i>Graminales</i>	<i>Graminales</i>	<i>Graminales</i>
<i>Familia</i>	<i>Gramineae</i>	<i>Gramineae</i>	<i>Gramineae</i>
<i>Tribu</i>	<i>Maydeae</i>		<i>Triticeae</i>
<i>Género</i>	<i>Zea</i>	<i>Triticum</i>	<i>Triticale</i>
<i>Especie</i>	<i>mayz</i>	<i>aestivum</i>	<i>Hexaploide</i> <i>Octaploide</i>

NITROGENO.

Las plantas para su desarrollo necesitan de nutrimentos, dentro de estos el nitrógeno (N) es esencial para su crecimiento, pues es parte de cada célula viva, por lo que las plantas exigen grandes cantidades de este elemento.

Así mismo el nitrógeno es necesario para todas las reacciones enzimáticas en los vegetales, por ser todas las enzimas proteínas y estar compuestas por nitrógeno. Como parte de la molécula de clorofila, el nitrógeno está directamente involucrado en la fotosíntesis. Es un componente necesario de la biotina, tiamina, niacina, riboflavina y de otras vitaminas, ayuda a la planta a producir y a usar los carbohidratos, además de actuar en las reacciones energéticas.

La falta de nitrógeno es la carencia nutricional más frecuente y difundida en los cereales. A causa de una falla en la producción de clorofila, las plantas que sufren esa carencia son pálidas en comparación con las plantas sanas. Los síntomas específicos de la carencia de N aparecen primero en las hojas más viejas que se vuelven pálidas mientras las hojas nuevas permanecen relativamente verdes. Las hojas presentan clorosis (amarillamiento muy marcado), que comienza en el ápice y gradualmente se torna de color verde claro al bajar por la hoja. A medida que la clorosis se propaga, las hojas viejas se vuelven totalmente cloróticas y su color cambia de amarillo a casi blanco (Snowball y Robson 1991).

Utilización del N por las plantas.

El nitrógeno es el único entre los elementos minerales esenciales que las plantas pueden utilizar en ambas formas, aniones o cationes. Aunque la mayoría de las especies pueden crecer con ambas formas, se ha observado que las plantas a las que se les suministra mezclas de N-NH_4^+ y N-NO_3^- tienen mejores resultados en su desarrollo vegetativo y mejoran la acumulación del nutrimento que otras con forma separadas (Heberer y Below, 1989).

La solución del suelo contiene ambos iones en proporción variada, dependiendo de la temporada y tipo de suelo (Abbes *et al.*, 1995). Las plantas pueden tener una preferencia temporal por las especies iónicas dependiendo de la etapa de crecimiento.

Las plantas generalmente absorben (y transportan) la mayor parte de sus exigencias en N, en las formas de N-NH_4^+ y N-NO_3^- . Algunos materiales complejos como los aminoácidos solubles pueden ser absorbidos directamente y usados por las plantas, estos compuestos en general, no se encuentran en la mayoría de los suelos en cantidades significativas.

Para la mayoría de los cultivos agrícolas, el nitrato es la fuente principal de N (Abbes *et al.*, 1995). La preferencia del nitrato sobre el amonio varía con la especie de planta, el estado de desarrollo y factores ambientales (Gamiely *et al.*, 1991; Abbes *et al.*, 1995).

Aunque los nitratos son usualmente la forma nitrogenada preferida por las plantas, su absorción y asimilación es un proceso metabólicamente mas caro que la asimilación de amonio, debido a que el nitrato es reducido a amonio después de ser absorbido. Raven (1985), citado por Pilbeam y Kirby (1992), estimó el costo metabólico de la asimilación de amonio en 296 fotones/ mol de nitrógeno asimilado, mientras que para los nitratos este costo es de 305 fotones/ mol.

La absorción de N dentro de la planta es no solo dependiente de factores externos como la concentración de nitrógeno en la superficie de la raíz (Macduff *et al.*, 1994; Engels y Marschner, 1996) y temperatura (Cruz *et al.*, 1993; Engels y Marschner, 1996), sino es internamente regulado por concentraciones endógenas de compuestos de nitrógeno en la raíz como N-NO_3^- (Engels y Marschner, 1996) y ciertos aminoácidos (Causin et Barneix, 1993; Engels y Marschner, 1996) o aminoácidos retranslocados del vástago a la raíz (Engels y Marschner, 1996).

Aparte de las diferencias en la movilidad en el suelo, el N-NH_4^+ y N-NO_3^- son tomados por las raíces por diferentes mecanismos.

La absorción de iones amonio es benéfica para la planta, por ejemplo en la economía de la energía metabólica (Sandoval *et al.*, 1995) y en la gran disponibilidad de nutrimentos debido a un incremento en la solubilidad en el medio ácido creada por las plantas. Aunque grandes cantidades de amonio dañan físicamente las raíces y reducen visiblemente el crecimiento de la parte aérea.

El amonio absorbido no es transportado totalmente a la parte aérea, su asimilación toma lugar principalmente en la raíz (Sandoval *et al.*, 1995). La asimilación de amonio requiere esqueletos de carbono, la mayoría de los cuales posiblemente son producidos en procesos fotosintéticos y estos necesitan ser transportados de la parte aérea a la raíz. Este proceso ejemplifica por que la capacidad para asimilar NH_4^+ se relaciona con el desarrollo del sistema fotosintético (Below y Heberer, 1989; Sandoval *et al.*, 1995).

Una vez absorbido el N-NO_3^- por la raíz, éste puede ser asimilado en la misma raíz, ser transportado al vástago o almacenarse en la vacuola en tejidos de la raíz o vástago. El NO_3^- almacenado puede ser liberado de un pool metabólico en el citoplasma por asimilación, cuando la fuente externa es carente de N-NO_3^- (Sivasankar y Oaks, 1996).

NITRATO REDUCTASA (NR).

Las formas disponibles de nitrógeno para las plantas se pueden dividir en cuatro grupos: nitratos, amonio, nitrógeno orgánico y nitrógeno molecular. Aunque la mayoría de las plantas utilizan el nitrato, algunas pueden asimilar el amonio y ciertas formas de N orgánico, la utilización de N molecular esta confinada solo a ciertos grupos procarioticos.

Las principales formas del nitrógeno que las plantas absorben son los iones nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+). En la mayoría de los suelos el nitrato es más abundante, sin embargo en suelos ácidos el amonio es el ion predominante (Pilbeam y Kirkby, 1992; Mengel y Pilbeam, 1992), debido a que la nitrificación está fuertemente limitada. La mayoría de las plantas, excepto las adaptadas a suelos ácidos crecen muy bien cuando son abastecidas con nitratos. A pesar de su gran movilidad en el suelo, el nitrato es generalmente más accesible para ser tomado por las raíces de las plantas, ya que el N-NH_4^+ es oxidado con mucha rapidez por bacterias nitrificantes (Bidwell, 1979; Salisbury, 1994).

En su mayoría, las raíces de las plantas superiores absorben N del suelo en forma de nitrato. El nitrógeno en esta forma no es usado directamente por la planta, por lo que debe ser reducido a N-NH_4^+ antes de ser incorporado dentro de los compuestos nitrogenados de la planta (Dennis, 1990).

Para la asimilación del N-NO_3^- por la planta se requiere de la reducción de éste, en el proceso participan dos enzimas, la primera es la nitrato reductasa (NR), que cataliza la conversión de nitrato a nitrito y luego el nitrito se reduce hasta dar amonio por la nitrito-reductasa.

La nitrato reductasa (NR) es una metaloflavoproteína la cual cataliza la reducción de nitrato a nitrito, es una enzima homodimérica con subunidades conteniendo cadenas polipeptídicas idénticas (Campbell, 1996; Salisbury, 1994), un polipeptido de 100-KD y cada uno con molibdeno, Mo-proteína, Fe, Hemo y FAD (Redinbaugh y Campbell, 1985). La NR presenta dos sitios activos, el primero NADH o NADPH como un donador de electrones para la reducción (Sivasankar y Oaks, 1996) al FAD para comenzar el transporte de electrones (transformación a FADH_2) vía el Fe-Hemo a el complejo Mo/Mo-proteína en el segundo sitio activo (Bidwell, 1979), un sustrato y luz para la inducción de la actividad enzimática, así el nitrato es reducido a nitrito (ver figura 1), Campbell (1996).

La NR es una enzima inducible, se distingue de una enzima constitutiva (siempre presente en el organismo) en que ésta solo aparece con la presencia de su sustrato particular o inducido (Dennis, 1990). La inducción para la formación de nitrato reductasa parece ser el nitrato en algunos sistemas, particularmente en las plantas superiores (Dennis, 1990), esta enzima inducible es regulada por los niveles de transcripción, traducción y actividad enzimática de ciertos factores incluyendo luz, fuente de nitrógeno, edad y metabolitos (Oaks, 1994; Sivasankar y Oaks, 1995).

La actividad de la NR puede ser inducida o suprimida completamente por el amonio y ciertos aminoácidos o amidas (Marschner, 1995). En las raíces el efecto inhibitor del amonio parece deberse particularmente a la acidificación, que se relaciona a la absorción de amonio (Marschner, 1995).

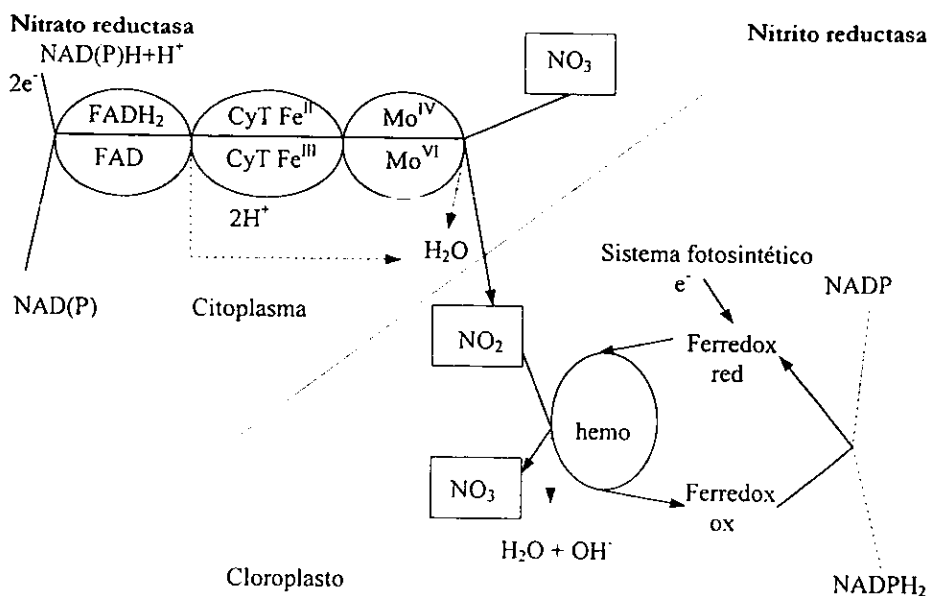


Figura 1. Representación esquemática de la actividad de la enzima nitrato reductasa

La proporción de N-NO_3^- tomado por la planta es el mayor determinante en el grado de asimilación de N-NO_3^- que ocurre dentro de la planta (Sivasankar y Oaks, 1996), solo después de la entrada de N-NO_3^- en la planta, la reducción de N-NO_3^- a N-NO_2^- se convierte en el paso limitante para la asimilación de N-NO_3^- (Sivasankar y Oaks, 1996).

La reducción se efectúa en el citosol, fuera del cualquier organelo. Esta es inducida por el N-NO_3^- y su actividad en las hojas se correlaciona con alta significancia frecuentemente con el contenido de N del grano al madurar.

Foy y Peterson, (1994) observaron valores de actividad de la NR en cultivos de trigo asociados con la habilidad genética a acumular N bajo condiciones de campo. Correlaciones significativas se obtienen entre la actividad de la NR y producción de grano o proteína en grano (% total). Foy y Peterson, (1994) reportaron que la NR puede ser considerada como un criterio fisiológico en la selección de proteína en grano y producción de trigo, pero indican que los resultados no pueden ser alentadores, concluyendo que no es sencillo, pero un factor fisiológico identificable puede ser usado como un criterio para la selección de genotipos de trigo para un uso más eficiente de nitrógeno.

En la mayoría de las especies vegetales la raíz y vástago son capaces de reducir nitratos (las raíces pueden reducir entre 5 y 95% de nitrato absorbido). La proporción reducida depende

de varios factores, incluyendo el nivel de nitrato suministrado, la especie de planta y su edad.

En general cuando el suministro de nitrato es bajo, una alta proporción de éste se reduce en la raíz (Sivasankar y Oaks, 1996), cuando el suministro se incrementa, la capacidad para reducir nitrato en la raíz se convierte en un factor limitante y se incrementa la proporción de nitrógeno total translocado al vástago en forma de nitrato (Marschner, 1995). El requerimiento de carbohidratos para la reducción de nitrato en la raíz es ciertamente uno de los factores que limitan la capacidad de la raíz para reducir nitrato (Marschner, 1995).

El sitio de preferencia para la reducción de nitrato (raíz o vástago), puede tener un impacto importante en la economía del carbono por la planta, probablemente también tenga consecuencias ecológicas para la adaptación de la planta a condiciones de alta o baja luminosidad (Marschner, 1995). La reducción y asimilación de nitrato tiene altos requerimientos energéticos y es un proceso costoso cuando se lleva a cabo en la raíz. Cuando se expresan en equivalentes de ATP, los requerimientos representan 15 moles de ATP para la reducción de una mol de NO_3^- y un adicional de 5 moles de ATP para la asimilación de N-NH_4^+ (Marschner, 1995).

En cebada, cuando una alta proporción de la reducción del nitrato ocurre en la raíz, se requiere el 23% de la energía para la respiración, de ésta la absorción ocupa 5%, la reducción el 15% y para la asimilación del nitrógeno reducido el restante 3%, comparado con solo el 14% para la asimilación de nitrógeno (Bloom *et al.*, 1992; Marschner, 1995).

Durante la ontogenia de una hoja individual, se observa un patrón típico en la actividad NR. La máxima actividad ocurre con la expansión de la hoja al máximo. Después, la actividad declina rápidamente. En las raíces, la actividad NR es alta en células de expansión de la zona apical y declina rápidamente hacia las zonas basales (Marschner, 1995).

La actividad nitrato reductasa por tanto puede ser usada como un indicador del estado nutrimental del nitrógeno (Dias y Oliveira, 1987; Marschner, 1995).

FOSFORO.

Después del nitrógeno, el fósforo es el segundo nutrimento en importancia para la planta, siendo un elemento relativamente estable en los suelos. No presenta compuestos inorgánicos, como los nitrogenados que pueden ser volatilizados y altamente lixiviados. Esta gran estabilidad resulta de baja solubilidad, lo que a veces causa deficiencias en su disponibilidad para las plantas, a pesar de la continua mineralización de compuestos orgánicos del suelo.

Es esencial para el crecimiento de las plantas y ningún otro nutrimento lo puede sustituir (necesario para completar el desarrollo). Actúa en la fotosíntesis, la respiración, el almacenamiento y transporte de energía, la división celular, el crecimiento de las células y en varios otros procesos de la planta, además de promover la formación y crecimiento prematuro de las raíces. Mejora la calidad de muchas frutas, verduras y cultivos de gramíneas, siendo vital para la formación de las semillas.

El fósforo ayuda a las raíces y plántulas a desenvolverse más rápidamente, aumentando la resistencia a los rigores del invierno, mejorando la eficiencia en el uso de agua, acelera la madurez y es importante para la calidad del cultivo.

Las plantas absorben la mayor parte del fósforo como ión ortofosfato primario ($\text{H}_2\text{PO}_4^{-1}$), pequeñas cantidades del ion secundario (HPO_4^{-2}) son también absorbidas. El pH del suelo tiene influencia en la relación de estos dos iones.

Las plantas difieren en su capacidad de absorción de nutrimentos, para fósforo se sabe que las diferencias genéticas en la absorción pueden deberse a la morfología de la raíz (Barber, 1980), su longitud, área superficial de absorción y tasa de crecimiento (Fan y Wan, 1990).

Para nutrimentos de baja movilidad en el suelo como el fósforo, los mecanismos adicionales inducidos en la raíz pueden determinar la eficiencia en la adquisición de P. La eficiencia en la adquisición de P esta influenciada por el tamaño y distribución del sistema radicular (Noordwijk *et al.*, 1990; Gahoonia y Nielsen, 1996), pelos radicales (Föhse *et al.*, 1991; Gahoonia y Nielsen, 1996), parámetros cinéticos, cambios de pH inducidos por la raíz (Gahoonia y Nielsen, 1996), exudados radicales (Marschner, 1995) y humedad del suelo.

El fósforo suministrado influencia el crecimiento de la raíz y formación de los pelos radicales, la proporción de exudados radicales (Gahoonia y Nielsen, 1996), la proporción de nitrato y amonio tomado para reducir solo la absorción de nitrato (Schjorring, 1986; Gahoonia y Nielsen, 1996), cambios de pH inducidos por la raíz y actividad fosfatásica cerca de la raíz. De aquí el interés por evaluar la variabilidad en la adquisición de P del suelo entre genotipos cultivables.

Durante las primeras etapas de crecimiento vegetativo, la característica más notable de la carencia de P es el menor desarrollo y vigor de la planta. El color de todas las hojas que

carecen de P se torna verde oscuro opaco y se observa un ligero moteado en la hoja más vieja, las hojas se ven más enroscadas de lo normal y las más viejas a veces encierran a las jóvenes. Las partes nuevas pueden parecer largas y débiles, y permanecer plegadas durante mucho tiempo (Snowball y Robson, 1991).

ACTIVIDAD FOSFATASICA (Ac-Fa).

En la mayoría de los suelos agrícolas entre el 30 y 70% del fósforo total se encuentra presente como fósforo orgánico.

Una gran proporción del P del suelo se encuentra como esteres de fosfato en compuestos orgánicos complejos (Anderson, 1980; Adams y Pate, 1992; Tarafdar y Marschner, 1993). La gran fracción de P orgánico aparece en la forma de fitato y sus derivados en el suelo (Tarafdar y Marschner, 1993).

El P orgánico puede ser hidrolizado a P inorgánico para poder ser utilizado por las plantas (Tarafdar y Marschner, 1993). La contribución del P orgánico al suelo y a la nutrición de P por las plantas ha sido estudiada en relación a la mineralización del P de la materia orgánica (Perrott *et al.*, 1990; Seeling y Jungk, 1996).

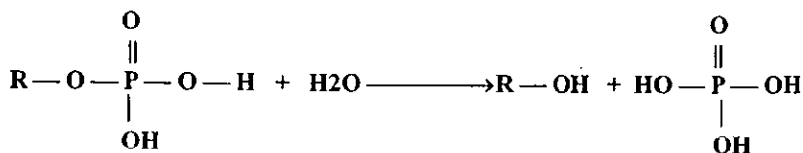
La hidrólisis del P orgánico es mediada por las fosfatasas enzimas que hidrolizan las uniones del éster C-O-P (Beck *et al.*, 1989; Tarafdar y Marschner, 1993), del P orgánico en la conversión a P inorgánico en la etapa final del proceso de mineralización de las fracciones de P orgánico (Rao *et al.*, 1996), de manera que las plantas tengan disponibles los fosfatos inorgánicos.

El nombre de fosfatasas se ha usado para describir un amplio grupo de enzimas que pueden originarse de las raíces de las plantas (Dinkelaker y Marschner, 1992; Tarafdar y Marschner, 1993) de Hongos como *Aspegillus*, ectomicorrizas (Dinkelaker y Marschner, 1992; Tarafdar y Marschner, 1993) o de bacterias (Tarafdar y Claassen, 1988; Tarafdar y Marschner, 1993). Las fosfatasas son enzimas adaptadas y su actividad se incrementa en respuesta a la deficiencia de fósforo (Tadano y Sakai, 1991; Marschner, 1995).

La fosfatasa ácida es liberada por las raíces particularmente en las zonas apicales (Dinkelaker y Marschner, 1992; Marschner, 1995). La importancia de la alta actividad fosfatásica para la adquisición de fósforo por la planta es evidente, particularmente cuando se crece en un suelo con poco fósforo (Duff *et al.*, 1994; Marschner, 1995).

La ecuación general de la reacción catalizada por la fosfatasa ácida y alcalina en la hidrólisis de los esteres y anhídridos del ácido fosfórico (H_3PO_4) es:

Figura 2 Ecuación que describe la reacción de la fosfatasa



Numerosas investigaciones se han dedicado a las fosfatasas del suelo (Herbein y Neal, 1990; Rao *et al.*, 1996) y varios estudios realizados en suelos alcalinos y ácidos sostienen lo propuesto por Dick y Tabatabai (1984); en que las fosfatasas ácidas y alcalinas dominan en suelos ácidos y alcalinos, respectivamente.

Estudios en fracciones de suelo (Rao *et al.*, 1996) en la proximidad del sistema radicular suelo - planta han dado información alrededor de la distribución y localización de la actividad en varios tipos de suelo (Tarafdar y Classen, 1988). Otros estudios han indicado que la fosfatasa acida se acumula principalmente en la capa superior (Speir y Ross, 1978; Tarafdar y Classen, 1987) y su actividad disminuye progresivamente con la profundidad del suelo. Niveles altos de fosfatasa acida se han observado en la rizosfera del suelo de varias especies de plantas.

En las raíces, las fosfatasas juegan un papel importante para la adquisición de P en la rizosfera (HäuBling y Marschner, 1988; Tarafdar y Marschner, 1993). La actividad puede ser incidente en el transporte de P inorgánico o asociarse a la conversión de las formas orgánicas a inorgánicas (McLachlan, 1980). Investigaciones de Seeling y Jungk (1996), encontraron un incremento en la actividad fosfatásica en la vecindad de las raíces coincidiendo con un decremento del P orgánico e incremento en la concentración de P inorgánico, concluyendo que las fosfatasas de plantas y microorganismos hidrolizan el fosfato de los compuestos orgánicos de P en una proporción mayor que el P inorgánico que es tomado por las plantas.

La actividad fosfatásica de la raíz es dependiente del pH (Helal, 1993), mostrando diferencias entre las variedades a rangos de pH mas ácidos, quedando clara la dependencia de la actividad de raíz con el suministro de P (Helal, 1993). Esto indica que la hidrólisis del P orgánico por las fosfatasas se aprovecha al máximo de acuerdo al rango de pH del suelo.

Cuando las plantas crecen bajo condiciones de deficiencia de P las plantas secretan ácidos orgánicos y fosfatasas ácidas. La actividad de la fosfatasa en estas condiciones de deficiencia se ve incrementada, sin embargo la habilidad de la raíz para secretar fosfatasas difiere entre especies vegetales (Tadano, 1993).

Las diferencias en la actividad fosfatásica entre especies probablemente tienen relación con las diferencias en el estado nutricional de P de la planta (Tadano y Sakai, 1991; Marschner, 1995).

