

00381

8



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**MECANISMOS DE ADAPTACIÓN DE LA
RAÍZ DE CEREALES ANTE ESTRÉS
NUTRIMENTAL EN SUELOS ÁCIDOS.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO
DE DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A

GERARDO CRUZ FLORES

DIRECTOR DE TESIS: DR. DAVID FLORES ROMÁN

MÉXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

FEBRERO DEL 2003

A



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

**TESIS
CON
FALLA DE
ORIGEN**

PAGINACION DISCONTINUA

DEDICATORIA

A LOS EJES DE MI VIDA:

Dios y mis familias:
Cruz Enriquez, Cruz Flores y Enriquez Cortés

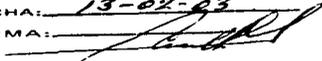
A mis hijos y esposa.
¡Gracias por aguantarme tanto!

A todos los alumnos de la Carrera de Biología, con especial énfasis a los que gustan de la Edafología.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso
el contenido de mi trabajo receptor

NOMBRE: *Mecanismos de adaptación de fauna
rural de cerros ante estrés nutricional en...*

FECHA: *13-04-03*

FIRMA: 

¡GRACIAS!

*No sé a donde me has de llevar,
pero hoy, aquí donde estoy
las gracias... yo a ti te doy
por enseñar que, ser es estar.*

*Aunque mi voluntad la eligió,
me diste tú, la carrera,
y en estío o en primavera
tu sol, siempre en mi brilló.*

*Sol, de ciencia y de verdad,
cuyo espíritu es valor,
la Ética es su fulgor;
sol, cuya raza es lealtad.*

*Decenas, cientos o miles
somos los que te adoramos
Biólogos o cirujanos
servidores si... no serviles.*

*Tú, así nos modelaste,
con arte, ciencia y deporte,
diversos, sin molde y corte
en voz del maestro hablaste.*

*Gracias UNAM, Zaragoza,
¡a ti querida Biología!,
por inspirar valor y alegría
como una madre amorosa.*

A mis profesores de Zaragoza, a todos mis exalumnos y actuales alumnos. ☺
A mis compañeros profesores y amigos de la FES Zaragoza.

Gerardo Cruz Flores
febrero del 2003.

B

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo trabajador de nuestro México. Por su grandeza, por su apoyo a todas las Instituciones de Enseñanza, a las que han confiado su crecimiento y, en las que tienen su esperanza de mejora.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por su fortaleza académica y científica, por su humanismo, por ser estandarte de la cultura nacional, en fin, por ser México.

A la Facultad de Ciencias, al Instituto de Geología y a la FES Zaragoza de la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme el uso de sus instalaciones para la realización de ésta investigación.

A:

Dr. DAVID FLORES ROMÁN
Dr. GABRIEL E. ALCÁNTAR GONZALEZ
Dr. ANTONIO TRINIDAD SANTOS
Dra. MARÍA EDNA ALVAREZ SÁNCHEZ
Dr. RONALD FERRERA CERRATO
Dr. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA
DR. JULIO CAMPO ALVES

miembros integrantes del jurado (mi admiración y respeto a todos), quienes con sus aportaciones, comentarios y sugerencias, aportaron sustancial mejora al trabajo escrito. Especial agradecimiento a los Doctores David Flores Román, Gabriel E. Alcántar González y Antonio Trinidad Santos, integrantes del Comité Tutorial, por su amistad, atención y el tiempo dedicado a ésta investigación.

A la Sección de Nutrición Vegetal del Colegio de Postgraduados (Institución líder en investigación y enseñanza en ciencias agrícolas) por el apoyo en el uso de sus instalaciones para apoyar esta investigación.

A los alumnos de la Carrera de Biología de la Salida Terminal de Edafología que se incorporaron en la investigación, a todos los profesionales y personas que me brindaron su apoyo y confianza para desarrollar este trabajo y a quienes se les reconoce (en cada apartado de la tesis) su participación profesional y de alto sentido de honestidad y responsabilidad.

A la Carrera de Biología de la FES Zaragoza, especialmente al Laboratorio de Edafología y Nutrición Vegetal por las facilidades brindadas y los recursos materiales (y humanos principalmente) dispuestos, para desarrollar todos y cada uno de los experimentos que incluyeron la investigación.