La actividad fosfatásica ácida de las raíces de las plantas maduras esta influenciada por el estado del fósforo en el medio de crecimiento (McLachlan, 1980; Helal, 1993) asociándose el incremento en la actividad con el decremento de la concentración de fósforo (Vivanco, 1996). Calderón y Gabriel (1994), estudiando la actividad en raíces de trigo y triticale encontraron que la actividad fosfatásica presenta una tendencia a disminuir conforme la edad de la planta aumenta.

La diferencia en la actividad fosfatásica de raíz entre géneros de plantas se ha demostrado (Helal, 1993) y se ha relacionado a la habilidad de las plantas a tomar al fósforo en condiciones de baja disponibilidad (McLachlan, 1980).

La actividad fosfatásica ácida, como mecanismo de tolerancia al estrés por falta de fósforo, es mucho más alta sobre la superficie de la raíz, que hacia el interior del suelo y la actividad de esta enzima se incrementa en las raíces de las plantas bajo estrés de fósforo (Marschner, 1995). Cruz 1994, reporta un incremento en la actividad fosfatásica en extractos de tejidos de muchas plantas, bajo condiciones de insuficiencia de fósforo.

Helal, 1990 junto con Tarafdar y Marschner, 1993, sugieren que la actividad fosfatásica de la raíz es un factor significativo de la eficiencia nutrimental bajo un limitante suplemento de fósforo mineral.

El incremento en la actividad fosfatásica en tejidos deficientes es un fenómeno de interés fisiológico y bioquímico que puede ser relacionado para realzar las razones de costo y/o remobilización de fósforo (Smyth y Chevalier, 1984; Marschner, 1995).

La actividad fosfatásica ácida es un parámetro más sensible para la diagnosis del crecimiento limitado por P, que la estimación del P total en las hojas (O'Connell y Grove, 1985; Marschner, 1995). Sin embargo en maíz el incremento de la actividad solo ocurre bajo condiciones severas de deficiencia (Marschner, 1995).

Absorción de nutrimentos

En las plantas, la absorción de nutrimentos involucra cuatro pasos: (1) el movimiento de los iones de la fase sólida del suelo a la solución del suelo, (2) el movimiento de los iones de algún punto de la solución del suelo a la superficie de la raíz, (3) el paso de nutrimento al interior de la raíz y (4) la translocación de los nutrimentos de las raíces a la parte aérea de la planta (figura 3).

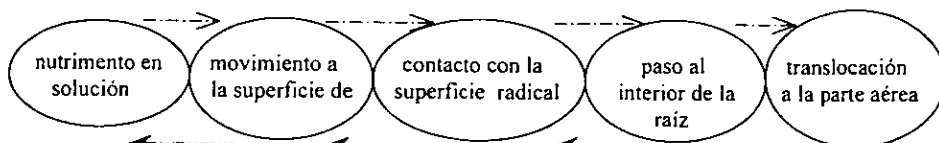


Figura 3. Procesos involucrados en la absorción de nutrimentos

Cada una de estas etapas está controlada por factores del suelo y planta, uno o más de estos pasos de transferencia pueden ser el factor limitante para completar el proceso de nutrición vegetal.

Arnon (1975), enlistó los factores externos e internos que tienen influencia sobre la cantidad de nutrimentos tomados y sus interacciones en la planta (Cuadro 2).

Cuadro 2. Factores que influyen en la cantidad de nutrimentos tomados

<i>Factores del suelo</i>	<i>Factores internos (de la planta)</i>
<i>Disponibilidad (relaciones suelo-planta)</i>	<i>Naturaleza y extensión del sistema radical</i>
<i>Naturaleza y concentración de iones</i>	<i>Espacio libre para los iones</i>
<i>Temperatura</i>	<i>Número y concentración de centros de intercambio iónico</i>
<i>Oxigenación</i>	<i>Tasa de transpiración</i>
<i>Estado de humedad</i>	<i>Edad y tasa de crecimiento</i>
<i>Presencia de otros iones</i>	<i>Tasa de respiración</i>
<i>PH</i>	<i>Estado iónico interno</i>

Movimiento de los iones del suelo a la solución del suelo.

El suelo contiene una fase líquida que siempre contiene electrólitos en solución. Esta fase líquida es llamada "Solución del suelo", en esta solución puede encontrarse tanto aniones como cationes. Ciertos nutrimentos que la planta utiliza se encuentran frecuentemente presentes en el suelo en cantidades que generalmente exceden los requerimientos de los cultivos en crecimiento.

El fósforo es un nutrimento limitante en muchos suelos, la concentración de fosfatos en la solución es usualmente baja y es casi independiente del contenido de humedad del suelo.

La disponibilidad del fósforo para los cultivos puede depender de la velocidad con que el fósforo removido de la solución del suelo es reemplazado de las reservas del suelo.

Un equilibrio de intercambio se establece entre los iones absorbidos por el complejo de cambio del suelo y la solución del suelo, la migración de iones entre las dos fases es llamada "pool iónico lábil". Como las plantas absorben los iones de la solución del suelo, este equilibrio es alterado, el movimiento de los iones de las superficies de la fase sólida lo restablece.

La solución del suelo es por tanto un intermediario entre el movimiento de los iones del suelo a la planta y la proporción de un nutriente absorbido está en función de la concentración de un ion en la solución del suelo.

La disponibilidad de cationes para las plantas es controlada por los siguientes factores:

1) La concentración de iones en la solución del suelo, que depende de la naturaleza de la fracción coloidal y del grado de su saturación.

2) La influencia de un ion absorbido en relación a otro de la superficie coloidal. los iones polivalentes son tomados mas fuertemente que los iones monovalentes.

La disponibilidad del nutriente no solo depende de su naturaleza química y física, sino también de la disponibilidad de la planta con su sistema radical. La disponibilidad de los nutrientes es dependiente de las relaciones suelo - planta.

Movimiento de los iones de la solución del suelo a la superficie.

Movilidad del nutriente.

Amon (1975), definió a la movilidad del nutriente como "el proceso total por el cual los iones (nutrientes) se ponen en contacto con las superficies radicales de absorción, marcando su posible absorción por la planta". Este concepto enfatiza dos procesos complementarios de igual importancia: (a) la solución o cambio de nutrientes y su movimiento a la superficie de la raíz, y (b) el crecimiento de las raíces o la extensión de las superficies de absorción radical a las áreas donde se encuentran los nutrientes. Estos dos procesos determinan el suministro de nutrientes del suelo a la planta.

Las raíces de las plantas disminuyen el contenido de nutrientes en el suelo que le rodea, el volumen de suelo empobrecido alrededor de la raíz depende de la movilidad del nutriente. Las raíces pueden remover prácticamente todo el suministro, o una cantidad del elemento relativamente móvil con su zona radical. En contraste, la remoción efectiva de nutrientes relativamente inmóviles solo ocurre en el suelo que esta en contacto activo con la superficie de la raíz, constituyendo una fracción pequeña del volumen total de la zona radical, por eso las plantas solo remueven una fracción de nutriente relativamente inmóvil del suelo.

La absorción disminuye rápidamente con la distancia de la superficie radical, el total del nutrimento removido se limita usualmente a la fracción del suministro total de nutrimento presente (Arnon, 1975; Marschner, 1995).

De acuerdo al concepto desarrollado por Barber (1962), la disponibilidad de nutrimentos para la planta en un suelo se determina principalmente por la proporción con que el nutrimento puede moverse a través de éste a la superficie radical. La concentración de nutrimentos disponibles en la superficie de la raíz depende del balance entre la proporción del nutrimento y de la tasa de absorción por las plantas.

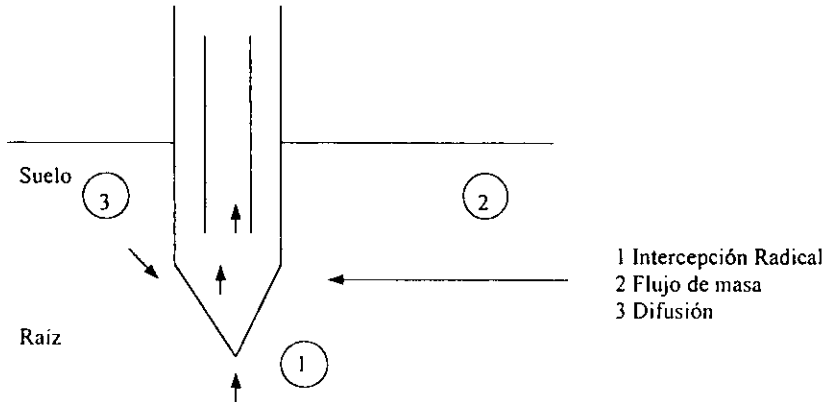
Las raíces de las plantas absorben iones de la vecindad inmediata de la superficie de la raíz, un gradiente de concentración se establece entre la superficie radical y el entorno del suelo, amenos que los iones removidos sean remplazados inmediatamente. Barber (1962) enumero los siguientes factores que afectan el gradiente de concentración que se establece para un ion específico:

- a) Concentración inicial del ion en la solución del suelo.
- b) Tasa de absorción del ion absorbido por unidad de superficie radicular.
- c) Tasa de la difusión de iones a la superficie de la raíz.
- d) Porción del movimiento de iones a la superficie de la raíz.
- e) Tasa de iones a lo largo de la superficie de la raíz por flujo de masa.
- f) Razón de abastecimiento de iones asociada con otros iones en solución.
- g) Capacidad del suelo para abastecer los iones removidos de la solución del suelo.

Mecanismos por los cuales los nutrimentos alcanzan las raíces.

Son tres los mecanismos principales por los cuales los nutrimentos en el suelo alcanzan la raíz: (a) la raíz puede crecer y alcanzar el nutrimento, (b) los nutrimentos pueden ser acarreados por flujo de masa en el agua absorbida por la raíz, (c) el nutrimento puede difundirse del suelo a la raíz (Figura 4).

Figura 4. Representación esquemática del movimiento de los elementos minerales a la superficie radical



El flujo de solutos a la superficie de la raíz esta dado por:
 $J_s = J_v C$

donde:

- J_s = flujo de solutos a la raíz ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- J_v = flujo a la raíz ($\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} = \text{ms}^{-1}$)
- C = concentración del ion particular (mol m^{-3})

En el siguiente esquema se ilustran los procesos involucrados en el movimiento de los iones hacia la superficie de la raíz.

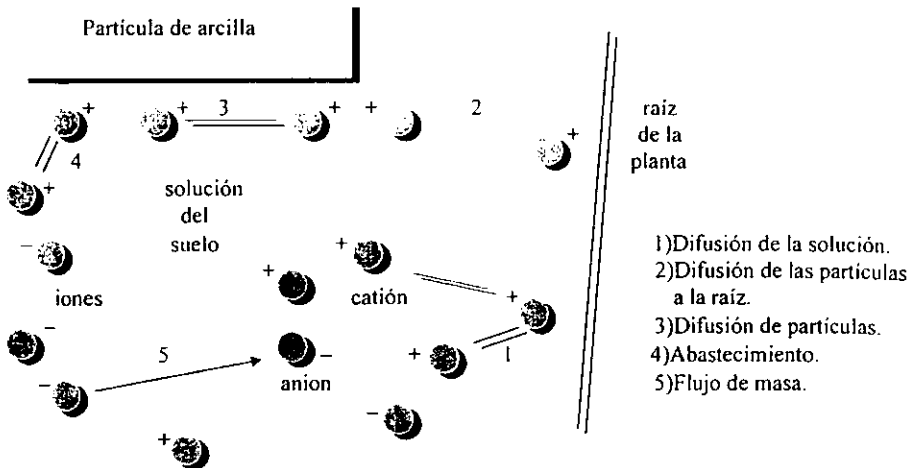


Figura 5. Esquema de los procesos involucrados en el movimiento de los iones a la superficie de la raíz

Cuando la tasa de transpiración es baja, o cuando la solución del suelo tiene una concentración diluida, la contribución de J_v es poca en el aporte de iones. Bajo tal condición, las zonas de desarrollo alrededor de la superficie de la raíz y la transferencia de iones en estas regiones se convierte en limitante para la difusión. Evidentemente, el flujo de masa es capaz de suministrar la cantidad total de nitrógeno requerido (como NO_3^-) y de proveer sulfato, calcio y magnesio. Para potasio y fósforo, la difusión es el mecanismo principal de suministro a la raíz. Cuando los nutrimentos presentan un suministro limitado, las plantas adoptan una variedad de estrategias para optimizar su adquisición y la importancia del incremento de intercepciones bajo dichas condiciones.

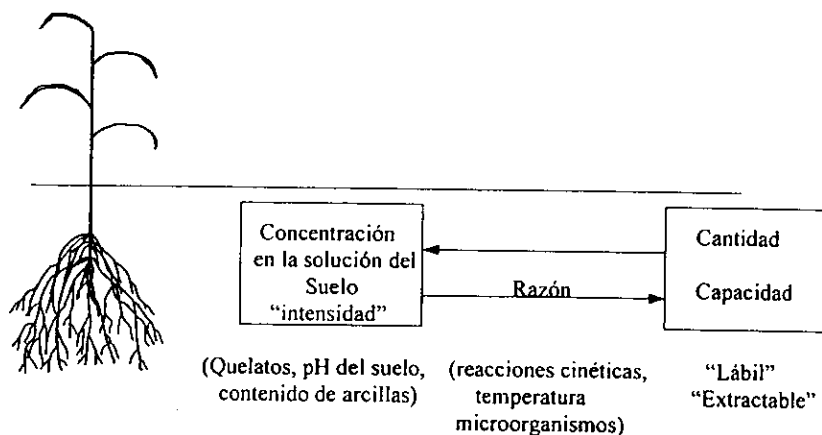
Las cantidades absorbidas de los diferentes iones inorgánicos por el sistema radical pueden estar en función de su biomasa de raíz, la razón específica absorbida (absorción por masa o absorción por superficie) y la morfología. Cuando se está sujeto a condiciones de bajos nutrimentos, las plantas pueden responder para incrementar o modificar sus características (Clark, 1990).

Movimiento a la superficie de la raíz.

La importancia de la movilidad de los nutrimentos en el suelo y su relación con la disponibilidad para la planta se enfatizó por Barber (1962) y esa idea se refino y desarrollo en el concepto de "*Biodisponibilidad de nutrimentos*" (Barber, 1984; Marschner, 1995).

En el mecanismo de biodisponibilidad intervienen factores como los que se ilustran a continuación:

Figura 6. Factores que determinan la biodisponibilidad de los nutrimentos minerales (Marschner, 1995).



- Disponibilidad de nutrimentos ("Biodisponibilidad")
- Cantidad (ej. extractabilidad).
 - Movilidad, disponibilidad espacial
 - Flujo de masa, difusión.
 - Crecimiento radical, área superficial, micorrizas.
 - Cambios inducidos por la raíz en su rizósfera.

Los tres componentes considerados en este concepto son: intercepción radical, flujo de masa y difusión.

Intercepción radical.

Como las raíces proliferan a través del suelo, pueden interceptar sus nutrimentos durante su proceso de desplazamiento (Barber, 1984; Marschner, 1995). El calcular la intercepción radical se basa en: (a) la cantidad de nutrimento disponible en el volumen de suelo ocupado por las raíces; (b) el volumen de las raíces como un porcentaje del volumen total del suelo - en promedio 1% del volumen del subsuelo -; (c) la proporción del volumen total del suelo ocupado por los poros, en promedio 50%, muy dependiente de la densidad del suelo. En general, solo una pequeña parte del total de nutrimentos requeridos puede ser tomado por intercepción radical.

Flujo de masa.

El flujo de masa es el transporte conveniente de los nutrimentos disueltos en la solución del suelo, este mecanismo por el que los iones de la solución del suelo son transportados por el gradiente de potencial del agua, es impulsado por la transpiración

La contribución hecha por el flujo de masa para suministrar el total de nutrimentos difiere no solo entre elementos minerales sino también entre especies de plantas (debido a las diferencias en la transpiración o la proporción absorbida de un nutrimento mineral particular o de ambos factores), Marschner, 1995.

El flujo de masa puede suministrar la mayoría de los nutrimentos móviles como el N, pero abastese solo una pequeña parte de los requerimientos de K y P (Arnon, 1975). El porcentaje de N abastecido por flujo de masa está entre el 15 y 33% del total de nitrógeno suministrado (Strebel y Duynisveld, 1989; citados por Marschner, 1995).

El transporte de iones por flujo de masa a través del tejido de la raíz puede ser posible con ayuda de la succión de transpiración, funcionando este mecanismo en ausencia de energía metabólica (Devlin, 1980).

Difusión.

Una adecuada proporción de nutrimentos absorbidos por la planta no puede ser mantenida a menos que los nutrimentos removidos de la solución del suelo sean remplazados con una rapidez suficiente. Al momento que las raíces absorben nutrimentos de la solución del suelo

por intercepción radical o flujo de masa y el suministro requerido no es el adecuado, se crea un gradiente de concentración perpendicular a la superficie de la raíz, como consecuencia los nutrimentos en el suelo se difunden a lo largo de la superficie radicular por un gradiente de concentración (Donahue, 1981; Clark, 1990; Marschner, 1995).

La difusión es el principal mecanismo para el movimiento del fósforo y potasio a la superficie de la raíz (Arnon, 1975; Marschner, 1995).

La contribución relativa de cada uno de estos tres mecanismos esta influenciada por factores del suelo y planta. La contribución relativa del flujo de masa varía con la edad de la planta, la humedad relativa y con los efectos de la transpiración.

Factores de la planta como el área superficial de la raíz y su densidad; o bien factores del suelo como la humedad, temperatura, densidad y textura tienen influencia en la contribución por difusión (Baligar *et al.*, 1990).

Los mecanismos de absorción de los iones se caracterizan por:

- **Selectividad.** Ciertos elementos minerales son tomados en forma preferencial y otros pueden ser eliminados o expulsados en proceso contrario a la absorción.
- **Acumulación.** La concentración de elementos minerales generalmente es mucho mas alta en la savia del citoplasma de las células vegetales que en la solución externa.
- **Diferencias genéticas.** Existen diferencias entre especies respecto a las características de absorción de los iones.

Paso de nutrimentos por la raíz.

Son dos los mecanismos conocidos para que los iones puedan entrar a las raíces: (a) absorción pasiva por difusión, (b) absorción activa como un resultado del proceso metabólico que requiere energía.

Absorción pasiva.

La pared celular de la epidermis de la raíz contiene fibras de celulosa y materiales pécticos como constituyentes principales. La celulosa actúa como una esponja para que la solución pueda difundirse continuamente (Arnon, 1975), entre la pared celular, el espacio intercelular y los vasos xilemáticos (constituyentes del apoplasto; partes de la planta que no son vivas) se forma un "espacio libre aparente" (volumen de tejido en que los electrolitos se mueven para igualar la concentración de afuera por difusión libre; este incluye espacios intracelulares, paredes celulares, células no vivientes y algunas partes del citoplasma. Robertson, 1958; citado por Arnon, 1975), en donde los iones circulan (Rodríguez, 1996).

La absorción pasiva consiste en la difusión de los iones de la solución del suelo dentro del llamado espacio libre aparente. Este proceso ocurre sin el gasto de energía metabólica, puede ocurrir o presentarse simultáneamente a la absorción activa. El proceso es influenciado principalmente por la concentración iónica y las relaciones entre iones.

Absorción activa.

No en toda la extensión del apoplasto, los iones pueden entrar directamente a las zonas vivas celulares que constituyen el simplasto del vegetal. Los iones van avanzando al interior de la raíz siguiendo un gradiente de concentración, al llegar a la endodermis se encuentran las bandas de Caspari que son impermeables y para poder entrar al simplasto deben gastar energía metabólica, constituyendo de esta manera una absorción activa (Rodríguez, 1996).

El gasto de energía metabólica implica el consumo de algunos sustratos orgánicos por el proceso de respiración, utilizándose para este proceso el oxígeno.

La absorción activa promueve una elevación de la concentración de iones en el simplasto hasta niveles muy superiores que los del exterior, esto se debe al gasto energético que realiza la planta, pues se absorben sales en contra del gradiente de concentración (al contrario de lo que ocurre en la absorción pasiva (Rodríguez, 1996).

El simplasto es continuo en el interior vegetal, así los iones llegan al cilindro central a través de los plasmodesmos que son probablemente la mayor barrera de tejido que limitan la proporción absorbida de nutrimentos (Arnon, 1975).

En el transporte activo de los iones, que se realiza con gasto de energía, intervienen unas sustancias específicas llamadas transportadores, situados en las membranas celulares. Respecto a los transportadores existen dos teorías: la de la bomba de protones y otra en la que interviene el gasto de ATP.

La teoría de la bomba de protones explica la absorción activa de los iones, la cual es independiente de la absorción catiónica. La bomba de protones es una cadena de oxidación - reducción , que transporta el anión desde el exterior y lo deposita en el interior de la célula.

En la segunda teoría (ATPasa) se explica como los aniones y cationes son tomados por un fosfolípido, como la lecitina, que por una enzima más específica (la lecitinasa) se hidroliza eliminando los cationes y aniones que había tomado hacia el interior de la célula. Luego, la lecitina hidrolizada pasa a lecitina nuevamente, es decir que se resintetiza con un gasto de energía proveniente del ATP.

Los transportadores dejan entonces libres a los iones en el apoplasto del cilindro central, es decir en los vasos xilemáticos. Una vez en el xilema, los iones son transportados con el agua a las diversas partes de la planta.

Teoría del intercambio.

Según los autores de la teoría del intercambio por contacto (Jenny y Overstreet, 1951; citados por Devlin, 1980), pueden intercambiarse iones por paso de uno a otro absorbente (coloide arcilloso y raíz) sin la participación de electrolitos libres. Es decir, un ion puede ser absorbido por la raíz de la planta sin pasar primero a forma disuelta en el líquido del suelo.

Traslado y distribución de los iones

Los iones absorbidos por las raíces en forma de aniones o cationes , son trasladados por el xilema en forma ascendente junto con el agua. En está corriente ascendente del xilema también se produce una difusión lateral de los iones hacia el floema (que transporta sustancias orgánicas). Cuando las sales llegan a las células de las hojas se combinan con las sustancias orgánicas y migran hacia los distintos órganos de la planta através del floema (Rodríguez, 1996).

Algunos iones como el fósforo, el azufre y el nitrógeno pueden combinarse en la raíz con sustancias orgánicas ingresando directamente a los conductos floemáticos.

EFICIENCIA NUTRIMENTAL.

El término “*eficiencia nutricional*” ha aparecido frecuentemente en la literatura. Munson (1974) citado por Guerloff (1976), definió a la eficiencia como el rendimiento expresado en biomasa, dividido por el suministro del nutrimento. Algunos autores definen a la eficiencia mineral de las plantas como aquella capacidad de producir la mayor cantidad de materia seca por la menor cantidad de mineral aplicado o tomado.

El concepto general para la eficiencia nutricional es que una planta de algún modo cambia o hace algo mejor que otra planta reflejando su habilidad para producir una cosecha alta (Graham, 1984; Clark, 1990) cuando existe una cantidad dada de un nutrimento, teniendo un mejor desarrollo, o cuando una planta adquiere más o tiene un mejor proceso con cantidades mínimas de un nutrimento específico (Clark, 1990). Algunos han definido a las plantas eficientes como aquellas que producen más materia seca o tienen un mayor incremento en la cosecha por unidad de tiempo, área o nutrimento aplicado, o tener gran incremento y altas concentraciones de nutrimentos minerales que otras plantas creciendo en condiciones similares o comparando con un genotipo estándar (Graham, 1984; Clark, 1990).

Las definiciones comunes de eficiencia se relacionan con la materia seca, semilla o fruto producido por unidad de nutrimento absorbido por la planta (Jackson *et al.*, 1986; Clark, 1990). Algunas definiciones hacen más énfasis en la planta como el componente económico y no justifican la producción relativa de materia seca a la cantidad de nutrimento absorbido o contenido dentro de la planta o parte particular de la planta (Maranville *et al.*, 1980; Clark, 1990). Hay también definiciones con énfasis en la transferencia de nutrimentos a los productos derivados y de la energía requerida en reacciones metabólicas de procesos particulares, o nutrimento en una parte de la planta (Alagarswamy *et al.*, 1988; Clark, 1990).

La eficiencia en la adquisición está frecuentemente definida en términos del total de un nutrimento absorbido por planta o la proporción específica absorbida por unidad de longitud de raíz (Marschner, 1995).

La eficiencia en la utilización (eficiencia en el uso del nutrimento, EUN), se define como la producción de materia seca por unidad de nutrimento en la materia seca (Marschner, 1995), Clark (1990) definió a esta como la producción de grano por unidad de nutrimento aplicado, definiendo a la eficiencia en el uso de nutrimento en un sentido fisiológico como la cantidad de materia seca o cosecha económica producida por unidad de nutrimento en la planta o el total de nutrimento acumulado (Moll *et al.*, 1982; Jackson *et al.*, 1986; Clark, 1990).

La eficiencia en la absorción se ha definido como el total de nutrimento tomado o contenido en la planta comparado con la cantidad aplicada (Clark, 1990).

Sin embargo, desde un punto de vista agronómico y en un sentido operacional de las diferencias genéticas, la eficiencia nutrimental de las plantas cultivables se define usualmente por las diferencias en el crecimiento relativo o en la producción, cuando se crece en un suelo deficiente (Marschner, 1995). Para un genotipo dado, la eficiencia nutrimental es reflejada por la habilidad para producir una alta cosecha en un suelo que es limitante en uno o más nutrimentos minerales (Graham, 1984; Marschner, 1995), desarrollando pocos síntomas de deficiencia respecto a otras plantas que en las mismas condiciones de crecimiento (Niveles bajos del elemento mineral) desarrollarían (Clark, 1990).

Esta definición puede, no necesariamente pretender que la planta (o plantas) eficiente al mineral produzca la mayor cantidad de materia seca por unidad de elemento a niveles altos de nutrimentos.

Las plantas eficientes al mineral pueden hacer más disponible el elemento mineral, tener una gran habilidad para tomarlo o tener un menor requerimiento de elementos (Clark, 1990).

Algunas definiciones también involucran factores relacionados con la producción de cosechas como la eficiencia al fertilizante y la eficiencia agronómica. La primera incluye no solo la cantidad de materia seca o producción por unidad de nutrimento en la planta (eficiencia fisiológica), también involucra la eficiencia con la cual la planta puede absorber nutrimento de la cantidad relativa aplicada (Moll *et al.*, 1982; Jackson *et al.*, 1986; Clark, 1990).

La eficiencia agronómica se ha definido como la cantidad de producción económica (grano) por unidad de nutrimento aplicado. Otro termino (recuperación aparente de nutrimento, RAN) es algunas veces usado para reflejar la eficiencia de una planta para obtener nutrimentos del suelo. La eficiencia agronómica es un producto de la eficiencia fisiológica y de la recuperación aparente que puede reflejar la eficiencia total con que un nutrimento aplicado es usado, un incremento en la eficiencia fisiológica o la recuperación aparente del nutrimento puede incrementar la eficiencia agronómica (Rao *et al.*, 1992).

Algunas definiciones incluyen no solo factores de rendimiento por cantidad de nutrimento presente en el suelo o el aplicado, sino también el incluir rasgos morfológicos de la planta como la extensión de la raíz, su longitud, el área superficial, pelos radicales, su habilidad o razón raíz/vástago (Gerlóff y Gabelman, 1983; Graham, 1984; Clark, 1990; Marschner, 1995). Diferencias en la absorción por las raíces, movimientos a través de ellas y por el vástago, distribución dentro de las hojas, utilización y reutilización, liberación de las vacuolas, procesos metabólicos y su potencial desustitución.

Las diferencias genéticas en la eficiencia nutrimental ocurren por un diferente número de razones, estas se relacionan con la adquisición por las raíces, absorción, transporte y utilización dentro de la planta (Marschner, 1995).

En la mayoría de los casos, una eficiencia alta se relaciona principalmente con el crecimiento radical y su actividad, en otros casos con el transporte de las raíces al vástago (Marschner, 1995). Solo pocos datos indican una alta eficiencia en términos de utilización dentro del vástago, por ejemplo: la utilización de fósforo en frijol (Youngdahl, 1990; Marschner, 1995) y genotipos de maíz (Marschner, 1995).

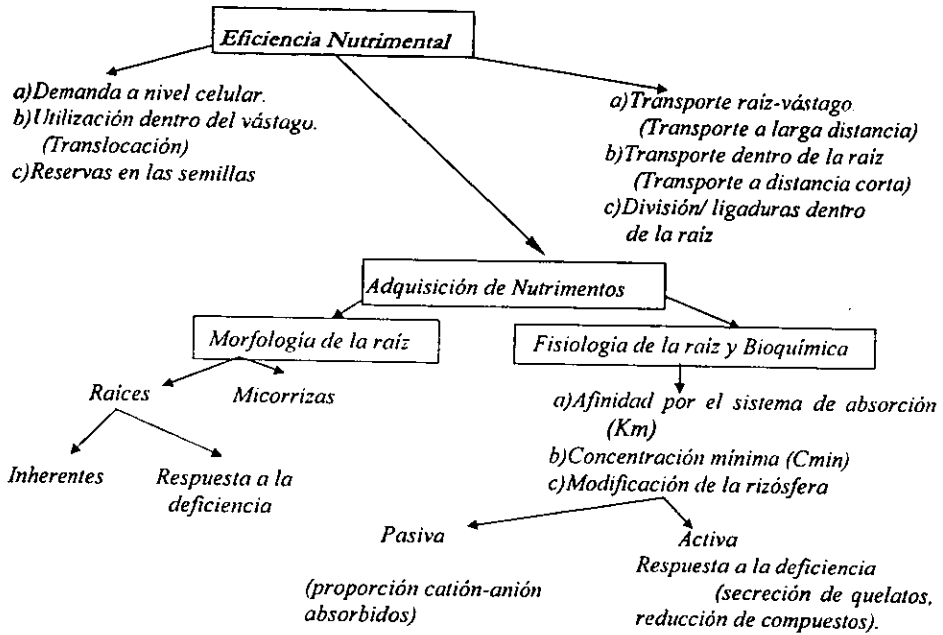
Para el fósforo una alta eficiencia en el uso en ciertos genotipos, puede ser relacionada a un mejor uso de Pi almacenado (Marschner, 1995) dentro de un tejido dado o por una mejor retranslocación entre los órganos del vástago (Youngdahl, 1990; Marschner, 1995). Este último factor es también responsable principal de una alta eficiencia en el uso del nitrógeno en cultivos de sorgo (Alagarswamy *et al.*, 1988; Marschner, 1995).

Una alta eficiencia nutricional en un genotipo, comparado con otros de la misma especie se puede basar en varios mecanismos:

- 1) Una alta retranslocación durante el crecimiento vegetativo o reproductivo por ejemplo: fósforo en frijol (Youngdahl, 1990; Marschner, 1995)
- 2) Alta actividad de la nitrato reductasa en las hojas y más eficiente utilización de nitrógeno para almacenar proteína (por ejemplo: trigo (Marschner, 1995)
- 3) Alta proporción de emplazamiento de potasio por sodio.
- 4) Baja proporción de nutrientes que no son o solo son poco disponibles para procesos metabólicos.
- 5) Diferencias en la proporción del crecimiento vegetativo con el crecimiento reproductivo o ambos.

La eficiencia en la adquisición y utilización interna también dependen de los niveles de nutrientes aplicados (Gahoonia, 1996) y la edad de la planta (Schjorring y Nielsen, 1987; Gahoonia y Nielsen, 1996).

Figura 7. Posibles mecanismos de diferentes genotipos en la Eficiencia Nutrimental.



Sin embargo existen factores que afectan la eficiencia de las plantas para tomar el elemento mineral del suelo como: La disponibilidad de nutrientes para las plantas, la geometría de la raíz, cantidades insuficientes del elemento en el suelo, el transporte y distribución en la planta, factores ambientales y de crecimiento como la aireación, fecha de siembra, densidad de siembra, clase de fertilizante aplicado, también tienen un efecto en la eficiencia de uso del nutriente por la planta (Baligar *et al.*, 1990).

Las propiedades físicoquímica del suelo afectan el equilibrio iónico, con influencia en su composición iónica en la solución del suelo especialmente en la interfase suelo - raíz. La magnitud del flujo de iones por difusión y flujo de masa a la interfase suelo - raíz, se ve influenciada por la humedad y temperatura, propiedades iónicas, iones orgánicos, la proporción de agua absorbida por la raíz y otras actividades radicales y microbianas.

Cuadro 3. Mecanismos y procesos en el suelo y planta que contribuyen el la eficiencia en el uso de nutrimento

<u>Factores de la planta</u>	<u>Factores del suelo</u>
<u>Raíz y geometría de los pelos radicales</u>	<u>Solución del suelo</u>
Numero y longitud	Equilibrio iónico
Proporción de crecimiento	Solubilidad, precipitación
Radio	Competencia iónica
	Iones orgánicos
	pH
	Temperatura y humedad
<u>Fisiológicos</u>	<u>Difusión y flujo de masa</u>
Estado nutrimental	Humedad del suelo
Edad y proporción de crecimiento	Capacidad buffer
Razón raíz/vástago	Propiedades iónicas
Proporción de agua absorbida	
Proporción de nutrimentos en flujo	Concentración iónica
Proporción de nutrimentos transportados	
División de nutrimentos en la planta	<u>Otros factores del suelo</u>
Eficiencia en la utilización o baja funcionalidad en el requerimiento de nutrimentos	Propiedades fisicoquímicas del suelo
<u>Efectos ambientales</u>	
Intensidad y calidad de luz	
Temperatura y humedad	
Efectos del pH del suelo	
<u>Rizósfera</u>	
Solubilidad de nutrimentos	
Exudados	
Asociación microbiana	

La temperatura y humedad son los dos principales componentes del clima que afectan la disponibilidad de nutrimentos en el suelo, principalmente en la etapa de crecimiento, la baja temperatura del suelo trae una deficiencia de P y Zn, especialmente cuando los altos niveles de P provocan la deficiencia de Zn. La humedad excesiva incrementa la disponibilidad y absorción de Fe, Mo y Mn, causando en algunos casos toxicidad para la planta (Baligar *et al.*, 1990).

Mecanismos de variación genética en la nutrición vegetal

Las variaciones genéticas en la absorción de nutrimentos bajo condiciones idénticas de crecimiento se pueden atribuir a la composición genética de la planta. La interacción entre el vástago y su medio también tiene una influencia en la eficiencia para absorber nutrimentos. Las especies, cultivos y genotipos entre especies interactúan de manera diferente con su ambiente y tal variación puede resultar en un crecimiento y uso distinto del nutrimento en la planta (Baligar *et al.*, 1990)

La variación genética entre las plantas en sus requerimientos nutricionales y eficiencia en la utilización del nutrimento existe en la mayor parte de las plantas cultivables. Sin embargo la identificación de mecanismos fisiológicos específicos asociados a procesos bioquímicos y rasgos anatómicos y morfológicos es limitante. El paso inicial es el averiguar si los mecanismos que controlan esta ineficiencia se asocian con la adquisición de nutrimentos del medio, con la distribución dentro de la planta o la utilización durante el metabolismo (Gerloff y Gabelman, 1983; Baligar *et al.*, 1990).

Cada nutrimento mineral requerido por la planta puede tener una fisiología y química única, así que los mecanismos de eficiencia pueden ser diferentes para cada nutrimento. Así mismo, ciertos procesos son diferentes para cada nutrimento. Estos procesos se dividen dentro de 4 categorías: (1) adquisición del medio, (2) movimiento a través de las raíces y su entrega en el xilema, (3) translocación y distribución dentro de las partes de la planta, (4) utilización en el metabolismo y crecimiento (Gerloff y Gabelman, 1983; Clark, 1990). Cada uno de estos procesos puede ser dividido dentro de partes de componentes adicionales y clases específicas de reacciones o factores asociados con cada parte, por ejemplo, la adquisición de nutrimentos concierne no solo a la absorción y transporte sino a factores que afectan estos procesos, tales como la morfología de la raíz de la planta, la razón raíz/vástago, extensión de las raíces (lateral o vertical), grado de división de la raíz (número y diámetro), y factores que afectan la entrada a las raíces.

La estructura de la raíz y función (Clark, 1990), rasgos morfológicos (particularmente con fósforo) (Gerloff y Gabelman, 1983; Clark, 1990) y procesos biológicos (Clark, 1990) responsables de la transferencia inicial de iones a través de las membranas celulares de la raíz están envueltos en la variabilidad genética para adquirir nutrimentos del suelo. Läuchli (1976) investigó el proceso de transporte de iones como una base para las diferencias genéticas en la utilización de nutrimentos, concluyendo que las enzimas inducidas o el sistema de proteínas provee a las plantas con un mecanismo en términos de absorción de nutrimentos, transporte a través de las raíces, liberación al xilema siguiendo con la transferencia por las membranas citoplásmicas y la capacidad de transporte específico de iones en presencia de sustratos iónicos para adaptarse a las fluctuaciones en las concentraciones iónicas en el medio (Duncan y Baliagar, 1990)

Cuadro 4. Componentes de la variación genética en la eficiencia nutrimental

I. Adquisición del medio.

1. Rasgos morfológicos de la raíz (eficiencia del sistema radical).
 - a. Alta razón raíz/vástago bajo deficiencia nutrimental.
 - b. Gran extensión lateral y vertical de las raíces.
 - c. Alta densidad radical o superficie de absorción, mas pelos radicales, especialmente bajo estrés.
2. Eficiencia fisiológica para la absorción de iones por unidad de longitud de raíz.
3. Capacidad de quelatación y reducción (ej. Fe).
4. Extensión del sistema radical por micorrizas.
5. Longevidad de las raíces.
6. Habilidad de las raíces para modificar la rizosfera y vencer los niveles de deficiencia y toxicidad de nutrimentos.

II. Movimiento de nutrimentos a través de las raíces y entrega al Xilema.

1. Transferencia lateral a través de la endodermis.
2. Liberación en el Xilema.
3. Control de la absorción iónica y distribución por el sistema radical o vástago, o en ambos.
 - a. Entrega en la raíz o vástago bajo deficiencia.
 - b. Regulación completa de la absorción de nutrimentos en la planta y uso del nivel total de la planta.

III. Distribución de nutrimentos dentro de la planta.

1. Grado de retranslocación y reutilización bajo estres nutrimental.
2. Liberación de iones de las vacuolas bajo deficiencia nutrimental.
3. Quelatación natural de compuestos de hierro en el Xilema.
4. Razón de abscisión de la hoja e hidrólisis (ej. P orgánico)
5. Capacidad de rápido almacenamiento y después uso cuando el nutrimento es disponible.

IV. Crecimiento y eficiencia metabólica bajo limitación de nutrimentos.

1. Capacidad para un funcionamiento normal a concentraciones relativamente bajas en los tejidos.
2. Sustitución de nutrimentos (ej. Na⁺ por K⁺)

V. Poliploidia e hibridez.

Otras diferencias genéticas en la utilización de nutrimentos se pueden atribuir a la estructura fina endodermal, los mecanismos de transferencia iónica del estele al xilema conductor de nutrimentos, y un mejor transporte a larga distancia bajo estres nutrimental (Gerloff y Gabelman, 1983; Marschner, 1995). La variabilidad entre genotipos para intensificar la redistribución de nutrimentos y reutilización de las partes de la planta

deficientes o en senescencia pueden afectar la eficiencia de la utilización de nutrimentos en los procesos de crecimiento. Una redistribución endeble puede resultar en la acumulación en las partes viejas o inactivas de la planta antes de utilizarse en las partes de activo crecimiento. La redistribución excesiva puede agotar los nutrimentos en las partes críticas de la planta con un tiempo inoportuno de máxima actividad metabólica. Las diferencias heredables en la eficiencia de fósforo, nitrógeno y potasio se pueden atribuir a la utilización de estos nutrimentos en los procesos metabólicos (Gerloff y Gabelman, 1983; Clark, 1990). Producir genotipos con una alta eficiencia durante su crecimiento y metabolismo es recomendable para mantener una producción elevada y evitar tener una baja concentración de nutrimentos (efecto de dilución) (Jarrell y Beverly, 1981; Clark, 1990). Evaluar los factores que afectan el transporte de iones de las regiones internas del suelo a las raíces y dentro de estas es recomendable, de aquí que Feil *et al.*, 1990, sugiera utilizar medidas fisiológicas y bioquímicas como criterios de selección.

Evaluación de la eficiencia

La eficiencia de absorción y utilización de un nutrimento ha sido evaluada por diferentes parámetros, tales como, concentración en los tejidos, contenido en la planta, rendimiento en materia seca.

Desde el punto de vista de la nutrición mineral, un genotipo es más eficiente que otro si éste moviliza y absorbe mas nutrimento del suelo (eficiente en la adquisición de nutrimento) y/o tiene mejor uso del nutrimento absorbido para producir biomasa (eficiencia en el uso de nutrimento) (Gahoonia y Nielsen, 1996).

Siddiqui y Glass (1981) citados por Clark (1990), propusieron el evaluar la eficiencia mediante un índice, el cual Furlani y Filho (1990), definieron como el producto de la relación de eficiencia (RE), la cual consiste en la razón existente entre la biomasa seca de la planta y la cantidad de nutrimento en estudio de tal biomasa (Guerloff, 1976)

$$RE = \text{Masa seca} / \text{Contenido de nutrimento.}$$

Esta RE multiplicado por la biomasa da como resultado el índice de eficiencia (IE), donde el contenido total de nutrimento es el inverso de la relación de eficiencia (RE). De esta manera se asocia la eficiencia de utilización del nutrimento con el crecimiento de la planta.

$$IE = (\text{MASA SECA TOTAL})^2 / \text{CONTENIDO DE NUTRIMENTO.}$$

Autores como Rao *et al.*, (1995) proponen evaluar la eficiencia en el uso de nutrimento (NUE) como:

$$NUE = \text{g de biomasa del vástago} / \text{g del nutrimento total absorbido.}$$

Manske y Ortiz-Monasterio (1996) evaluaron la eficiencia como la producción de materia seca por el nutrimento en la planta. Wu y Tao (1995), Bowen y Zapata (1991) consideran a la producción por gramo de nutrimento absorbido como la eficiencia fisiológica en el uso

de nutrimento (UE). Estos autores plantean que la eficiencia en la absorción (UpE) como la cantidad de nutrimento absorbido (incluyendo el de la raíz) por gramo o kilogramo de nutrimento aplicado esta ecuación es también empleada por Paponov *et al.* (1996).

$$UpE = \text{Nutrimento absorbido} / \text{Nutrimento aplicado.}$$

Jones *et al.*, (1989) evaluaron esta variabilidad genética de cultivos de trigo en la eficiencia al fósforo en condiciones de invernadero, proponiendo tres parámetros de eficiencia:

- 1) Razón de Eficiencia de P, $EP = \text{Producción de grano} / \text{Unidad de fósforo absorbido (gg}^{-1}\text{)}$.
- 2) Índice de P en la cosecha, $IPC = \text{Cont. De P en el grano} / \text{P total extraído} \times 100$.
- 3) Razón de la Eficiencia de la Raíz para absorber nutrimentos, $ER = \text{P absorbido} / \text{Unidad de peso seco de raíz (mgg}^{-1}\text{)}$.

Además de determinar un índice de cosecha, el cual definieron como:

$$Ic = \text{Peso de grano} / \text{peso de la paja} + \text{grano.}$$

La evaluación de la eficiencia de fósforo por el EP e Ipc han sido examinados en Australia por Batten *et al.*, 1984 y 1986, describiendo la eficiencia interna de la planta.

Matheson (1971), Palmer y Jessop (1977), citados por Jones *et al.*, (1989), consideraron medir también el ER, el cual describe la habilidad de la planta para obtener el P del suelo, importante para suelos con baja disponibilidad de P.

Wu y Tao (1995), proponen una eficiencia agronómica en el uso de nutrimentos, la cual define como el producto de la eficiencia fisiológica en el uso por la eficiencia en la absorción. Otras ecuaciones plantean la eficiencia al fertilizante como lo producido con el fertilizante menos lo producido sin él entre lo que la planta acumula con el fertilizante menos lo que acumula sin este (Baligar, 1990; Maidl *et al.*, 1996).

En 1992, Soon comparó la respuesta al fósforo de diferentes genotipos de trigo en suelos ácidos, evaluando el P absorbido mediante:

$$P \text{ absorbido} = \text{concentración de P} \times \text{peso seco del vástago}$$

Este P absorbido se puede considerar como un buen indicador del P disponible que el vástago concentra. También consideró el obtener un índice de eficiencia de la raíz para absorber y translocar el P en los genotipos, esta característica la definió como:

$$(I.E.P.) \text{ Peff o RUE} = \text{Concentración de P en el vástago} \times \text{la proporción vástago} / \text{raíz.}$$

El RUE representa la cantidad de P translocado al vástago por unidad de peso de raíz.

OBJETIVOS

Objetivo general:

- ✓ Evaluar la eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo y su relación con la nitrato reductasa y fosfatasa ácida en trigo, triticale y maíz.

Particulares:

- ✓ Seleccionar aquellos genotipos de Trigo, Triticale y Maíz que sean eficientes en uso de nitrógeno y fósforo.
- ✓ Comparar la eficiencia por diferentes métodos, para determinar cual de los métodos empleados en la determinación de la eficiencia es el más adecuado.
- ✓ Evaluar la relación existente entre eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo con la actividad enzimática de acuerdo a lo reportado en la literatura.

HIPOTESIS

La baja disponibilidad de nutrimentos es uno de los factores limitantes para la producción, las plantas ante esta situación, han desarrollado la capacidad de eficientar al máximo la cantidad de nutrimento disponible en el suelo, esta capacidad es diferente entre genotipos, siendo dependiente principalmente de las características genéticas de la planta, factores que intervienen en la eficiencia como la utilización y razón raíz/vástago, y componentes de la variación genética (Eficiencia fisiológica y del sistema radicular), por lo cual se espera que:

- ✓ “La eficiencia es diferente entre genotipos encontrando que los de mayor respuesta serán aquellos con las mejores características genéticas, además de esperar una relación entre la eficiencia de N y P”

OBJETIVOS

Objetivo general:

- ✓ Evaluar la eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo y su relación con la nitrato reductasa y fosfatasa ácida en trigo, triticale y maíz.

Particulares:

- ✓ Seleccionar aquellos genotipos de Trigo, Triticale y Maíz que sean eficientes en uso de nitrógeno y fósforo.
- ✓ Comparar la eficiencia por diferentes métodos, para determinar cual de los métodos empleados en la determinación de la eficiencia es el más adecuado.
- ✓ Evaluar la relación existente entre eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo con la actividad enzimática de acuerdo a lo reportado en la literatura.

HIPOTESIS

La baja disponibilidad de nutrimentos es uno de los factores limitantes para la producción, las plantas ante esta situación, han desarrollado la capacidad de eficientar al máximo la cantidad de nutrimento disponible en el suelo, esta capacidad es diferente entre genotipos, siendo dependiente principalmente de las características genéticas de la planta, factores que intervienen en la eficiencia como la utilización y razón raíz/vástago, y componentes de la variación genética (Eficiencia fisiológica y del sistema radicular), por lo cual se espera que:

- ✓ “La eficiencia es diferente entre genotipos encontrando que los de mayor respuesta serán aquellos con las mejores características genéticas, además de esperar una relación entre la eficiencia de N y P”

Material y Método

Para alcanzar los objetivos y validar la hipótesis planteada, se realizó una serie de experimentos en invernadero, en los cuales se empleó un cultivo hidropónico con solución nutritiva completa (cuadro 5), incluidos fósforo y nitrógeno.

Cuadro 5. Composición de la solución nutritiva para los dos experimentos.

Macronutrientes					
NH ₄ NO ₃	Ca(NO ₃) ₂	KNO ₃	NaH ₂ PO ₄	K ₂ SO ₄	MgSO ₄
2meq/l	8meq/l	2meq/l	1.2meq/l	5meq/l	3meq/l
Micronutrientes					
H ₃ BO ₃	ZnSO ₄	H ₂ MoO ₄	Fe- EDTA	MnCl ₂	CuSO ₄
2.86mg/l	0.22mg/l	0.02mg/l	2.8ppm	1.81mg/l	0.08mg/l

El primer experimento se efectuó de los meses de noviembre de 1996 a enero de 1997, teniendo un total de 216 unidades experimentales (ue.), un segundo se realizó para reafirmar los resultados, en este se utilizaron 108 ue., durante los meses de febrero - abril de 1997. En ambos el diseño experimental que se empleó fue de bloques al azar.

Material biológico

Los experimentos se realizaron con 6 genotipos de dos cereales de grano pequeño (Trigo y Triticale) y Maíz (cuadro 6).

Cuadro 6. Genotipos de Trigo, Triticale y Maíz utilizados.

Genotipos					
Trigo		Triticale		Maíz	
San Agustín Altamirano	<i>c</i>	Cananea	<i>m</i>	Pico de gorrión	<i>c</i>
San Agustín Berros	<i>c</i>	Eronga	<i>m</i>	Negro	<i>c</i>
Verano	<i>m</i>	Secano	<i>m</i>	V-23	<i>m</i>
Galvez	<i>m</i>	Alamos	<i>m</i>	V-105	<i>m</i>
San Cayetano	<i>c</i>	Lamb-2	<i>m</i>	H-28	<i>m</i>
Temporalera	<i>m</i>	San Lucas	<i>m</i>	H-135	<i>m</i>

c = criollo, *m* = Mejorado

Germinación y Transplante.

El material biológico que se utilizó consistió en plántulas de aproximadamente 15 días de emergidas, mismas que fueron obtenidas a partir de semillas sembradas en agrolita, regadas con agua destilada hasta su germinación.

Durante el periodo posterior a la emergencia se utilizó solución nutritiva con la finalidad de prevenir carencias por algún nutrimento y obtener los mejores resultados de eficiencia.

En el desarrollo del cultivo se estimaron los cambios de pH de la solución, hasta la fecha de cosecha.

Análisis del tejido vegetal.

A las plántulas cosechadas, se les determinó el peso fresco y la longitud radical alcanzada, posteriormente se seco el material a una temperatura de 65° C hasta obtener el peso constante de las muestras, una vez obtenido este, se molieron para determinar el porcentaje de nitrógeno y fósforo en raíz y vástago por el método de kjeldahl (Bremner, 1965; ver anexo) y vanadato- molibdato respectivamente. Una vez obtenido el Porcentaje del elemento en la biomasa, se calculó la acumulación.

Experimentos de eficiencia.

La eficiencia de uso de los 6 genotipos de trigo, triticale y maíz al nitrógeno y fósforo se efectuó con base a los resultados de acumulación y biomasa, por el método propuesto por Furlani y Filho (1990), estos resultados se compararon con los de eficiencia fisiológica en el uso, método propuesto por Rao *et al.* (1995), Wu y Tao (1995), Bowen y Zapata (1991) Gerloff y Gabelman, 1983y Gourley *et al.*, 1994.

Para completar la selección del genotipo con mayor eficiencia, se evaluó también la eficiencia de la raíz, en esta evaluación se estimó primeramente la eficiencia en la translocación (Marschner, 1995), la eficiencia de la raíz para obtener nutrimentos (Soon, 1992) y la eficiencia para absorberlos (Jones *et al.*, 1992).

Dentro de los parámetros de raíz se consideró emplear la longitud radical, por la importancia de esta en la absorción de nutrimentos (cuadro 7), determinando la eficiencia de la raíz respecto a su longitud.

Cuadro 7. Métodos empleados en la evaluación de la eficiencia.

Método	Autor		Ecuación
Índice de eficiencia	Furlani y Filho, 1990	IE	$IE = Bio^2 / Acu. de Nut.$
Eficiencia de Uso	Rao et al., 1995	UE	$UE = Bio\ vas / Acu. tot de Nut.$
Eficiencia en la translocación	Marschner, 1995	R/V	$R/V = Bio\ ra / Bio\ vas$
Eficiencia de la raíz en la absorción	Jones et al., 1989	ER	$ER = Acu\ Nut / Bio\ ra.$
Eficiencia en la translocación de la raíz	Soon, 1992	RUE	$RUE = Acu\ Nut / R/V$
Eficiencia en base a la longitud radical en peso seco	Vivanco y Cruz, 1997	RUEL _s	$RUEL_s = Acu\ Nut / lra \times Bio$
Eficiencia en base a la longitud radical en peso seco	Vivanco y Cruz, 1997	RUEL _f	$RUEL_f = Acu\ Nut / lra \times Bio$

Bio= biomasa en peso seco; Acu Nut= acumulación de nutrimento; Vas= vástago; Ra= raíz; Acu tot de Nut= acumulación total de nutrimentos; Lra= longitud de la raíz.

Actividad enzimática.

La relación entre la eficiencia y la actividad enzimática se comparó de acuerdo a lo reportado en la literatura para nitrato reductasa y con valores obtenidos en trabajos previos para la fosfatasa ácida (Córdoba, 1998; Vivanco, 1996).

Análisis estadístico.

Finalmente a los resultados se les practicó un análisis estadístico, para la comparación de medias y correlación entre métodos evaluados.

Análisis de Resultados

El estudio se realizó en dos etapas para efectuar la estimación de la eficiencia y seleccionar los genotipos de trigo, triticale y maíz de acuerdo a su nivel de eficiencia, para poder clasificarlos como eficientes o ineficientes en el uso de nitrógeno y fósforo obteniendo los siguientes resultados.

Trigo

En la acumulación de Nitrógeno, la variedad Temporalera presentó un valor superior (32) a San Cayetano (30), en la primera experimentos, pero en el promedio de los dos ensayos el genotipo San Cayetano acumuló una cantidad mayor de N (cuadro 8), el menor valor lo ocupó Galvez (7) en la acumulación de la primera fase, este genotipo presentó problemas de germinación en la segunda, por lo cual no se cuentan con valores de comparación, por arriba de este genotipo se encuentra Berros (8), que en la segunda tiene el menor valor de acumulación (1.3), en promedio los genotipos Berros y Galvez son los de menor acumulación de N.

En el segundo ensayos, se observó diferente respuesta entre el genotipo San Cayetano y los otros genotipos en acumulación de nutrimento, reflejándose esto en las diferencias significativas del análisis estadístico (cuadro 8).

Cuadro 8. Acumulación y producción de biomasa del Trigo en solución nutritiva completa

Genotipo	-----Acumulación N-----		-----Acumulación P-----		-----Biomasa-----	
	-----mg planta ⁻¹ tratamiento ⁻¹ -----					
	-----Ensayo-----		-----Ensayo-----		-----Ensayo-----	
	1	2	1	2	1	2
San Agustín Altamirano	13 a	1.6 b	3.3 a	2.4 b	0.484 a	0.05 b
San Agustín Berros	8 a	1.3 b	1.6 a	3.4 b	0.236 a	0.04 b
Verano	14 a	3 b	3.4 a	5.0 b	0.490 a	0.08 b
Galvez	7 a	-	1.7 a	-	0.243 a	-
San Cayetano	30 a	9 a	6.6 a	2.0 a	0.930 a	0.21 a
Temporalera	32 a	3 b	4.7 a	1.0 a b	0.733 a	0.11 b

Tukey $\alpha=0.05$

La acumulación de Fósforo, en ambas fases fue mayor en San Cayetano como lo muestra la cuadro 8, seguido por Temporalera, el valor mínimo se registró en el genotipo Berros y Altamirano en ambos ensayos. Berros en el segundo mostró una mejor acumulación; Para el genotipo Galvez no se tienen resultados sin embargo se puede suponer que su

comportamiento sería muy similar, por lo que se puede señalar a Berros y Galvez como los de menor acumulación, seguidos por Altamirano.

El análisis estadístico dio en la acumulación de P (fase 2) a San Cayetano con una respuesta significativa a los demás genotipos, con excepción de Temporalera con el que presenta cierta similitud.

En el comportamiento de los genotipos para acumular nutrimento, se encontró diferencia con lo reportado por Mamo *et al.* (1996), quien encontró que los genotipos de trigos mejorados responden mejor a la absorción de P, esto se refleja en su crecimiento, comparado con los genotipos criollos. El remarcar la importancia de los mecanismos de respuesta inducidos por la raíz (Graham, 1984; Gahoonia, 1996) es de gran importancia, ya que al ser esta la principal fuente con que la planta absorbe nutrimentos, el estudio de los factores como el cambio de pH de la solución del suelo, la elongación del sistema radicular o los cambios producidos por la actividad enzimática como medio de respuesta al estrés por la deficiencia del nutrimento y la propia variabilidad genética, juegan un papel importante en la adquisición de nutrimentos para poder expresar esta en biomasa.

La biomasa en los dos ensayos tiene un comportamiento similar, con el mayor valor para San Cayetano y la menor en Berros cuadro 8.

Las diferencias en producción de biomasa de los criollos se atribuye a diferencias en la absorción de nutrimentos (Paponov *et al.*, 1996), siendo mejores en un genotipo criollo que un mejorado, destacando nuevamente la importancia de los mecanismos de respuesta de las plantas ante la escasez de nutrimento, los cuales están mejor desarrollados.

Eficiencia

En la evaluación del índice de eficiencia (IE) de Nitrógeno por el método propuesto por Furlani y Filho (1990), el cual evalúa la biomasa elevada al cuadrado por la cantidad de nutrimento acumulado, se tiene el valor mayor en Criollo San Cayetano (Cuadro 9) para ambas etapas de experimentación, con diferencias significativas respecto a los demás genotipos en la segunda fase, la menor eficiencia fue diferente, en la primera Berros (6.8), en la segunda Altamirano (0.7), este genotipo en la primera mostró tener una mejor eficiencia de nitrógeno por arriba de los genotipos más bajos, por lo que se puede considerar a Berros como la menos eficiente.

Cuadro 9. Estimación de la eficiencia de uso en Trigo con aporte completo de nutrimentos

Gen	-----Eficiencia de Uso-----						-----Eficiencia en utilización-----					
	-----IEN-----			-----IEP-----			-----NUE-----			-----PUE-----		
	----Ensayo----			----Ensayo----			----Ensayo----			----Ensayo----		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
Alt	18.01 a	0.7 b	9.35	61.3 a	12.93 ab	37.12	33.103 a	21.773 a	27.43	128.04 a	160.46 a	144.25
Berr	6.8 a	1.31 b	4.05	36.49 a	6.01 b	21.25	24.846 ab	22.193 a	23.51	130.61 a	106.5 a	118.55
Ver	16.9 a	2.01 b	9.45	69.13 a	12.75 ab	40.94	31.659 ab	13.389 a	22.52	126.56 a	71.58 a	99.07
Gal	7.44 a	-	7.44	34.12 a	-	34.12	26.128 ab	-	26.12	110.28 a	-	110.28
SnC	28.46 a	4.79 a	16.62	130.0 a	22.61 a	76.31	27.783 ab	17.637 ab	22.71	125 a	78.6 a	101.8
Tem	16.75 a	4.05 b	10.4	112.3 a	13.05 ab	62.68	21.213 b	22.213 b	21.88	137.65 a	84.22 a	110.93

Alt = Altamirano, Berr = Berros, Ver = Verano, Gal = Galvez, Sn C = San Cayetano, Tem = Temporalera..

Para Fósforo los genotipos con menor eficiencia en ambos ensayos son Galvez y Berros; Berros presentó el menor valor de eficiencia en el promedio (21.25), la más alta eficiencia correspondió a San Cayetano (76.31), genotipo que presentó diferencia significativa con Berros en la eficiencia al P en la segunda fase.

Con base en estos resultados, se encontró a San Cayetano como el de mayor eficiencia al nitrógeno y fósforo en los dos periodos, Berros es el genotipo de menor eficiencia (ineficiente), San Cayetano es una especie que por sus condiciones genéticas tiene la capacidad de sobresalir a diferentes condiciones de nutrimentos en el suelo, a las que los otros genotipos no responden de la misma forma, esto confirma lo expuesto por Rao (1995), quien menciona que la variabilidad genética y la habilidad de la planta para absorber, translocar, distribuir, acumular y usar el nutrimento mineral son importantes en la adaptabilidad de las plantas a la infertilidad de los suelos ácidos, este genotipo además muestra la diferencia que puede existir entre genotipos criollos de una región geográfica, ya que tanto Altamirano como Berros contrario a lo que habría de esperarse, presentaron una ineficiencia para ambos nutrimentos.

Heuberger *et al.* (1994), encontraron que la eficiencia en el uso del nitrógeno y fósforo no declinaba con el incremento en el suministro del nutrimento, por lo cual habría de esperarse que los genotipos eficientes presentarían una respuesta similar a diferentes contenidos de nutrimento en el medio. La respuesta ante bajo suministro de nitrógeno, se debe principalmente a las diferencias entre los genotipos para usar el nutrimento, estas diferencias son debidas a la variación en la utilización del elemento y a la variación en la eficiencia para absorber el nutrimento (Bertholdsson y Stoy, 1995), de aquí la importancia de realizar estimaciones por otros métodos además de la eficiencia en el uso (IE), para poder de esta manera confirmar la eficiencia o ineficiencia de un genotipo.

La ratificación de la eficiencia del genotipo se efectuó por medio del método propuesto por Rao, 1995; Wu y Tao, 1995; Bowen y Zapata, 1991 y Manske y Ortiz-Monasterio, 1996), el cual involucra a la biomasa entre el total de nutrimento acumulado, este método (**UE**) es conocido como el de eficiencia fisiológica en el uso, y se emplea también para estimar la eficiencia en el uso del nutrimento con ligeras modificaciones al **IE**.

El **UE** estimado para nitrógeno en promedio fue mayor en el genotipo Altamirano (27.43), con el índice de Furlani y Filho (**IE**), tiene una baja eficiencia, la razón por la cual Altamirano tiene un valor alto se debe a que la biomasa con respecto a la acumulación dan una diferencia mayor, causada por un efecto de dilución de biomasa, el cual se expresa como una concentración mayor de nutrimento en menor biomasa (Jarrell y Beverly, 1981; Clark, 1990), esto no ocurre con los genotipos que con el **IE** son más eficientes en su respuesta, expresada en su desarrollo del vástago (Criollo y Temporalero), a estos se les presenta como ineficientes en el **UE**, pero no son lo de menor producción de biomasa y acumulación.

Para fósforo se presenta una situación similar, en donde Berros con 118.55 es el genotipo de mayor uso de fósforo y Verano el de menor (99.07), que con el **IE** son poco eficientes.

De acuerdo a lo expuesto por Paponov *et al.* (1996), se podría pensar que estos genotipos que con el **NUE** o **PUE** (para nitrógeno y fósforo respectivamente) son eficientes, serían igualmente eficientes en la asimilación, traducida en un desarrollo óptimo de la planta, pero esto no ocurre.

Del análisis estadístico se encuentra que nitrógeno presenta diferencias significativamente en ambos ensayos, lo que no ocurre con fósforo.

Parámetros de raíz

Con la finalidad de complementar el estudio de la eficiencia e involucrar parámetros de raíz, se emplearon diferentes métodos que contemplan a ésta.

La evaluación de la razón **R/V** para comparar la translocación de nutrimentos de raíz al vástago, en la cual se refleja la relación existente entre la producción de biomasa con respecto a la raíz, la cual debe ser menor para especies de plantas en las cuales se quiere mayor producción de parte aérea, respecto a plantas en las que el desarrollo de raíz es más importante. Esta variable confirma que Berros es de menor eficiencia que San Cayetano (cuadro 10), ya que su **R/V** es mayor.

Ambos genotipos (San Cayetano y Temporalera) se encuentran ligeramente arriba del menor valor (0.15 que corresponde a Galvez) pero se puede confirmar que el desarrollo de raíz con respecto al del vástago es menor, reflejado en una biomasa y acumulación alta.

Evaluar la R/V es importante ya que nos da una idea aproximada del comportamiento de la raíz y vástago, un peso seco de raíz puede ser alto cuando se tiene un bajo suministro de nitrógeno y disminuye conforme aumenta el nitrógeno, para Verano se considera como bajo el suministro, lo que provoca un alto R/V, confirmando lo expuesto por Feil *et al.*, 1990, en donde encontró que cuando el suministro de nitrógeno es bajo la R/V aumenta. Este aumento en el peso de raíz, se debe a que ésta se desarrolla con la finalidad de tener una mayor área de contacto con los nutrimentos.

Estadísticamente no se presentan diferencias significativas en el comportamiento de los genotipos en los dos experimentos.

Cuadro 10. Estimación de la razón raíz-vástago al Nitrógeno y Fósforo en Trigo en solución nutritiva completa

	R/V trigo		
	Ensayo 1	Ensayo 2	X
Altamirano	0.09291 a	0.5864 a	0.335
Berros	0.16493 a	0.7432 a	0.418
Verano	0.08886 a	1.6818 a	0.880
Galvez	0.15648 a	-	0.155
San Cayetano	0.10088 a	0.3211 a	0.209
Temporalera	0.07606 a	0.4617 a	0.267

La importancia de la raíz para abastecer de nutrimentos a la planta es grande, de aquí que se evaluó la respuesta de ésta por diferentes métodos, se empleo el ER porque este refleja la habilidad de la raíz para obtener el nutrimento del medio (Jones *et al.*, 1989) el ER estima la cantidad de nutrimento absorbido por unidad de peso seco de raíz, los resultados obtenidos confirman que Berros para nitrógeno es el de menor capacidad para obtener nutrimento (0.157), reflejado en una absorción baja del nutrimento, que ocasiona el producir una baja biomasa y tener un contenido de nutrimento menor al de otros genotipos, expresado en baja eficiencia (IE).

Aun cuando en la eficiencia de la raíz (ER) no se encontró como mejor a San Cayetano, este genotipo esta por debajo del mayor (cuadro 11). Para fósforo el ER de Galvez parece ser mejor en el promedio, pero en realidad no es así, esto se confirma con los resultados del ensayo uno, ya que en el dos no se cuenta con un valor, el genotipo Berros es el que presenta menor valor para los dos elementos, lo cual confirma la baja eficiencia de la raíz y del propio genotipo, confirmando lo encontrado en IE o UE, en donde se clasifica como ineficiente.

Aun cuando el ER de nitrógeno y fósforo, no son altos en San Cayetano, genotipo con la mayor eficiencia en uso, el valor de ambos se encuentra muy cerca del alto (temporalera),

por lo que se puede suponer que este genotipo con la cantidad que absorbe tiene un mejor desarrollo, expresado en su biomasa y acumulación.

Cuadro 11. Eficiencia de la raíz del Trigo al nitrógeno y fósforo

Gen	-----Eficiencia de la raíz en el absorción-----						-----Eficiencia de la raíz en la translocación-----					
	-----NER-----			-----PER-----			-----NRUE-----			-----PRUE-----		
	-----Ensayo-----			-----Ensayo-----			-----Ensayo-----			-----Ensayo-----		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
Alt	0.292 a	0.0515 a	0.171	0.0762 a	0.00787 b	0.042	0.1405 b	0.0028 b	0.071	0.0360 b	0.00044 b	0.0182
Berr	0.265 a	0.0497 a	0.157	0.0435 a	0.01090 b	0.027	0.0686 b	0.0020 b	0.035	0.0110 c	0.00045 b	0.0057
Ver	0.331 a	0.0444 a	0.188	0.0798 a	0.00738 b	0.043	0.1626 b	0.0039 b	0.083	0.0391 b	0.00065 b	0.0198
Gal	0.249 a	-	0.249	0.0591 a	-	0.059	0.0560 b	-	0.056	0.0131 c	-	0.0131
SnC	0.324 a	0.1421 a	0.233	0.0711 a	0.02991 a	0.050	0.3017 a	0.0308 a	0.166	0.0065 a	0.00655 a	0.0363
Tem	0.575 a	0.0678 a	0.321	0.0860 a	0.0191 ab	0.052	0.4217 a	0.0077 b	0.214	0.0630 a	0.00221 b	0.0326

Alt = Allamirano, Berr = Berros, Ver = Verano, Gal = Galvez, Sn C = San Cayetano, Tem = Temporalera

La ER es importante en suelos de baja fertilidad, esta ER puede ser usada en los programas de selección, especialmente cuando los trigos crecen en condiciones drásticas de disponibilidad de nutrientes, porque además de describir la habilidad de la planta para obtener el nutrimento, esta medida da una indicación de la fineza y estructura del sistema radical y su habilidad para explorar el suelo (Jones *et al.*, 1989). Por lo que se puede considerar que los genotipos que presentan una eficiencia alta (IE y UE) se debe en parte a que su raíz tiene la capacidad de obtener más nutrimento, comparado con el de los otros genotipos.

Diferencias significativas se encontraron únicamente para fósforo en la segunda fase para la razón de eficiencia de la raíz.

Para reforzar lo encontrado con el ER se determinó la eficiencia de la raíz por medio del RUE, que es un parámetro para evaluar la absorción del nutrimento (Soon, 1992) en donde se representa la cantidad de elemento translocado al vástago por unidad de peso de raíz, los resultados encontrados ratifican a Berros como genotipo con baja absorción de nitrógeno y fósforo (cuadro 12), mientras Temporalera y San Cayetano son los de mejor absorción de nitrógeno y fósforo respectivamente.

La alta absorción de nitrógeno y la producción de materia seca durante el principio del crecimiento se relaciona con una alta tolerancia al estrés de nitrógeno (Heuberger *et al.*, 1994). Una alta eficiencia en la absorción a mostrado ser el más importante factor que contribuye a la eficiencia en el uso de nitrógeno bajo condiciones de deficiencia (Heuberger *et al.*, 1994), por lo cual se confirma que San Cayetano es en realidad un genotipo con eficiencia alta.

La mejor absorción de fósforo por parte de San Cayetano se explica por su origen, ya que al ser un genotipo criollo de una zona en que predominan suelos con características Andicas y altos % de retención de fósforo, este genotipo presenta una gran habilidad para absorberlo, producto de su mejor desarrollo de su raíz.

El RUE es un buen indicador de la eficiencia de la raíz en la absorción de nutrimentos, especialmente si la eficiencia es considerada en relación al desvío de asimilados a la raíz (Soon, 1992) y su posterior expresión en desarrollo de biomasa. La variabilidad del RUE se debe principalmente al efecto del genotipo, esto queda confirmado con los resultados obtenidos.

La eficiencia de la raíz se complementó añadiendo un parámetro de importancia como lo es la longitud radical, con la variante que esta se tomo en base a su peso seco y longitud máxima alcanzada al momento de la cosecha, no se reporta como longitud real por no ser evaluada por un método que nos de esta como el Tennan. La eficiencia de la raíz en peso seco RUEs para nitrógeno fue mayor en San Cayetano, esto mismo ocurrió para fósforo (cuadro 12), en el caso de la menor eficiencia, esta fue para Berros en ambos nutrimentos. Comparado este parámetro con el RUE de nitrógeno, observamos que estos genotipos siguen siendo los de menor y mayor eficiencia.

Cuadro 12. Eficiencia del Trigo por longitud de raíz

Gen	RUEs						RUElf					
	---NRUEs---			----PRUEs----			----NRUElf----			----PRUElf----		
	---Ensayo---			----Ensayo----			----Ensayo----			----Ensayo----		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
Alt	0.091	0.025	0.0058	0.023	0.003	0.013	0.0248	0.0020	0.0134	0.0063	0.0003	0.0033
Berr	0.042	0.022	0.032	0.008	0.005	0.007	0.0019	0.0021	0.0020	0.0003	0.0055	0.0029
Ver	0.331	0.202	0.266	0.080	0.033	0.05	0.0261	0.0106	0.0183	0.0063	0.0017	0.0040
Gal	0.046	-	0.046	0.011	-	0.01	0.0029	-	0.0029	0.0007	-	0.0007
SnC	0.638	0.233	0.435	0.140	0.051	0.09	0.127	0.0332	0.080	0.0281	0.0073	0.0177
Tem	0.305	0.049	0.177	0.016	0.016	0.03	0.0053	0.0060	0.0056	0.0094	0.0020	0.0057

Alt = Altamirano, Berr = Berros, Ver = Verano, Gal = Galvez, Sn C = San Cayetano, Tem = Temporalera

Al evaluar la eficiencia de la raíz pero ahora en peso fresco (RUElf), encontramos que en ambos nutrimentos, San Cayetano es el de mejor eficiencia (0.080 y 0.017), mientras la menor corresponde a Berros en N (0.0021) y P (0.0029). Al comparar la eficiencia de la raíz con peso seco, con la de peso fresco se encuentra gran similitud y refuerzan lo encontrado con el RUE, reforzando que estos genotipos presentan diferencias que se atribuyen a la respuesta de su raíz a condiciones de deficiencia.

La longitud de la raíz (*Lra*), en el genotipo Altamirano presenta el menor valor (32.42), mientras Galvez el mayor, por contar solo con un valor (fase 1) comparado esto con los parámetros de eficiencia de la raíz no se encuentra relación que indique la existencia de similitud entre el genotipo con mayor *Lra* y mayor eficiencia. San Cayetano mantuvo una longitud media lo cual indica que la extensión de la raíz no juega un papel importante en la eficiencia.

Cuadro 13. Longitud radical y cambio de pH en solución

	Longitud de raíz y pH en trigo					
	Longitud de raíz		X	PH		X
Altamirano	44.95	19.90	32.42	0.28	0.52	0.4
Berros	57.95	18.13	38.04	0.20	0.36	0.28
Verano	51.33	17.99	34.66	0.25	0.21	0.23
Galvez	57.5	-	57.5	0.29	-	0.29
San Cayetano	44.12	26.5	35.31	0.11	0.35	0.23
Temporalera	58.29	31.91	45.1	0.14	0.10	0.12

Para el pH (cuadro 13), en donde se presentan los valores de la diferencia del inicial con el final, no se encuentra relación con los parámetros de eficiencia, lo que puede hacer pensar que la modificación del pH y la *Lra* no están jugando un papel definitivo en la eficiencia de la raíz.

Triticale

Para Eronga la acumulación de N fue mayor en promedio, la menor acumulación la presentó Secano (cuadro 14). En la segunda fase, San Lucas tiene la mayor acumulación (10), pero en el promedio de los dos ensayos se encuentra debajo de Eronga. Al efectuar el ANOVA se tiene que estadísticamente San Lucas y Lamb-2 son significativamente diferentes a los genotipos mejorados.

Cuadro 14. Acumulación y producción de biomasa del Triticale en solución nutritiva completa

Genotipo	—Acumulación N—		-----Acumulación P-----		-----Biomasa-----	
	-----mg/ planta/ trat-----					
	----Ensayo----		----Ensayo----		----Ensayo----	
	1	2	1	2	1	2
Cananea	20.2 a	4 b	35 a	16 b c	0.503 a	0.11 b
Eronga	20.6 a	5 b	54 a	10 b c	0.753 a	0.13 b
Secano	14.5 a	2 b	36 a	1.0 c	0.495 a	0.06 b
Alamos	19.7 a	4 b	45 a	10 b c	0.692 a	0.11 b
Lamb-2	16.5 a	9 a	41 a	23 b a	0.637 a	0.23 a
San Lucas	13.2 a	10 a	31 a	28 a	0.431 a	0.29 a

Tukey $\alpha=0.05$

En P Eronga tuvo el valor mayor de acumulación para la fase uno (54), mientras en la segunda, San Lucas (28), Secano en ambas tiene el menor valor de acumulación P (cuadro 14).

La razón por la cual se obtuvieron estos resultados se explica por la variabilidad que presentan los genotipos y factores ambientales diferentes en los dos experimentos (Gahoonia, 1996) como temperatura, intensidad de luz (fotoperiodo), que influyen en la adquisición de P, su posterior acumulación y producción final de biomasa. Aun cuando Wild *et al.*, 1990; Gahoonia 1996, menciona que la selección de genotipos bajo condiciones controladas en cultivos hidropónicos reduce los efectos ambientales, en nuestro caso no se cumple esta situación por no contar con las condiciones adecuadas para el manejo de temperatura e intensidad lumínica, características que Wild *et al.*, 1990 si mantiene controladas.

En producción de biomasa Lamb-2 tiene el mayor promedio de los ensayos (cuadro 14), mientras Secano el menor. El análisis estadístico marca diferencia entre genotipos para las dos fases.

Maidl *et al.*, 1996 encontró diferencias en la producción de biomasa debidas a condiciones ambientales (alta radiación y lluvia) en trigo, en la primera se trabajo con una intensidad de luz menor a la que se presenta para la segunda fase, por lo que se ratifica que los factores ambientales afectan o contribuyen en el desarrollo de los genotipos especialmente si estos son sensibles a estas condiciones.

De acuerdo a los resultados de producción de biomasa se confirma que la respuesta de un genotipo en su productividad se relaciona ampliamente con el ambiente en que se desarrolla (Ocampo *et al.*, 1996), por lo que la elección de un triticale de acuerdo a su producción de biomasa deberá de contemplar este aspecto.

Eficiencia

El índice de eficiencia de N (IEN), tiene respuesta diferente en ambos ensayos. En el promedio, Eronga fue el mayor, mientras que la menor corresponde a Cananea (cuadro 15), por presentar un efecto de dilución, debido a una menor acumulación de nutrimento en mayor biomasa (ver apandice), marcando a Secano como la de menor eficiencia de N.

Los genotipos mostraron diferencia significativa en la eficiencia del ensayo uno, Eronga tiene una respuesta estadística diferente a Cananea, mientras en la segunda San Lucas con Secano (cuadro 15), en promedio Eronga y Lamb-2 son los de mayor eficiencia mientras Secano tiene menor eficiencia para N.

Cuadro 15. Estimación de la eficiencia de uso en Triticale con aporte completo de nutrimentos

Gen	Eficiencia de Uso						Eficiencia en utilización					
	IEN			IEP			NUE			PUE		
	Ensayo			Ensayo			Ensayo			Ensayo		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
Can	13.22 b	3.25 bc	8.23	72.11 a	12.57 a	42.34	23.96 a	19.97 ab	21.96	125.3 a	42.36 ab	83.86
Ero	27.5 a	3.35 bc	15.42	104.39 a	16.85 a	60.62	32.08 a	19.11 ab	25.59	123.0 a	101.4 a	112.2
Sec	16.81 ab	1.61 c	9.2	67.77 a	30.20 a	48.98	30.07 a	17.84 b	23.96	122.4 a	5.45 b	63.92
Ala	24.34 ab	2.79 bc	13.56	106.03 a	13.06 a	59.54	30.65 a	18.93 ab	24.79	136.3 a	40.09 ab	88.22
L-2	24.75 ab	5.54 ab	15.14	98.97 a	23.09 a	61.03	33.60 a	18.48 ab	26.04	135.8 a	69.61 ab	102.7
SL	14.13 ab	8.48 a	11.3	58.39 a	29.68 a	44.03	29.09 a	22.85 a	25.97	116.3 a	74.07 ab	95.2

Can= Cananea, Ero = Eronga, Sec = Secano, Ala = Alamos, L-2 = Lamb-2, SL = San Lucas

En Fósforo la eficiencia mas alta en la primera fase es para Alamos (106.03), en la segunda Secano presenta el mejor valor de eficiencia con 30.20, esto debido a un efecto de dilución, la

menor acumulación correspondió a San Lucas en la primera y en la segunda a Alamos. Estadísticamente no se presenta diferencia significativa.

Los resultados encontrados confirman que los componentes que determinan la potencialidad de la producción de un cultivo son principalmente el clima y los factores edáficos (Gomez y Muñoz, 1996), ya que estos ejercen una influencia notable en la respuesta de los genotipos, observando esta situación en los resultados de cada ensayo.

De acuerdo con Bertholdsson y Stoy, 1995 la influencia ambiental es el mayor causante de la variación en la concentración de proteína en el grano, por lo que si se seleccionara a un genotipo por su alta concentración de proteína en los triticales se tendría el problema de elegir cual por la variación en los resultados obtenidos en los dos experimentos por los factores antes mencionados.

Para UE de nitrógeno se encontró más eficiente a Lamb-2, debajo de este San Lucas y Eronga, mientras el menor correspondió a Cananea, para este genotipo se presentó nuevamente un efecto de dilución al igual que en el IE, por lo que se considera como menos eficiente a Secano. Para fósforo el UE de Secano si presenta el menor valor, mientras Eronga en esta ocasión es el de mayor eficiencia, seguido por Lamb-2.

A diferencia de lo ocurrido con los trigos, en triticales los resultados de UE presentan cierta similitud con los del IE, en donde se presentan como eficientes Eronga y Lamb-2 e ineficientes a Secano y Cananea.

Los genotipos que se encontraron como eficientes o ineficientes (los antes mencionados) en las dos fase para ambos nutrimentos presentan el mismo comportamiento, lo que ratifica la calidad de cada uno y la forma o método para evaluar la eficiencia de un genotipo puede dar resultados muy similares.

Estadísticamente la primera fase no muestra diferencias significativas para ambos nutrimentos, pero en el segundo, San Lucas es significativamente diferente a Secano en Nitrógeno. En fósforo Secano muestra diferencias principalmente con Eronga.

Al comparar los resultados con lo expuesto por Paponov *et al.* (1996), se cataloga a Lamb-2 como eficiente en la asimilación de nitrógeno y a Eronga en fósforo, tomando en cuenta el promedio de los ensayos.

Parámetros de raíz

La R/V determinada (cuadro 16), presentó a Secano con mayor valor (0.282), al comparar esto con los Valores de eficiencia se observa porque se considera un genotipo ineficiente, ya que presenta un mayor desarrollo de raíz con respecto al del vástago. Por otra parte San Lucas es el de menor R/V, aun cuando no se encuentra como el de mejor eficiencia, es el de mayor desarrollo de la raíz con respecto al del vástago.

Cuadro 16. Estimación de la razón raíz-vástago al Nitrógeno y Fósforo en Triticale en solución nutritiva completa

	R/V triticale		
	Ensayo 1	Ensayo 2	X
Cananea	0.1011 b	0.3951 abc	0.245
Eronga	0.0911 cd	0.3761 abc	0.226
Secano	0.0879 d	0.4642 a	0.282
Alamos	0.0875 d	0.4281 ab	0.251
Lamb-2	0.0982 bc	0.3231 bc	0.21
San Lucas	0.1197 a	0.2708 c	0.194

El análisis estadístico muestra a San Lucas con diferencias significativas en ambos ensayos, destacando principalmente las de la fase uno siendo un genotipo con diferencias considerables en su comportamiento (desarrollo) en cada experimento, lo que ratifica la influencia de los factores ambientales en el desarrollo y capacidad biológica de la planta para desarrollarse ante condiciones adversas clima.

Bowen y Zapata (1991) consideran la alta translocación de los nutrientes absorbidos al vástago como una estrategia importante de la planta para un mejor desarrollo, con los valores reportados de R/V se considera a los genotipos de baja R/V como los de mejor translocación de nutrientes absorbidos, con esto se confirma que San Lucas es el genotipo que aun con la influencia de los factores ambientales de la fase uno presenta un desarrollo adecuado del vástago con respecto a la raíz, clasificándose como eficiente.

El efecto de los factores ambientales se presentó, en esta ocasión para ER (eficiencia de la raíz para absorber nitrógeno), con el menor valor para San Lucas y el mayor para Cananea (cuadro 17). En Cananea la diferencia fue mejor por lo cual se tiene como el más alto, pero no es el genotipo con mejor eficiencia por el efecto de dilución. Para fósforo Secano presento el menor valor y Lamb-2 el mayor.

Cuadro 17. Eficiencia de la raíz del Triticale al nitrógeno y fósforo

Gen	-----Eficiencia de la raíz en el absorción-----						-----Eficiencia de la raíz en la translocación-----					
	-----NER-----			-----PER-----			-----NRUE-----			-----PRUE-----		
	--- Ensayo---			--- Ensayo---			--- Ensayo---			--- Ensayo---		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
Can	0.392 a	0.092 a	0.242	0.069 ab	0.024 ab	0.046	0.2018 a	0.0111 b	0.106	0.0349 c	0.0029 b	0.0189
Ero	0.301 a	0.106 a	0.203	0.079 ab	0.0212 b	0.050	0.2266 a	0.0142 b	0.120	0.0597 a	0.0028 b	0.0312
Sec	0.334 a	0.090 a	0.212	0.083 a	0.0057 c	0.044	0.1658 a	0.0061 b	0.085	0.041 bc	0.0038 b	0.0207
Ala	0.324 a	0.097 a	0.211	0.074 ab	0.0204 b	0.047	0.2250 a	0.0110 b	0.118	0.051 ab	0.0023 b	0.0270
L-2	0.266 a	0.130 a	0.198	0.067 ab	0.030 ab	0.051	0.1685 a	0.0299 a	0.099	0.042 bc	0.0071 a	0.0247
SL	0.254 a	0.127 a	0.190	0.062 b	0.0361 a	0.049	0.1110 a	0.0369 a	0.073	0.0266 c	0.0105 a	0.0185

Can= Cananea, Ero = Eronga, Sec = Secano, Ala = Alamos, L-2 = Lamb-2, SL = San Lucas

El análisis estadístico no mostró diferencias para nitrógeno, pero en fósforo se presentaron estas, siendo Secano y San Lucas diferentes en los dos experimentos.

La evaluación de RUE dio a San Lucas como el genotipo con el menor valor (0.073) para nitrógeno, lo que supone a este genotipo como el que transloca menos nutrimento al vástago, pero el resultado se ve influido principalmente por el valor de la primera fase, en donde si es menor el RUE, el mayor valor correspondió a Eronga (cuadro 17)

En fósforo el RUE se presenta esta situación nuevamente, lo cual confirma el efecto de los factores ambientales sobre el desarrollo de este genotipo.

Batten, 1992 encontró que la absorción y utilización del fósforo en la producción están influenciadas por el genotipo y los factores que afectan la eficiencia, incluyendo temperatura del suelo (Batten, 1992) y fecha de siembra, este último factor es el que afecta considerablemente las condiciones del desarrollo del genotipo en la primera etapa.

La eficiencia en la absorción y utilización de nitrógeno en la producción requieren que los procesos asociados con la propia absorción del nutrimento por parte de la raíz, como la translocación, asimilación y redistribución de N operen efectivamente (Isfan *et al.*, 1994). La contribución relativa de estos procesos a las diferencias genéticas en el uso eficiente del nutrimento pueden variar entre poblaciones y entre ambientes, incluyendo suministro del elemento, de aquí la importancia de caracterizar la eficiencia en el uso del nutrimento en términos de relacionar las variaciones en la mayoría de los procesos envueltos en la absorción (Moll *et al.*, 1982), para nuestra primera fase los resultados de eficiencia no son los que habría de esperarse, para la segunda están de acuerdo a lo esperado y se confirman estas diferencias con las evaluaciones de parámetros como la R/V, ER y la propia RUE,

que involucran factores que influyen en la eficiencia para absorber nutrimento y que determinaran la eficiencia de uso de nutrimentos en especial del nitrógeno.

Las diferencias en la absorción pueden influir en la producción de biomasa (Paponov *et al.*, 1996), esta producción de biomasa puede determinar la habilidad de la planta para absorber el nutrimento (Wu y Tao, 1995), por lo que es importante determinar la absorción de nutrimentos en términos de biomasa producida por unidad de nutrimento absorbido, para San Lucas estas diferencias quedan marcadas en la primera fase.

En el ensayo dos, se encontró para nitrógeno y fósforo que los genotipos San lucas y Lamb-2 muestran diferencias significativas, Eronga es diferente a San Lucas y Cananea en fósforo de la fase uno.

El RUEls de Secano presentó la menor eficiencia (0.0100) para nitrógeno y fósforo (0.0018), mientras la mayor se ve influenciada por las condiciones prevalecientes en ambos experimentos, siendo mayor Lamb-2 es mayor en nitrógeno y fósforo (cuadro 18).

Cuadro 18. Eficiencia del Triticale por longitud de raíz

Gen	PRUEls						PRUElf					
	---NRUEls---		X	----PRUEls----		X	----NRUElf----		X	----PRUElf----		X
	1	2		1	2		1	2		1	2	
Can	0.022	0.012	0.017	0.0038	0.0049	0.0043	0.050	0.011	0.031	0.0088	0.0046	0.0067
Ero	0.029	0.012	0.021	0.0076	0.0025	0.0051	0.060	0.020	0.040	0.0159	0.0040	0.0099
Sec	0.013	0.008	0.010	0.0033	0.0004	0.0018	0.024	0.013	0.018	0.0059	0.0006	0.0033
Ala	0.027	0.010	0.018	0.0062	0.0025	0.0043	0.052	0.011	0.032	0.0119	0.0029	0.0074
L-2	0.023	0.019	0.021	0.0058	0.0050	0.0054	0.057	0.036	0.046	0.0143	0.0092	0.0117
SL	0.015	0.020	0.017	0.0035	0.0058	0.0046	0.024	0.035	0.029	0.0057	0.0099	0.0078

Can = Cananea, Ero = Eronga, Sec = Secano, Ala = Alamos, L-2 = Lamb-2, SL = San Lucas

Con el RUElf Lamb-2 es más eficiente para ambos nutrimentos (cuadro 19), el menor valor es para Secano. De acuerdo a Soon, (1990), San Lucas sería el de menor eficiencia en la fase uno, con los valores de ambos parámetros Secano es el menor, esto ocasionado por una baja eficiencia radical.

San Lucas presentó la mayor **Lra** (cuadro 20), aun cuando este genotipo no es el de mejor eficiencia, por otra parte Secano confirma su baja eficiencia.

Cuadro 19. Longitud radical en Triticale y cambio de pH en solución

	Longitud de raíz y pH en triticale					
	Longitud de raíz		X	pH		X
Cananea	46.12	15.39	30.75	0.22	0.31	0.26
Eronga	48.49	19.08	33.78	0.08	0.20	0.14
Secano	47.12	7.5	27.31	0.21	0.56	0.38
Alamos	46.95	19.33	33.14	0.33	0.25	0.29
Lamb-2	43.72	34.03	38.87	0.13	0.18	0.15
San Lucas	45.24	37.5	41.37	0.14	0.13	0.13

En el pH, el cual es la diferencia entre el inicial y final (ver apéndice), Secano tiene el mayor valor, comparando esto con los parámetros de raíz, Secano presenta un cambio en su pH para tener un mejor uso de la raíz, para absorber nutrientes. Por otra parte, San Lucas es el de menor pH pero posee mejores características para su desarrollo.

Maíz.

En Maíz la mayor acumulación de nitrógeno en los dos ensayos correspondió a V-23 (cuadro 20), mientras el criollo Negro se mantuvo con el menor valor en promedio, en el análisis estadístico no se encontró diferencia significativa.

Cuadro 20. Acumulación y producción de biomasa del Maíz en solución nutritiva completa

Genotipo	---Acumulación N---		-----Acumulación P-----		-----Biomasa-----	
	-----mg planta ⁻¹ tratamiento ⁻¹ -----					
	-----Ensayo----		-----Ensayo-----		-----Ensayo----	
	1	2	1	2	1	2
Pico de gorrión	25 a	21 a	5.2 a	5.9 a	0.716 a	0.45 a
Negro	20 a	13 a	4.5 a	3.6 a	0.549 a	0.28 a
V-23	38 a	30 a	5.4 a	6.7 a	1.040 a	0.67 a
V-105	26 a	25 a	5.1 a	6.9 a	0.729 a	0.56 a
H-28	26 a	11 a	5.2 a	2.0 a	0.755 a	0.23 a
H-135	22 a	16 a	4.7 a	3.9 a	0.640 a	0.34 a

*Tukey*α=0.05

La acumulación de Fósforo de V-23 nuevamente fue mayor en promedio, solo se encontró debajo de V-105 en la segunda fase, algo similar ocurrió con Negro y H-28 (cuadro 20), estadísticamente no existen diferencias significativas.

Los resultados obtenidos confirman lo reportado en la literatura, en donde se menciona que los genotipos de maíz mejorado presentan una mejor respuesta en la acumulación de nutrimentos. Arnon (1975), encontró también que los genotipos híbridos acumulan más fósforo, esto debido a una mejor respuesta genética por parte de la planta.

La biomasa presentó un comportamiento similar a la acumulación, con V-23 como el genotipo con el mejor promedio (cuadro 20), mientras Negro se encuentra con el menor valor (0.28). Estadísticamente los genotipos no presentan diferencias.

Las diferencias genéticas en la capacidad para absorber y producir materia seca se establecen claramente entre variedades criollas y mejoradas Heuberger *et al.* (1994), en las dos fase de experimentación estas diferencias fueron muy claras, con la respuesta diferente entre las variedades.

Clark (1990), encontró diferencias entre genotipos para absorber nitrógeno, de acuerdo con esto la alta producción de biomasa del genotipo V-23 se debe a su capacidad para absorber nitrógeno del medio, teniendo un mejor desarrollo.

La alta absorción de nitrógeno y producción de materia seca durante el principio del crecimiento se relaciona a la tolerancia al estrés de nitrógeno, por lo cual es de esperarse que el genotipo V-23 presente una tolerancia al estrés, causado por una deficiencia de nitrógeno, característica importante a tomar en cuenta si se trata de cultivar en un suelo con este problema.

Para los dos nutrimentos se confirmó lo expuesto por Clark (1990), en donde los genotipos híbridos de maíz producen más materia seca y absorben mayor cantidad de nutrimento que los criollos, en condiciones de abastecimiento adecuado.

Los rendimientos de maíz varían entre y dentro de las regiones agrícolas, debido a que las plantas responden a la heterogeneidad de los factores que influyen sobre el proceso de producción de biomasa (Valdéz *et al.*, 1997), seleccionar genotipos capaces de educarse a estos factores es de gran importancia.

EFICIENCIA.

En cuanto a eficiencia de N (IE), V-23 es el de mayor valor (21.73), mientras el criollo Negro fue el menos eficiente (10.37), los demás genotipos mantuvieron una eficiencia media con valores cercanos entre ellos. El otro criollo que se empleo, mantiene una eficiencia con cierta igualdad a los antes mencionados.

Cuadro 21. Estimación de la eficiencia de uso en Maíz con aporte completo de nutrimentos

Gen	-----Eficiencia de Uso-----						-----Eficiencia en utilización-----					
	-----IEN-----			-----IEP-----			-----NUE-----			-----PUE-----		
	-----Ensayo-----			-----Ensayo-----			-----Ensayo-----			-----Ensayo-----		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
PG	20.10 ab	9.8 a	14.95	97.62 b	35.20 a	66.4	18.89 a	19.06 a	18.97	88.83 a	52.21 a	70.52
Negro	14.64 b	6.12 a	10.37	201.4 a	22.98 a	44.8	19.54 a	19.13 a	19.33	96.61 a	56.70 a	76.65
V-23	28.55 a	14.92 a	21.73	66.63 b	66.77 a	66.7	20.02 a	20.22 a	20.12	138.4 a	69.47 a	103.9
V-105	20.46 ab	12.78 a	16.61	106.5 ab	45.88 a	76.2	19.65 a	19.11 a	19.38	111.0 a	49.75 a	80.38
H-28	21.39 ab	4.74 a	13.06	111.4 ab	26.97 a	69.22	20.93 a	18.42 a	19.67	108.1 a	75.67 a	91.85
H-135	18.14 ab	6.79 a	12.55	90.28 b	30.37 a	60.32	19.94 a	18.24 a	19.09	85.5 a	58.44 a	71.97

PG = Pico de gorrión

Diferencias significativas no se encontraron en la eficiencia de ambos nutrimentos en la segunda fase, que señalen a un genotipo con eficiencia superior o menor a otro, en el primero V-23 es significativamente diferente a Negro para nitrógeno.

Para la eficiencia al P, V-23 ocupó el valor mas alto (134.08), la menor eficiencia corresponde a Negro (cuadro 21).

Los resultados de eficiencia para ambos nutrimentos concuerdan con la acumulación, por lo que se esperaría que la eficiencia de un genotipo, dependerá de la acumulación del nutrimento marcando a V-23 como eficiente y a Negro como ineficiente.

La eficiencia de uso para nitrógeno (NUE), en su valor mas alto correspondió a V-23 (20.12) y en fósforo (103.97), genotipo con altos IE, mientras Pico de Gorrión con ambos nutrimentos fue el menor y no Negro como habría de esperarse (cuadro 21).

Estadísticamente no se presentan diferencias en la eficiencia para absorber nutrimentos.

Parámetros de raíz

La menor R/V correspondió a V-23 (cuadro 22), lo que concuerda con ambos parámetros de eficiencia (IE y UE), H-135 tiene el mayor valor, genotipo que con ambos parámetros de eficiencia se encuentra como ineficiente (solo arriba del más bajo). El genotipo Negro presentó una R/V media.

No se encontraron diferencia significativa en el análisis estadístico.

Cuadro 22. Estimación de la razón raíz-vástago al Nitrógeno y Fósforo en Maíz en solución nutritiva completa

	R/V maíz		
	Ensayo 1	Ensayo 2	X
P Gorrión	0.5232 a	0.4443 a	0.457
Negro	0.3661 a	0.4468 a	0.425
V-23	0.3984 a	0.3854 ab	0.407
V-105	0.4442 a	0.3965 a	0.407
H-28	0.3921 a	0.4723 a	0.416
H-135	0.4909 a	0.6537 a	0.555

Con lo encontrado en el R/V se confirma a Negro como ineficiente en la asimilación de fósforo y con poca capacidad para absorber fósforo del medio, lo que ocasiona una baja habilidad para translocarlo a las partes en donde lo necesita (vástago), resultado confirmado con la R/V.

El valor de **ER** (eficiencia de la raíz para absorber nutrimentos) de H-135 (cuadro 23), confirman a este como ineficiente, ya que la habilidad de su raíz para absorber nutrimento del medio es menor a la de los otros genotipos.

Para el valor mas alto de **ER** en nitrógeno se encontró a V-23 (0.1133), en fósforo no fue así, este correspondió a Negro (0.0262), esto se debe a que es un criollo, en donde se presentan problemas por disponibilidad del elemento por los altos porcentajes de retención, su raíz tiene una mejor respuesta para adquirir el nutrimento del medio.

Al analizar estos resultados queda claro que se presentan diferencias y se confirma lo expuesto por Arnon (1975) y Clark (1990), en donde los genotipos mejorados tienen un mejor desarrollo y acumulación de elementos que los criollos, debido a mejores características de la raíz para la obtención del nutrimento.

Cuadro 23. Eficiencia de la raíz del Maíz al nitrógeno y fósforo

Gen	-----Eficiencia de la raíz en el absorción-----						-----Eficiencia de la raíz en la translocación-----					
	-----NER-----			-----PER-----			-----NRUE-----			-----PRUE-----		
	---Ensayo---			---Ensayo---			---Ensayo---			---Ensayo---		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
P G	0.0778 a	0.1042 a	0.0911	0.0156 a	0.0294 a	0.022	0.0525 a	0.1043 a	0.0784	0.0100 a	0.0294 a	0.019
Negro	0.1166 a	0.1051 a	0.1109	0.0248 a	0.0277 a	0.026	0.0701 a	0.1051 a	0.0876	0.0149 a	0.0277 a	0.021
V-23	0.1069 a	0.1198 a	0.1133	0.0146 a	0.0268 a	0.020	0.1152 a	0.1198 a	0.1175	0.0158 a	0.0268 a	0.021
V-105	0.0958 a	0.1140 a	0.1049	0.0167 a	0.0317 a	0.024	0.0733 a	0.1140 a	0.0937	0.0127 a	0.0317 a	0.022
H-28	0.1064 a	0.1069 a	0.1066	0.0199 a	0.0191 a	0.019	0.0879 a	0.1069 a	0.0974	0.0161 a	0.0189 a	0.017
H-135	0.0836 a	0.0790 a	0.0813	0.0200 a	0.0189 a	0.019	0.0467 a	0.0790 a	0.0629	0.0111 a	0.0111 a	0.015

P G = Pico de gorrión

En los dos ensayos no se presentan diferencias significativas en la eficiencia de la raíz para absorber nutrimentos.

Tomando en cuenta lo expuesto por Paponov *et al.* (1996) V-23, seria el más eficiente en la asimilación de nitrógeno, mientras Negro el mejor para fósforo, aun cuando este genotipo para el IE es ineficiente, se explica esta eficiencia en relación a su raíz y alta capacidad para absorber el nutrimento.

En la determinación de **RUE** V-23 fue mayor (0.1175) en nitrógeno, lo cual indica una buena translocación, reflejada en alta biomasa y eficiencia, por otra parte H-135 fue el de menor absorción (0.0629). Para fósforo V-23 no fue mejor pero se encuentra ligeramente abajo de V-105 y nuevamente H-135 ocupa el último lugar (cuadro 23).

El tener a H-135 como el de menor valor de RUE en ambos nutrimentos, indica que este genotipo tiene mayor dificultad para absorber y translocar los nutrimentos, pero su capacidad para utilizarlos supera a Negro, expresado esto en la eficiencia.

Clark (1990), también encontró diferencias entre genotipos en su habilidad para absorber y translocar nutrimentos reflejado en su producción, confirmándose la importancia de evaluar la eficiencia radical como un criterio más de selección.

Nuevamente no se presentaron diferencias significativas en los dos nutrimentos.

La eficiencia en la absorción a mostrado ser el más importante factor que contribuye en la eficiencia de uso de N bajo condiciones de deficiencia (Heuberger *et al.*, 1994). Esto concuerda con los resultados obtenidos, ratificándose que el genotipo con mejor absorción es el de mejor uso de nutrimento. Estas diferencias en la capacidad para absorber y producir materia seca se establecen claramente entre variedades criollas y mejoradas (Heuberger *et al.*, 1994).

Para el genotipo V-23, su RUEs en nitrógeno y fósforo fue mayor en el promedio (cuadro 24), concordando esto con el RUE de nitrógeno y ligeramente con el fósforo, mientras que el menor valor lo presentó H-28 en P y Negro en N.

Cuadro 24. Eficiencia del Maíz por longitud de raíz

Gen	RUEs						RUEf					
	---NRUEs---			----PRUEs----			----NRUEf----			----PRUEf----		
	----Ensayo----			----Ensayo----			----Ensayo----			----Ensayo----		
	1	2	X	1	2	X	1	2	X	1	2	X
P G	0.0232	0.0214	0.022	0.0048	0.0060	0.0054	0.171	0.408	0.289	0.0356	0.0060	0.0208
Negro	0.0131	0.0087	0.010	0.0029	0.0024	0.0026	0.11	0.150	0.130	0.0029	0.0024	0.0026
V-23	0.0261	0.0399	0.033	0.0037	0.0089	0.0063	0.379	0.576	0.477	0.0037	0.0089	0.0063
V-105	0.0133	0.0255	0.019	0.0026	0.0070	0.0048	0.157	0.458	0.307	0.0026	0.0070	0.0048
H-28	0.0190	0.0077	0.013	0.0038	0.0014	0.0026	0.204	0.121	0.162	0.0038	0.0014	0.0026
H-135	0.0145	0.0149	0.014	0.0031	0.0036	0.0033	0.196	0.239	0.217	0.0031	0.0036	0.0033

P G = Pico de gorrión

El RUEf de V-23 es el mayor valor para N y P, confirmando su capacidad para absorber nutrimentos del medio. El genotipo Negro para NRUEf fue el de menor valor (0.130), para fósforo H-28 es el menor (0.0026), lo que confirma a Negro con mejor capacidad para tomar fósforo, por sus características genéticas (ser genotipo criollo, adaptado a suelos ácidos), cosa que no ocurre con el H-28.

H-135 presenta la mayor *Lra*, genotipo que en sus parámetros de raíz es poco eficiente, explicándose así que este genotipo necesita un mayor desarrollo de su raíz, mientras Negro presenta el menor valor (29.06).

Arnon (1975), noto que los cultivos mejorados presentan diferencias en su diseño radical y sugirió que estas diferencias pueden ejemplificar la respuesta nutrimental de la planta, también sugiere que estas diferencias entre los cultivos híbridos y los mejorados en su sistema radicular son uno de los factores que afectan la acumulación del elemento.

Cuadro 25. Longitud radical del Maíz y cambio de pH en solución

	Longitud de raíz y pH en maíz					
	Longitud de raíz		X		pH	X
P Gorrión	38.37	19.75	29.06	0.18	0.30	0.24
Negro	33.08	19.16	26.12	0.21	0.26	0.23
V-23	36.81	18.19	27.5	0.25	0.29	0.27
V-105	41.5	20.89	31.19	0.24	0.29	0.26
H-28	37.08	15.83	26.45	0.04	0.03	0.03
H-135	45.12	24.50	34.81	0.03	0.26	0.14

En el pH, V-23 es el mayor (0.27), lo cual indica que su raíz para poder tener un mejor desarrollo expresado en biomasa, mientras H-28 es el de menor (0.03).

Correlación de métodos.

Trigo

En trigo se encontró similitud en el índice de eficiencia (IE) en los genotipos eficiente e ineficiente, esto no ocurrió en la eficiencia fisiológica en el uso (UE), en la eficiencia de la raíz para absorber (ER), el Berros fue ineficiente como en el IE, en el eficiente se encontró a Temporalera.

El RUE (eficiencia en la absorción y translocación) de Berros nuevamente muestra a este como ineficiente, el eficiente correspondió a Temporalera y San Cayetano para nitrógeno y fósforo respectivamente.

El R/V no correspondió con los resultados de los demás parámetros, pero si se encontró que los genotipos que presentaban una eficiencia alta o baja, tenían un valor de R/V muy cercano al mayor o menor. En los dos parámetros que involucran la longitud radicular (RUEls, RUElf), San Cayetano fue el de mayor eficiencia, estos resultados confirman al este genotipo como el más eficiente.

El análisis de correlación el IEN presentó igualdad a los métodos de IEP, NER, NRUE y PRUE (cuadro 26); para el IEP el IEN, NER, NRUE y PRUE fueron los de alta relación.

Cuadro 26. Matriz de correlación entre los índices evaluados

		Correlaciones							
		<i>Trigo</i>							
	IEN	IEP	NUE	PUE	NER	PER	NRUE	PRUE	R/V
IEN	1.0	0.81	0.26	0.31	0.73	0.68	0.72	0.87	0.29
IEP	0.81	1.0	0.37	0.20	0.71	0.60	0.88	0.91	0.29
		<i>Triticale</i>							
IEN	1.0	0.6	0.73	0.53	0.51	0.75	0.67	0.88	0.7
IEP	0.6	1.0	0.32	0.51	0.18	0.51	0.52	0.53	0.45
		<i>Maíz</i>							
IEN	1.0	0.94	0.57	0.42	0.4	0.68	0.44	0.35	0.28
IEP	0.94	1.0	0.56	0.59	0.41	0.28	0.47	0.26	0.27

Triticale.

Las diferencias encontradas en cada uno de los experimentos no marca a un genotipo como eficiente con claridad, se puede suponer que dependiendo de la fecha de siembra sería la elección, para el IE se tiene a Eronga y Lamb-2 como eficientes para Nitrógeno y fósforo respectivamente, ocupando el sitio de ineficiente se encuentra Cananea por su efecto de dilución, con el UE Lamb-2 y Eronga son eficientes pero en este caso para Nitrógeno y fósforo, Cananea y Secano ocupan el sitio de ineficientes.

San Lucas, genotipo de triticale catalogado como avanzado no ocupa este lugar de eficiente, debido a los factores que influyeron en el desarrollo del primer experimento (factores ambientales, como el fotoperiodo y temperatura ambiental), de aquí que se tome en cuenta a estos factores como determinantes en la elección de un genotipo eficiente.

El R/V si se encontró a San Lucas como el mejor en la proporción de materia translocada al vástago y a Secano como el menos apropiado. Los parámetros de raíz nuevamente mostraron diferencias, tanto en el RUE como ER a San Lucas con la menor eficiencia en la fase uno, a Eronga como el de mayor RUE (N y P), Lamb-2 en el ER es el de mayor eficiencia. Estas diferencias se mostraron en los RUEls y RUElf para los eficientes, en los ineficientes Secano fue el que ocupó el primer lugar.

En el análisis de correlación se encontró similitud del IEN con el NUE, PER y PRUE, mientras el IEP no presentó correlación con los otros métodos.

Maíz.

Los maíces en su IE y UE mostraron al genotipo V-23 como el de mayor eficiencia, en el R/V como el de mejor proporción de material translocado al vástago y en los NRUE y NER como el mejor, en el RUElf también es el de mejor eficiencia, esto confirma a este genotipo como eficiente, por otra parte en el ineficiente se encuentran resultados variados pero el genotipo Negro aparece en ciertos parámetros como el menor.

Al efectuar el análisis de correlación, se encontró alta relación entre el IEN e IEP (cuadro 26).

RELACION DE NITRATO REDUCTASA Y FOSFATASA ACIDA, CON LA EFICIENCIA.

FOSFATASA ACIDA Ac-fa.

El papel de la fosfatasa ácida en la nutrición de las plantas generalmente se le asociado con la capacidad para hidrolizar fosfatos orgánicos del suelo con la consiguiente liberación de P orgánico (Borie *et al.*, 1985; Quisel *et al.*, 1996).

Numerosos estudios han encontrado un incremento de la actividad enzimática durante las primeras semanas (Borie *et al.*, 1985; Gabriel y Calderón, 1992; Vivanco, 1996) argumentando que se debe a un mayor requerimiento de P por parte del vegetal, encontrándose que durante las primeras semanas de crecimiento, el P orgánico en la solución del suelo decrece hasta en un 85% (Borie *et al.*, 1985), lo cual es consecuencia de la actividad enzimática. Se ha demostrado también que la actividad tiende a disminuir con la edad (Calderón y Gabriel, 1992; Vivanco, 1996) y el aumento del fósforo inorgánico.

La actividad fosfatásica, ha sido postulada como un mecanismo de adaptación a condiciones de estrés por deficiencia de P (Borie *et al.*, 1985; Marschner, 1995), argumentando que las plantas con alta actividad están mejor capacitadas para hacer uso de formas de fósforo menos disponibles.

En nuestro estudio, se trabajó con genotipos de los que ya se tenían datos de su actividad a diferentes edades (Vivanco, 1996) y dosis de fósforo (Córdoba, 1998). Estos resultados comparados con los encontrados en la eficiencia, muestran que los genotipos eficientes presentan un comportamiento enzimático alto, es decir la actividad alta se relaciona con una eficiencia de igual magnitud (cuadro 29).

La respuesta de las plantas en su actividad y eficiencia se relaciona con la capacidad que estas poseen, ya que es de esperarse que los genotipos ante una condición de carencia nutrimental, desarrollen o manifiesten mecanismos naturales de respuesta ante tal condición, dentro de estas condiciones la fosfatasa es de gran importancia, y la eficiencia es igualmente importante por ser una alternativa para el desarrollo del cultivo. Presentar ambas características en un genotipo es deseable, ya que puede utilizar la fosfatasa para obtener una mayor cantidad de nutrimento y después utilizar de manera eficiente esta cantidad, para completar su desarrollo.

En nuestros experimentos la dosis fue completa, con la finalidad de no enmascarar resultados, pero habría de esperarse que al variar la dosis de fósforo la respuesta de estos genotipos fuera muy similar a la encontrada y su actividad enzimática correspondiera con la eficiencia, ya que los genotipos eficientes, mostraron en trabajos anteriores un comportamiento en su desarrollo a diferentes dosis muy uniforme.

Cuadro 27. Actividad de la fosfatasa a diferentes edades en Trigo, triticale y Maíz.

	Actividad fosfatásica				
	45 días		41 días	48 días	
Galvez	15.50	Secano	10.26	Negro	17.44
San Cayetano	32.61	Lamb-2	31.27	V-105	22.0
		San Lucas	31.27		

$\mu\text{mol p-np/g mat fres hr}$

En los trigos, San Cayetano ha mostrado ser un genotipo con alta actividad enzimática, esto como resultado de su desarrollo en suelos con problemas con disponibilidad de P, como la que existe en Villa Victoria, de donde es originario, los cuales presentan deficiencias de fósforo.

De acuerdo a lo reportado por Córdoba *et al.* (1998), la alta eficiencia en un suelo de Ando por parte de San Cayetano, se relaciona con la actividad enzimática que desarrolla este genotipo como mecanismo de respuesta a la deficiencia del nutrimento (Córdoba, 1998).

Comparando estos antecedentes (Cuadro 29), con los resultados obtenidos se confirma la relación existente entre la eficiencia y la fosfatasa.

De los genotipos de triticale, San Lucas a sido ampliamente estudiado y la respuesta de su actividad enzimática se ha encontrado alta al estrés nutrimental por deficiencia de fósforo en suelos de Ando, utilizando como estrategia de adaptación la actividad de la fosfatasa (Zavala *et al.*, 1997). Córdoba en 1998 trabajo con este genotipo y encontró que su actividad fosfatásica era alta, aun cuando no encuentra a este con la mayor eficiencia, si menciona que se presenta dentro de los genotipos con mayor respuesta. Estos resultados fueron también encontrados en 1996 por Vivanco, lo cual confirman nuevamente la relación existente entre la actividad enzimática y la eficiencia en el uso del nutrimento.

Zavala *et al.* (1998), empleo a San Lucas en su estudio de actividad fosfatásica, encontrando que presentaba una respuesta considerable ante deficiencia del nutrimento, Zavala, no estimó la eficiencia de San Lucas, pero es de esperarse que sea alta por la concordancia que se han encontrado en los trabajos en los que se ha utilizado el genotipo.

Para maíz no se cuentan con suficientes valores de comparación, pero de acuerdo a lo reportado por Córdoba (1998), es de esperarse que la respuesta de un genotipo con alta actividad se relacione con una eficiencia de uso de igual magnitud, ya que con las especies de trigo y triticale se ha presentado esta situación en los genotipos que se detectaron como eficientes al uso del nutrimento.

Algunos autores como Marschner (1995), coinciden en que la actividad de la enzima fosfatasa ácida puede ser considerada como un criterio de fertilidad, y entre mas alta sea, se puede considerar a la planta como capaz de desarrollarse en ambientes en los cuales otras plantas presentarían síntomas de deficiencia nutrimental.

Ante esta situación habría de esperarse que los genotipos ineficientes presentaran síntomas de deficiencia, o que sus mecanismos de respuesta ante la limitante de fósforo se expresaran más, llegando a conjuntarse no solo uno, sino varios para contrarrestar los efectos provocados por la deficiencia, mientras los eficientes mantuvieran un desarrollo óptimo.

La actividad de la fosfatasa ácida por tanto se puede asociar con la eficiencia en que las plantas con mejores condiciones genéticas (eficientes), desarrollarán una mejor respuesta ante la falta de nutrimentos y la fosfatasa puede ser una de las formas mediante la cual la planta puede contrarrestar esa falta o carencia del elemento, en este caso el fósforo.

NITRATO REDUCTASA NR.

Ciertos estudios han incluido a la NR como un criterio de selección (Heuberger *et al.*, 1994). La selección de genotipos en base a una superiores actividad de la NR ha producido resultados variables (Clark, 1990), con relaciones significativas entre la actividad NR y el grano producido o el N en el grano, en cultivos de trigo y maíz (Clark, 1990). Estos y otros estudios han establecido que la NR es variable en los genotipos y especies (Moinneddin *et al.*, 1996) siendo un factor heredable.

La NR ha sido evaluada principalmente comparando dosis de NO_3^- en el medio y periodos de desarrollo, los resultados han mostrado que la actividad aumenta conforme se incrementa la dosis de NO_3^- (Rogozinski *et al.*, 1990) y disminuye conforme a su edad, siendo poco distinguible después de los 23 días de crecimiento en plantas de trigo y triticale (Rogozinski *et al.*, 1990), los coeficientes de correlación observados son altos entre la producción de materia seca y la actividad de la enzima, variando con el nivel de nitrato en el medio.

Considerando este punto, los genotipos que presentaron la mayor biomasa, son aquellos encontrados como eficientes, de acuerdo a los resultados obtenidos por los diferentes métodos evaluados, de aquí que se considere a la actividad de la NR con relación con la eficiencia.

Foy y Peterson (1994), observaron que la NR puede ser considerada como un criterio fisiológico en la selección de genotipos de trigo con alto contenido de proteína en grano presentándose alta correlación entre estas variables, en nuestros experimentos, no se evaluó proteína en grano, por la dificultad de mantener a las plantas hasta esa etapa de su desarrollo, pero fue determinado el contenido de proteína cruda, aun cuando no es la variable que se consideran Foy y Peterson (1994), se podría suponer que existiera una relación entre estas variables.

Autores como Langelaan y Troelstra (1992), encontraron una alta NR en las hojas de las plantas suministradas con nitrato, en tratamientos con NH_4NO_3 , la NR foliar se ha observado con una tendencia similar o solo poco menor a la de los tratamientos de nitrato. Esta combinación de la fuente Nitrato - Amonio a dado mejores resultados en la producción de plantas, especialmente si el nitrato es reducido en el vástago (Langelaan y Troelstra, 1992). Melzer *et al.*, 1989 encontró también esta relación, observando una considerable estimulación de la NR foliar por la fertilización combinada de NO_3^- y NH_4^+ , comparada con una cantidad similar de fertilizante nitrogenado en forma de nitrato. Este mejor desarrollo se debe a que la reducción del nitrato por el vástago se ha calculado en mas del 70% en las plantas con suministro de NH_4NO_3 siendo solo inhibida la NR por el amonio y/o productos de su asimilación (Langelaan y Troelstra, 1992).

En la raíz se ha observado un comportamiento similar al del vástago, con un decremento de la actividad con la edad y cantidad de NO_3^- en el medio (Langelaan y Troelstra, 1992).

Para nuestro estudio habría de esperarse que los genotipos con mejor respuesta presentaran una actividad de la NR alta comparada con la de los genotipos poco eficientes y que la NR se presentara también en mayor proporción en el vástago de acuerdo a lo expuesto por Langelaan y Troelstra, 1992.

Es de esperarse que los genotipos eficientes presenten una mayor respuesta de la enzima relacionada con la eficiencia, ya que los mayores procesos que conciernen a la eficiencia del N en los cereales son la absorción, reducción, translocación y acumulación del elemento (Clark, 1990). En los genotipos clasificados como eficientes, se encontró por lo general la mayor acumulación, absorción y translocación del nitrógeno, aun cuando la reducción no se evaluó, se puede suponer que esta seria también alta. Además de relacionar estos parámetros con la producción de materia seca (Rogozinski *et al.*, 1990), lo cual ratifica la suposición de que los genotipos eficientes son capaces de tener una alta actividad NR, la cual les permite tener un mejor desarrollo, expresado en rendimiento en materia seca y contenido de nutrimento alto.

La NR se esperaría a bajas concentraciones de nitratos en el medio, solo con actividad por parte de las células epidérmicas, mientras que a altas concentraciones las células corticales responderían y la distribución de los nitratos en la planta está directamente relacionada con la actividad de la enzima (Sandoval *et al.*, 1997).

Al igual que con la fosfatasa la nitrato reductasa se consideran como criterios de selección de genotipos, ya que se ha encontrado que ambas enzimas presentan relación estrecha con la eficiencia y además de ser consideradas por algunos autores como criterios de fertilidad.

Conclusiones.

Conforme a los resultados obtenidos en los dos experimentos se concluyó lo siguiente :

1. Los genotipos más eficientes fueron: San Cayetano en Trigo, de los Triticale Eronga y Lamb-2 en nitrógeno y fósforo respectivamente y el Maíz V-23.
2. Entre los genotipos que tuvieron menos eficiencia se encontraron en el Trigo Berros, el Triticale Secano y en Maíz Negro.
3. Los genotipos criollos y mejorados pueden presentar una eficiencia diferente.
4. La mejor eficiencia del trigo San Cayetano es debida a una capacidad genética más alta que la de los otros genotipos, esta capacidad puede ser el resultado de una mejor adaptación.
5. Existe una relación antagónica entre la eficiencia de los nutrimentos por parte de las especies.
6. La alta eficiencia de los genotipos de maíz mejorado es por el alto desarrollo genético.
7. La elección del método mas adecuado para la determinación de la eficiencia de un genotipo dependerá de la parte de la planta que se utilice con fines económicos, para una planta en la que el beneficio económico sea la raíz es mas adecuado la utilización de parámetros que involucren este factor (R/V, ER, RUE), si el objetivo es la parte aérea se debe emplear métodos en donde este el parámetro en la evaluación (IE, UE).
8. La evaluación de la eficiencia por diferentes métodos es adecuada para tener mejores resultados en la selección de genotipos.
9. La relación entre la eficiencia y la actividad enzimática ratifica la importancia de esta última en el proceso de absorción y utilización de nutrimentos.

RECOMENDACIONES

Para la selección de genotipos con alta eficiencia es recomendable la comparación de diferentes métodos con la finalidad de seleccionar realmente al genotipo eficiente y evitar caer en errores por el enmascaramiento de algún valor.

La elección de genotipos como eficientes o ineficientes debe contemplar todos los parámetros evaluados, considerando a este genotipo como el de los resultados más altos comparado con los valores de los otros genotipos.

El manejo de soluciones nutritivas deberá realizarse con el mayor cuidado para evitar la contaminación de esta, previniendo así tener resultados incorrectos.

El controlar el mayor número de variables que influyen en la característica a analizar es de gran ayuda y permite obtener resultados confiables.

Bibliografía.

- Abbes C., Parent L.E., Karam A. y Isfan D.** 1995: "Effect of $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ ratios on growth and nitrogen uptake by onions" *Plant and soil* 171:289-296.
- Adams M.A. y Pate J.S.** 1992 "Availability of organic and inorganic forms of phosphorus to lupins" *Plant and soil* 145: 107-113.
- Alagarwamy G., Gadner J.C. y Clark R.B.** 1988 "Measurement of instantaneous nitrogen use efficiency among pearl millet genotypes" *Crop Sci.* 28, 681-685.
- Anderson D.S., Teyker R.H. y Rayburn A.L.** 1991 "Nitrogen form effects on early corn root morphological and anatomical development" *journal of plant nutrition*, 14(11), 1255-1266.
- Arnon I.** 1975. "Mineral nutrition of maize" *International Potash institute, Switzerland*, p. 39-75.
- Baligar V.C., Duncan R.R. y Fageria N.K.** 1990. "Soli-plant interaction on nutrient use efficiency in plant: An overview". In *Crops as enhancers of nutrient use*. Baligar, BC. and Duncan RR Eds., Academic press Inc. 131-209.
- Barber S.A.** 1962 "A diffusion and mass flow concept of soil nutrient availability" *Soil Sci.* 93 39-49.
- Barbe S.A.** 1980 "Soil - Plant interactions in the phosphorus nutrition of plants". In: F. E. Khasaghehand, E. C. sample (ed) *The role of phosphorus in agriculture*. Amer. Soc. Agron. 591-615.
- Barber S.A.** 1984 "Soil nutrient bioavailability . A machanistic approach". *Jhon wiley*, New York.
- Batten G.D.** 1992 "A review of phosphorus efficiency in wheat" *plant and soil* 146: 163-168.
- Beck E., FuBeder A. y Kraus M.** 1989 "The maize root system in situ: evaluation of structure and capability of utilization of phytate and inorganic soil phosphates" *Zeuschrift fur pflanzenerndhrung und bodenkunde* 152, 159-162.
- Bertholdsson N.O. y Stoy V.** 1995 "Yields of dry matter and nitrogen in higly diverging genotypes of winter wheat in relation to N-uptake and N-utilization" *J. Agronomy and Crop Science* 175, 285-295.
- Bidwell R.** 1979. "Fisiología vegetal" *AGT Editor, S. A. México*, p. 125-140.
- Bloom A.J., Sukrapanna S.S. y Warner R.L.** 1992 "Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley" *Plant Physiol.* 99, 1294-1301.

- Borie F., Rubio R. y Moraga E.** 1985 "Actividad fosfatasa de raíces de trigo y su relación con P-Fertilizante y micorrizas VA" Cuarto simposio nacional de la ciencia del suelo, Valdivia (Chile) p. 1-11.
- Bórquez M. y Ortiz J.** 1996 "Respuesta del Trigo a la densidad de siembra y al primer riego de auxilio de fechas tardías, en el Valle del Yaqui, Son." XXVII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ciudad Obregon Sonora, p. 38.
- Bowen G.D. y Zapata F.** 1991 "Efficiency in uptake and use of nitrogen by plants". International Atomic Energy Agency, Viena, p. 53-78.
- Bremner, J. M.** 1965 "Total nitrogen". pp. 1149-1178. In C. A. Black (ed.), Methods of soil analysis. Part 2. Agronomy 9. American Society of Agronomy . Madison, Wisconsin.
- Calderon, L.M. y Gabriel, J.M.** 1994. "Evaluación de la influencia del fósforo sobre la actividad de la enzima fosfatasa ácida en distintos genotipos de trigo (*Triticum aestivum*) y triticale (*X Triticosecale* Wittmack) .Tesis para la licenciatura de biólogo. FES Zaragoza.
- Campbell W.** 1996. "Nitrate reductase biochemistry comes of age" Plant physiol. 111:355-361.
- Causin H.F. y Barneix A.J.** 1993 "Regulation of ammonium uptake in wheat plant: effect or root ammonium concentration and aminoacids" Plant soil, 151, 211-218.
- Clark R.B.** 1990. "Physiology of cereals for mineral nutrition uptake, use, and efficiency". In Crops as enhancers of nutrient use. Baligar, BC. and Duncan RR Eds., Academic press Inc. 131-209.
- Córdoba M. J., Vivanco, R. A. y Cruz, G.** 1997. "Eficiencia en nitrógeno y fósforo del triticale en andisoles e hidroponía". XXVIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Villahermosa, Tabasco, p. 70.
- Córdoba M. J.** 1998. "Efecto del P y N sobre la actividad de la enzima fosfatasa acida radical en trigo, triticale y maíz en dos suelos ácidos" Tesis para la licenciatura de biólogo. FES Zaragoza.
- Cruz C., Lips S.H. y Martins-Loucao M.A.** 1993 "Uptake of ammonium and nitrate by carob (*Ceratonia siliqua*) as effect by root temperature and inhibitors" Physiol plant 89, 532-543.
- Cruz F.G.** 1994. "Evaluación de la absorción de Fósforo de diferentes genotipos de Triticale y Trigo en suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo" Tesis de Maestría en Ciencias. C. P. Montecillo, Mex.
- Dennis D.** 1990. "Plant physiology, biochemistry & molecular biology" Longman Scientific and Technical.

- Devlin R.** 1980 "Fisiología vegetal" De. Omega, Barcelona, p. 55-115.
- Dias M.A. y Oliveira M.M.** 1987 "Nitratereductase and petiole nitrate as indicator of the nitrogen nutrition status of field grown sugar best" *Agron. Lusit* 42, 275-284.
- Dick W.A. y Tabatabai M.A.** 1984 "Kinetic parameters of phosphatases in soil and organic waste materials" *Soli sci.* 137:7-15.
- Dinkelaker B. y Marschner H.** 1992 "In vivo demon-stration of acid phosphatase activity in the rhizosphere of soil-grown plant" *Plant and soil* 144, 199-205.
- Donahue R.** 1981. "Introducción a los suelos y al crecimiento de las plantas" De. Prentice Hall Internacional, Colombia, p. 210-230.
- Duff S.M.G., Sarath G. y Plaxton W.C.** 1994 " The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism" *Physiologia plantarum* 90: 791-800.
- Duncan R.R. y Baligar V.C.** 1990."Genetics, breeding and pphysiologicalmechanisms of nutrient uptake and use efficiency: An overview". In *Crops as enhancers of nutrient use*, Baligar, BC. and Duncan RR Eds., Academic press Inc. p. 132-170.
- Engels C. y Marschner H.** 1996. "Effect of root zone temperature and shoot demand on nitrogen translocation from the roots to the shoot in maize supplied with nitrate o ammonium" *Plant physiol. Biochem.* 34(5), 735-742.
- Fan M.X. y Wan Q.L.** 1990 "Studies on the tolerance of rice varieties to phosphorus deficiency". In *Symposium Responses and tolerance mechanisms plants to adverse soil conditions*.
- Feil B., Thiraporn R., Geisler G. y Stamp P.** 1990. "Root traits of maize seedlings-indicadores of nitrogen efficiency" *Plant & Soil* 123, 155-159.
- Föhse D., Claassen N. y Jungk A.** 1991 "Phosphorus efficiency of plant. II Significance of root radius radius hairs and cation anion balance for phosphorus unflux in seven plant species" *Plant and soli* 123, 261-272.
- Foy C.D. y Peterson C.J.** 1994 "Acid soil tolerances of wheat lines selected for high grain protein content" *journal of plant nutrition*, 17(2&3), 377-400.
- Furlani C.A. y Filho U.J.** 1990 "Eficiencia na absorcao e na utilizacao de fosforo em solucao nutritiva". *Bragantia Campinas.* 49 (2): 413-423.
- Gahoonia T.S. y Nielsen N.E.,** 1996. "Variation in acquisition of soil phosphorus among wheat and barley genotypes" *Plant and Soil* 178:223-230.

- Gerloff G. C. y Gabelman H. W.** 1983 "Genetic basic of inorganic plant nutrition" In a Lächli y Bieleski (eds). Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of plant physiology, New series, vol 15b. Springer-verlag New York, 453-480.
- Gómez J. y Muñoz R.** 1996 "Evaluación de la potencialidad de producción de maíz bajo condiciones de temporal en Valparaiso Zac." XXVII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ciudad Obregón Sonora, p. 98.
- González G. y Gutiérrez M.** 1996. "Aplicación de fertilizantes y estimulantes foliares para incrementar productividad en trigo, Valle del Yaqui, Sonora". XXVII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ciudad Obregón, Sonora, p. 69.
- Gourley C.J.P., Allan D.L. y Russelle M.P.** 1994 "Plant nutrient efficiency: A comparison of definitions and suggested improvement" Plant and soil 158: 29-37.
- Graham R.D.** 1984 "Breeding for nutritional characteristics in cereal" Adv. Plant Nutr. 1:57-102.
- Gramiely S., Randle W.M., Mills H.A. y Smittle D.A.** 1991 "Onion plant growth, bulb quality, and water uptake following ammonium and nitrate nutrition" Hort Science 26, 1061-1063.
- Guerloff G. C.** 1976. "Plant efficiency in the use of nitrogen phosphorus and potassium. in plant adaptation to mineral stress In Problem Soils". Proceedings of a Workshop at The National Agricultural Library. Beltsville, Maryland, Nov 1976.
- Häubling M. y Marschner H.** 1989 "Organic and inorganic soil phosphatases and acid phosphatase activity in the rhizosphere of 80-year old Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) trees" Biology and fertility of soil. 8, 128-133.
- Heberer J.A. y Below F.E.** 1989. "Mixed nitrogen nutrition and productivity of wheat grown in hydroponics" Annals of botany 63, 643-649.
- Helal H.M.** 1990. "Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates" Plant and soil 123; 161-163, 1990.
- Helal H.M.** 1993. "Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates" Plant and soil 123:161-163.
- Herbein S.A. y Neal J.L.** 1990 "Phosphatase activity in arctic tundra soil disturbed by vehicles" Soil Biol. Biochem. 22: 853-858.
- Heuberger H.T., Kling J.C. y Horst W.J.** 1994 " Effect of root growth characteristics on nitrogen use efficiency of tropical maize varieties" Fourth Eastern and Southern Africa Regional Maize Conference 28th March-1st April. Pp. 44-48.

Isfan D., Cserni I. y Tabí M. 1991 "Genetic variation of the physiological efficiency index of nitrogen in triticale" *Journal of plant nutrition*, 14(12), 1381-1390.

Jackson W.A., Pan W.L. y Kamprath E.J. 1986 "Uptake, translocation, and reduction of nitrate" In CA Neyra(Ed.) *Biochemical basis of plant Breeding. Vol 2: Nitrogen Metabolism* CRC. Press. Boca ratón . Florida. 73-108.

Jarrell W.M. y Beverly R.B. 1981 "The dilution effect in plant nutrition studies" *Adv. Agron.* 34:197-224.

Jones G.; Blair G. y Jessop R. 1989. "Phosphorus efficiency in wheat-an useful selection criterion" *Field crops resarch*, 21, p. 113-120.

Langer R. y Hill G. 1991 "Agrcultural plants" *Cambrdge university press*, New york.

Langelaan J.G. y Troelstra S.R. 1992 "Growth, chemical composition, and nitrate reductase activity of *Rumex* species in relation to form and level of N supply" *Plant and soil* 145: 215.229.

Läuchli A. 1976 "Genotypic variation in transport. In transport in plants" *Springer-verlag*, Berlin.

Macduff J.H., Jarvis S.C. y Cockburn J.E. 1994 "Acclimation of nitrate fluxes to low root temperature by *Brassica napus* in relation to nitrate supply" *J. Exp. Bot.* 45 1045-1056.

Maidl F.X., Panse A., Dennet J., Ruser R. y Fischbeck G. 1996. "Effect of varied N rates and N timings on yield, N uptake and fertilizer N use efficiency of a six-row and two-row winter barley" *European journal of agronomy* 5, 247-257.

Mamo T., Richter C. y Hoppenstedt A. 1996. "Phosphorus response studies on some varieties of durum wheat and tef grown in sand culture" *Journal of Agronomy and Crop Science-Zeitschrift fur Acker und Pflanzenbau* 176(3):189-197.

Manske G.G.B., y Ortiz-Monasterio J.L. 1995. "Impact of phosphorus uptake and utilization efficiency on grain yield of wheat semi-dwarfs grown under two contanting, P deficient environments, acid or alkaline soil" *Ankara tukey*, 5th International wheat confemcee June 10-14, 1996.

Maranville J.W., Clark R.B. y Ross W.M. 1980 "Nitrogen efficiency in grain sorghum" *J. Plant Nutr.* 2:577-589.

Marschner H. 1995. "Mineral nutrition of higher plants" *Academic Press*, London.

McLachlan K.D. 1980. "Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plant". I Assay conditions and phosphatase activity. *Aust. J Agric. Res.* 31, 429-440.

Mengel K. y Pilbeam D.J. 1992 "Nitrogen metabolism of plants" Clarendon Press-Oxford University Press. The phytochemical society of europe.

Moinuddin S.; Ansari S.A. y Afridi, M.M.R.K. 1996. "Leaf NRA and its relationship with grain and protein yield of triticale as affected by progresiva application of N and P fertilizer levels". Journal of plant nutrition, 19(5), 785-794(1996).

Moll R.H., Kamprath E.J. y Jackson W.A. 1982 "Analysis and interpretation of factor which contribute to efficiency of nitrogen utilization" Agronomy journal 74: 562-564.

Nedel J.L., Ullrich S.E. y Pan W.L. 1997. "Nitrogen use by standard height and semi dwarf barley isotypes" Pesquisa Agropecuaria Brasileira. 32(2):147-153.

Noordwijk van M., Willigen de P., Ehlert P.A. y Chardon W.J. 1990 "A simple model of uptake by crops as a possible basis for P fertilizer recommendations" Neth. J. Agri. Sci. 23, 317-332.

Oaks A. 1994. "Primary nitrogen assimilation in higher plants and its regulation". Can. J. Bot. 72: 739-750

O'Connell A. M. y Grove T. S. 1985. "Acid phosphatase activity in karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell) in relation to soil phosphate and nitrogen supply". J. Exp. Bot. 36, 1359-1372.

Ochoa F., Licon L. y Rodriguez V. 1996 "Efecto de la epoca de aplicación de nitrógeno sobre el rendimiento y cantidad de proteína en trigo" XXVII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ciudad Obregón Sonora. p. 68.

Ocampo J., Taboada O. y Muñoz A. 1996 "Evaluación de genotipos de Maíz de temporal y fórmulas de productividad en lotes climatológicos en los llanos de Serdan, Puebla". XXVII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Ciudad Obregón, Sonora, p. 225.

Paponov I., Aufhammer W., Kaul H.P. y Ehmele F.P. 1996. "Nitrogen efficiency components of winter cereal" European journal of Agronomy 5.115-124.

Perrot K., Sarathchandra S. U. y Waller J. E. 1990. "Seaonal storage and release of phosphorus and potasium by organic matter and the microbial biomass in a high-producing pastoral soil". Aust. J. Soil Res. 28, 593-608.

Pilbeam D.J. y Kirby E.A. 1992. "some aspects of the utilization of nitrate and ammonium by plants" K Mengel & DJ Pilbeam "Nitrogen metabolism of plants" Clarendon Press-Oxford University Press. The phytochemical society of europe, p. 146-159.

Quisel J.D., Wykoff D. y Grossman A.R. 1996 "Biochemical characterization of the extracelular phosphoatases produced by phosphorus-deprived chlamydomonas reinhardtii" Plant physiol. 11: 839-848.

Rao, I. M., Ayarza M. A. Y Garcia R. 1995 "Adaptative attributes of tropical forage species to acid soils I. Differences in plant growth, nutrient acquisition and nutrient utilization among C₄ grasses and C₃ legumes" *Journal of plant nutrition*, 18 (10), 2135-2155.

Rao M.A., Gianfreda L., Palmiero F. y Violante A., 1996. "Interactions of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-mineral complexes" *Soil science* 161(11):751-760.

Redinbaugh M. G: y Campbell W. H. 1985 "Quaternary structure and composition of squash NADH: nitrate reductase" *J. Biol. Chem.* 260: 3380-3385.

Rodriguez F. 1996. "Fertilizantes. Nutricion vegetal" A.G.T. editor s.a. Mexico, p. 70-91.

Rogozinski J., Godlewska E, y Kaczkowski J. 1990 " Nitrate reductase activity in rye, wheat and triticale seedlings" *Actaphysiologiae plantarum* 12: 75-81.

Salisbury F. 1994. "Fisiología vegetal" Grupo Editorial Iberoamérica, México, p. 518-600.

Sandoval M., Alcantar G. y Tirado J.L. 1995. "Use of ammonium in nutrient solutions" *Journal of plant nutrition*, 18(7), 1449-1457.

Sandoval E., Alcántar G., Ferrera R., Tirado J.L., Peña B. y Volke V. 1997 "Lqa actividad nitrato reductasa y contenido de nitrato en planta de haba" XXVIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Villahermosa, Tabasco, p. 79.

Seeling B. y Jungk A. 1996. "Utilization of organic phosphorus chloride extracts of soil by barley plants and hydrolysis by acid and alkaline phosphatases" *Plant and soil* 178:179-184.

Schjorring J.K. 1986 "Nitrate and ammonium absorption by plants growing at a sufficient or insufficient level of phosphorus in nutrient solutions" *Plant and soil* 91: 313-318.

Schjorring J.K. y Nielsen N. E. 1987 "Root length and phosphorus uptake by four Barley cultivars grown under moderate deficiency of phosphorus in field experiments" *J. Plant. Nutr.* 10, 584-590.

Sivasankar S. y Oaks A. 1996. "Nitrate assimilation in higher plants: the effect of metabolites and light" *Plant physiol. Biochem.* 34(5), 609-620.

Sivasankar S. y Oaks A. 1995. "Regulation of nitrate reductase during early seedling growth" *Plant physiol.* 107:1225-1231.

Smyth D.A. y Chevalier P. 1984 "Increase in phosphatase and B-glucosidase activities in wheat seedlings in response to phosphorus -deficient growth" *J. Plant: Nutr.* 7, 1221-1231.

Snowball K. y Robson A. 1991 "Carencias y toxicidades nutricionales que afectan al Trigo" CIMMYT, Mexico, p. 1-25.

- Soon Y.K.** 1992 "Diferential response of wheat genotypes to phosphorus in acid soils" *J. Plant Nutr.* 15(5), 513-526.
- Speir T. W. Y Ross D. J.** 1978 "Soil phosphatases and sulphatases" In soil enzymes R. G. Burns, Ed. Academic press, New York, pp. 197-249.
- Tadano K. y Sakai E.** 1991. "Secretion of acid phosphatase by the roots of several crop species under phosphorus-deficient conditions". *Soil Science.* 37: 129 - 140.
- Tadano K.** 1993. "Secretion of acid phosphatase by the roots of crop plants under microbiological properties". *Agronomy Monograph No. 9 ASA 2^{da}.* Ed.
- Taradaf J. C. y Classen N.** 1988 "Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms" *Biology and fertility of soil* 5, 308-317.
- Tarafdar J. y Marschner H.** 1993. "Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus" Central and zone research institute. Judhpur-342003. Rajasthan, India, p. 103-106.
- Valdez R, Olivares E, Zavala F, Luna M y Pissani J.** 1997 "Análisis fractal de los factores nutricionales dominantes en la producción de Maíz en el norte de Tamaulipas, México" XXVIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo, Villahermosa, Tabasco.
- Varughese G., Barker T. y Saari E.** 1987 "Triticale" CIMMYT, Mexico, p. 1-30.
- Vivanco-E R. A.,** 1996. "Mecanismos de adaptación de Trigo y Triticale ante estres por deficiencia de fósforo" Proyecto 8^{vo} y 9^{no}. Laboratorio de edafología y nutrición vegetal, FES-Zaragoza UNAM.
- Vivanco-E R. A. Y Cruz G.** 1997. "Apuntes del seminario de eficiencia" Laboratorio de Edafología y Nutrición Vegetal, FES Zaragoza UNAM.
- Wild A., Jones L. H. P. y Macduff H.** 1990 "Uptake of mineral nutrients and crop growth: the use of flowing nutrient solutions" In *Advances in agronomy* . Vol. 41 ed, N. C. Brady, pp. 171-216.
- Wu P. y Tao Q.N.** 1995. "Genotypic response and selection pressure on nitrogen use efficiency in rice under different nitrogen regimenes" *Journal of plant nutrition*, 18(3), 487-500.
- Zavala B., Tirado J.L., Sánchez P., Echegaray A. y Santizo J.A.** 1997 "Actividad fosfatasa acida: una estrategia de adaptabilidad a la deficiencia de fósforo en suelos de Ando" XXVIII Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo. Villahermosa, Tabasco.

NITROGENO TOTAL.

Pesar 0.1 g de tejido vegetal y se colocan en un matraz kjeldhal.

Agregar 1 g de mezcla de sulfatos, 1.5 ml de Acido Sulfúrico-Salicílico.

Digerir a una temperatura no mayor de 360° C hasta que aparezca un color claro.

Enfriar y agregar 10 ml de agua destilada.

Transferir la solución a equipo de destilación adicionando 14 ml de Hidróxido de Sodio al 50 %.

El destilado se recibe en 20 ml de solución de Acido Bórico al 4 % más 0.2 ml de indicador Verde de Bromocresol-Rojo de Metilo.

Se titula con Acido Sulfúrico hasta que aparezca un tono levemente rosado.

FOSFORO (Método del Vanadato-Molibdato).

Pesar 0.2 g de tejido vegetal pasado por una malla del # 20 y colocarlo en un matraz kjeldhal.

Agregar 3 ml de Acido Nítrico y 2 de Acido Perclórico concentrados.

Digerir previamente por 30 min a temperatura menor a 160°C

Concluir la digestión hasta que la muestra se haya aclarado.

Dejar enfriar y aforar a 10 ml, filtrando.

DETERMINACION.

Tomar 1 ml del extracto filtrado.

Agregar 1.5 ml de solución para fósforo (Vanadato-Molibdato).

Aforar a 10 ml y leer en un Espectrofotómetro a 470 nm.

Experimento 1

Cuadro I. Resultados correspondientes a la primera fase de experimentación

Esp.	Var.	Rp.	pHini	pHfin	ApH	L.R.	# Plan.	PFR	PFV	# Amc.	PSR	PSV	%NR	%NV	Prot. cruda	%Pr	%P V
Trigo	Altamirano	1	7.44	7.72	-0.28	38.41	19	17.54	44.85	12	0.98	10.7	3.3	2.58	14.706	0.961	0.598
		2	7.44	7.72	-0.28	51.5	17	13.58	40.9	4	0.65	6.93	3.43	2.85	16.245	0.905	0.821
		3	7.44	7.72	-0.28									2.71	15.447		0.654
	Berros	1	7.44	7.64	-0.2	54.5	16	1.64	21.81	3	0.39	4.37	4.22	3.57	20.349	1.184	0.514
		2	7.44	7.64	-0.2	57.87	15	3.01	18.55	3	0.77	3.2	3.89	3.17	20.349	1.212	0.71
		3	7.44	7.64	-0.2	61.5	15	2.18	19.28	2		3.35		3.7	21.09		0.849
	Verano	1	7.44	7.69	-0.25	46.33	13	12.6	39.8	11	0.56	6.41	3.11	3.3	18.81	0.849	0.682
		2	7.44	7.69	-0.25	56.33	10	9.49	30.05	6	0.44	4.87	2.78	2.58	14.706	0.989	0.738
		3	7.44	7.69	-0.25									4.53	25.821		0.57
	Galvez	1	7.44	7.73	-0.29	58.5	16	2.51	18.41	8	0.3	3.34	4.09	3.11	17.727	0.849	0.765
		2	7.44	7.73	-0.29	58	14	3.44	20.66	3	0.81	3.63	3.7	3.43	19.551	1.1	0.738
		3	7.44	7.73	-0.29	56	14	4.64	21.94	4		3.66		3.24	18.468		0.654
	Sn Cayetano	1	7.44	7.55	-0.11	47.33	17	29.32	130.71	17	1.53	15.5	3.04	3.24	18.468	0.933	0.738
		2	7.44	7.55	-0.11	40.91	19	38.41	145.33	19	1.86	18.1	3.5	3.3	18.81	0.738	0.696
		3	7.44	7.55	-0.11									3.5	19.95		0.738
	Temporalero	1	7.44	7.58	-0.14	60.5	14	15.54	63.1	12	0.8	10.3	4.2	4.42	25.194	0.947	0.626
		2	7.44	7.58	-0.14	56.08	16	19.6	70.86	12	0.87	11.6	4.73	4.33	24.681	0.989	0.682
		3	7.44	7.58	-0.14									3.04	17.328		0.598
Triti.	Cananea	1	7.44	7.66	-0.22	43.58	24	29.52	93.01	19	1.29	13.1	3.7	4.83	27.531	0.877	0.668
		2	7.44	7.66	-0.22	48.66	23	25.27	74.15	19	1.1	10.6	4.29	3.04	17.328	1.044	0.738
		3	7.44	7.66	-0.22									2.85	16.245		0.71
	Eronga	1	7.44	7.52	-0.08	47.08	23	29.24	123.5	22	1.4	15.4	4.29	2.78	15.846	0.877	0.738
		2	7.44	7.52	-0.08	49.91	24	38.04	161.23	24	1.84	20.1	3.89	2.71	15.447	1.072	0.71
		3	7.44	7.52	-0.08									2.98	16.986		0.654
	Secano	1	7.44	7.65	-0.21	47.25	16	10.88	45.08	13	0.72	8.2	4.22	2.98	16.986	0.989	0.751
		2	7.44	7.65	-0.21	47	14	12.7	117.05	11	0.59	6.69	4.42	2.91	16.587	0.989	0.71
		3	7.44	7.65	-0.21												

Esp = especie, Var = variedad, Rep = repetición, pHini = pH inicial, pHfin = pH final, ApH = delta pH, L.R. = longitud de la raíz, # plant = numero de plantas, pfr = peso fresco de raíz, pfv = peso fresco del vástago, # amac = numero de plantas amacolladas, psr = peso seco de raíz, psv = peso seco del vástago, %NR = porcentaje de nitrógeno en raíz, %NV = porcentaje de nitrógeno en vástago, Prot. Cruda = proteína cruda, %Pr = porcentaje de fósforo en raíz, %Pv = fósforo en vástago.

Esp.	Var.	Rep.	pHini	pHfin.	ΔpH	L.R.	# Plan.	PFR	PFV	# Amc.	PSR	PSV	%NR	%NV	Prot. cruda	%Pr	%Pv	
2		3	3	7.44	7.65	-0.21								2.71	15.447		0.542	
2	Alamos	1	1	7.44	7.77	-0.33	47.33	24	30.22	117.05	23	1.43	16.5	5.01	2.78	15.846	0.933	0.626
2		4	2	7.44	7.77	-0.33	46.58	24	29.87	123.65	21	1.48	16.8	4.55	2.91	16.587	0.905	0.682
2		4	3	7.44	7.77	-0.33								2.7*	15.447		0.654	
2	Lamb-2	1	1	7.44	7.57	-0.13	44.45	23	42.64	101.27	17	1.3	13.2	3.76	2.85	16.245	0.849	0.738
2		5	2	7.44	7.57	-0.13	43	24	29.52	134.58	23	1.65	16.9	3.83	2.39	13.623	0.849	0.584
2		5	3	7.44	7.57	-0.13								2.71	15.447		0.738	
2	San Lucas	1	1	7.44	7.58	-0.14	51.16	22	18.66	90.82	10	1.26	10.7	3.43	3.3	18.81	0.961	0.71
2		6	2	7.44	7.58	-0.14	39.33	24	20.25	57.87	14	1.1	9.04	3.5	2.78	15.846	0.989	0.779
2		6	3	7.44	7.58	-0.14								4.09	23.313		0.849	
Maíz	P. Gorrión	1	1	7.44	7.26	0.18	42.75	12	38.83	104.95	0	3.1	8.01	3.3	4.09	25.5625	0.821	0.793
3		1	2	7.44	7.26	0.18	36.75	10	20.51	110.44	0	4.55	6.9	2.91	3.3	20.625	0.654	0.71
3		1	3	7.44	7.26	0.18	35.62	12	30.28	122.35	0		9.5		3.43	21.4375		0.71
3	Negro	1	1	7.44	7.23	0.21	32.75	12	24.02	94.58	0	1.82	7.3	3.57	3.96	24.75	0.626	0.849
3		2	2	7.44	7.23	0.21	36	12	21.34	92.04	0	3.4	7.04	3.76	3.6	22.5	0.654	0.751
3		2	3	7.44	7.23	0.21	30.5	11	19.26	64.36	0		4.99		3.7	23.125		0.905
3	V-23	1	1	7.44	7.19	0.25	35.5	12	51.88	159.66	0	3.6	12.6	2.78	4.42	27.625	0.486	0.598
3		3	2	7.44	7.19	0.25	40.7	12	42.23	175.47	0	7.07	13.9	3.43	3.04	19	0.542	0.431
3		3	3	7.44	7.19	0.25	34.25	12	38.17	134.6	0		11		3.83	23.9375		0.57
3	V-105	1	1	7.44	7.68	-0.24	40	12	33.19	120.03	0	2.67	9.85	3.3	3.43	21.4375	0.682	0.57
3		4	2	7.44	7.68	-0.24	42.25	12	28.92	98.41	0	4.87	7.89	3.5	4.02	25.125	0.57	0.765
3		4	3	7.44	7.68	-0.24	42.25	12	28.43	110.06	0		8.53		3.37	21.0625		0.793
3	H-28	1	1	7.44	7.4	0.04	37.75	12	45.95	147.28	0	2.7	11.3	3.17	3.43	21.4375	0.682	0.598
3		5	2	7.44	7.4	0.04	41.25	12	28.57	88.02	0	3.81	6.98	3.3	3.76	23.5	0.682	0.807
3		5	3	7.44	7.4	0.04	32.25	12	30.86	116.44	0		8.9		3.5	21.875		0.71
3	H-135	1	1	7.44	7.41	0.03	48.62	12	46.75	76.22	0	1.94	6.14	3.17	3.5	21.875	0.821	0.849
3		6	2	7.44	7.41	0.03	42.25	12	53.84	99.54	0	5.22	7.84	2.85	3.76	23.5	0.542	0.877
3		6	3	7.44	7.41	0.03	44.5	12	44.82	109.44	0		9.08		3.37	21.0625		0.556

Esp = especie, Var = variedad, Rep = repetición, pHini = pH inicial, pHfin = pH final, ΔpH = delta pH, L.R. = longitud de la raíz, # plant = numero de plantas, pfr = peso fresco de raíz, pfv = peso fresco del vástago, # amc = numero de plantas amacolladas, psr = peso seco de raíz, psv = peso seco del vástago, %NR = porcentaje de nitrógeno en raíz, %NV = porcentaje de nitrógeno en vástago, Prc.: Cruda = proteína cruda, %Pr = porcentaje de fósforo en raíz, %Pv = fósforo en vástago.

Experimento 2

Cuadro II. Resultados correspondientes a la segunda fase de experimentación.

Esp.	Var.	Rp.	pHini.	pHfin	ApH	L.R.	# Plan.	PFR	PFV	# Amc.	PSR	PSV	%N R	%N V	Pro. cruda	%Pr	%Pv		
Trigo	Altamirano	1	7.3	7.82	0.52	6.3	8	1.83	1.54		0.27	0.41	2.52	3.36	19.152	0.32156	0.33743		
		1	2	7.3	7.82	0.52	13.5	6	1.67	1.41		0.18	0.35	3.02	2.68	15.276	0.33765	0.54659	
	Berros	1	7.3	7.66	0.36	18.5	9	2.79	1.66	7	0.18	0.37	3.22	3.42	19.494	0.35374	0.48223		
		1	2	7.3	7.66	0.36	17.76	6	1.66	1.05	6	0.25	0.25	1.2	2.91	16.587	0.47165	1.19016	
	Verano	1	7.3	7.51	0.21	20.33	6	4.31	3.01	6	0.28	0.55	3.48	3.76	21.432	0.30547	0.64312		
		1	3	2	7.3	7.51	0.21	15.66	8	4.78	2.44	8	1.57	0.55	2.52	4.3	24.51	1.7372	0.61095
	Galvez	1	7.3																
		1	4	2	7.3														
	Sn Cayetano	1	7.3	7.65	0.35	27	9	7.97	11.96	9	0.55	1.62	3.22	4.76	27.132	1.06145	0.94882		
		1	5	2	7.3	7.65	0.35	26	6	6.86	11.17	6	0.46	1.52	3.76	4.36	24.852	0.90055	0.96491
	Temporalero	1	7.3	7.4	0.1	29.16	6	4.9	4.61	6	0.31	0.66	3.69	4.09	23.313	0.51455	0.80402		
		1	6	2	7.3	7.4	0.1	34.66	9	4.76	4.13	7	0.49	1.08	3.02	2.21	12.597	0.90055	0.96491
	Tritic.	Cananea	1	7.3	7.61	0.31	15.66	6	3.65	4.59	6	0.33	0.81	3.69	3.83	21.831	0.1124	1.10972	
			2	1	2	7.3	7.61	0.31	15.13	9	3.17	4.92	9	0.36	0.94	3.21	3.49	19.893	1.57531
		Eronga	2	1	7.3	7.5	0.2	20.66	8	6.75	7.37	6	0.38	1.14	3.5	3.96	22.572	0.54413	0.80402
2			2	7.3	7.5	0.2	17.5	6	4.22	4.53	4	0.31	0.74	3.3	3.96	22.572	0.51441	0.77184	
Secano		1	7.3	7.86	0.56	7	3	1.44	1.18		0.09	0.21	2.82	4.16	23.712		0.16067		
		2	3	2	7.3	7.86	0.56	8	4	2.02	1.48		0.13	0.26	3.36	4.18	23.826	0.28938	0.38584
Alamos		2	1	7.3	7.55	0.25	15.16	6	2.36	3.21	5	0.25	0.56	1.51	4.43	25.251	0.38592	0.78793	
		2	4	2	7.3	7.55	0.25	23.5	9	6.25	8.1	9	0.5	1.22	3.86	3.89	22.173	1.2867	0.94882
Lamb-2		2	1	7.3	7.48	0.18	36	6	9.64	11.08	6	0.48	1.5	4.16	3.83	21.831	1.51195	1.06145	
		2	5	2	7.3	7.48	0.18	32.06	9	10.92	14.18	9	0.62	1.9	3.22	4.63	26.391	1.25452	0.93273
San Lucas		2	1	7.3	7.43	0.13	36	9	12.72	18.28	9	0.71	2.66	3.86	3.15	17.955	1.44759	0.93273	
		2	6	2	7.3	7.43	0.13	39	6	7.35	16.7	6	0.47	1.71	3.02	3.76	21.432	1.2867	1.02927
Maiz		P. Gorrión	1	7.39	7.09	-0.3	21	9	35.33	46.31		1.83	3.99	4.09	4.56	28.5	1.47977	1.15798	

Esp = especie, Var = variedad, Rep = repetición, pHini = pH inicial, pHfin = pH final, ApH = delta pH, L.R. = longitud de la raíz, # plant = numero de plantas, pfr = peso fresco de raíz, pfv = peso fresco del vástago, # amac = numero de plantas amacolladas, psr = peso seco de raíz, psv = peso seco del vástago, %NR = porcentaje de nitrógeno en raíz, %NV = porcentaje de nitrógeno en vástago, Prot. Cruda = proteína cruda, %Pr = porcentaje de fósforo en raíz, %Pv = fósforo en vástago.

Esp.	Var.	Rep.	pHini.	pHfin.	ApH	L.R.	# Plan.	PFR	PFV	# Amc.	PSR	PSV	%N R	%N V	Prot. cruda	%P r	%P V	
3		1	2	7.39	7.09	-0.3	18.5	6	22.36	31.17		1.2	2.79	4.09	4.7	29.375	1.2867	1.4475
3	Negro	1	7.39	7.65	0.26	18.33	9	16.49	10.18		0.88	1.95	2.88	4.56	28.5	1.2545	1.0936	
3		2	2	7.39	7.65	0.26	20	6	16.67	22.43		0.96	2.17	4.03	4.83	30.1875	1.1258	1.3832
3	V-23	1	7.39	7.1	-0.3	17.16	9	29.72	55.75		2.32	5.19	4.03	4.5	28.125	1.3027	1.0936	
3		3	2	7.39	7.1	-0.3	20.83	6	25.09	51.91		1.49	4.6	4.7	4.5	28.125	0.9649	0.9488
3	V-105	1	7.39	7.1	-0.3	20.13	6	25.94	55.42		1.59	4.61	4.23	4.36	27.25	1.9302	1.2223	
3		4	2	7.39	7.1	-0.3	21.66	8	27.77	34.77		1.3	2.9	3.69	4.56	28.5	1.9946	1.2545
3	H-28	1	7.39	7.42	0.03	15	6	8.43	10.06		0.59	1.35	2.75	5.3	33.125	1.1258	0.9649	
3		5	2	7.39	7.42	0.03	16.66	8	16.08	16.37		1	1.97	3.49	4.7	29.375	0.8040	0.8040
3	H-135	1	7.39	7.13	-0.3	22	6	23.47	26.48		1.83	2.35	4.03	4.7	29.375	0.7074	0.9970	
3		6	2	7.39	7.13	-0.3	27	9	31.49	44.96		1.38	2.61	4.09	5.17	32.3125	1.0614	1.3510

Esp = especie, Var = variedad, Rep = repetición, pHini = pH inicial, pHfin = pH final, ApH = delta pH, L.R. = longitud de la raíz, # plant = número de plantas, pfr = peso fresco de raíz, pfv = peso fresco del vástago, # amc = número de plantas amacolladas, psr = peso seco de raíz, psv = peso seco del vástago, % NR = porcentaje de nitrógeno en raíz, %NV = porcentaje de nitrógeno en vástago, Prot. Cruda = proteína cruda, %Pr = porcentaje de fósforo en raíz, %Pv = fósforo en vástago.