LABORATORIO DE EDAFOLOGÍA Y NUTRICIÓN VEGETAL
TEL 56 23 07 54
edaynuve@correo.unam.mx

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

C

PRESENTACIÓN

El presente escrito fue estructurado por capítulos. En el Capítulo I, se presentan las justificaciones del trabajo y una introducción general que considera diversas adaptaciones que las raíces de las plantas han desarrollado para evadir o tolerar condiciones adversas, relacionadas principalmente con carencia de nutrimentos con énfasis en N y P y, la importancia de los cereales en la alimentación humana.

En el Capítulo II, se mencionan antecedentes generales sobre estrés vegetal; los factores morfo-fisiológicos desarrollados como respuesta a estrés por carencia de N y P y que, aumentan la eficiencia de uso de ellos en trigo, triticale y maíz y, finalmente se citan algunas propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos que influyen en la nutrición mineral de las plantas.

Los objetivos del trabajo y las hipótesis planteadas, se encuentran en el Capítulo III y la estructura global del desarrollo de toda la investigación realizada, se describe en la sección de material y métodos expuesta en el Capítulo IV.

En el Capítulo V, en diferentes apartados (5.1 al 5.5), con estructura completa de un trabajo independiente se describe:

Apartado 5.1; La evaluación de eficiencia nutricional N-P de diferentes genotipos de trigo, triticale y maíz para seleccionar dos, al más y al menos eficientes, de cada especie y las variaciones de pH en solución nutritiva ejercidas por actividad radical.

Apartado 5.2; Realizada la selección de genotipos mas eficientes +E y menos eficientes – E, se evaluó en ellos, la relación entre eficiencia nutricional con las actividades radicales de las enzimas fosfatasa ácida, nitrato reductasa y glutamina sintetasa.

Apartado 5.3; En el experimento con tres suelos y con uso de los genotipos +E y –E seleccionados de cada especie, se evaluó, la posible relación entre eficiencia nutricional con la inducción de variaciones de pH y de la actividad fosfatásica de suelo adyacente a la raíz.

Apartados 5.4 y 5.5, en investigación de campo, realizada en dos ensayos, se describe la relación entre eficiencia nutrimental con la colonización micorrizica nativa en trigo y maíz (5.4) y en triticale (5.5).

**MECANISMOS DE ADAPTACION DE LA RAIZ DE CEREALES
ANTE ESTRÉS NUTRIMENTAL EN SUELOS ACIDOS
RESUMEN**

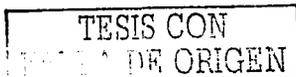
Con el objetivo de determinar si la eficiencia en uso de N y P está relacionada con, variaciones de pH por actividad radical, con actividades fosfatasa ácida (FA), nitrato reductasa (NR) y glutamina sintetasa (GS) de raíz y colonización micorrízica (CM) en trigo, triticale y maíz; se realizaron cuatro experimentos, dos en hidroponia y uno en suelos ácidos en condiciones de invernadero y otro experimento, en condiciones de campo en Villa de Allende, México. Se determinó la eficiencia de uso de N y P de diversos genotipos de trigo, triticale y maíz, los cuales se clasificaron como más y menos eficientes (+E y -E). Se seleccionó al más y menos eficiente de cada especie y se encontró que la capacidad amortiguadora, del pH de soluciones nutritivas, fue mayor en genotipos +E.

Los resultados mostraron que la eficiencia de uso de N y P, estuvo asociada con la actividad radical de la NR, GS y FA. La actividad NR radical se estimuló con suministro de P, por lo que ésta puede requerir principalmente NADPH como coenzima. Los genotipos (+E) tuvieron mayor actividad GS que los (-E) por lo que esta enzima, contribuyó al aumento de la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN). La actividad FA ácida radical, tuvo influencia sobre la eficiencia en uso de P; fue mayor en los tratamientos sin suministro de P y a una mayor actividad FA de genotipos dentro de especie, se incrementó el uso de P para aumentar la producción de biomasa. Las diferencias en actividad FA radical entre genotipos +E y -E fueron grandes en trigo y maíz, pero pequeñas en triticale.

En suelos testigos la actividad de FA ácida fue entre 100 y 500% menor que la de los suelos adyacentes a la rizósfera con diferencia significativa. La actividad de la FA de suelo adyacente a la rizósfera, promovida por las tres especies, fue mayor en genotipos +E respecto a los -E en el Andisol de Villa Victoria y el Nitosol de Reforma, no así en el Andisol de Pátzcuaro. Los cambios de pH en el suelo adyacente a la rizósfera oscilaron entre 1 y 2 unidades en maíz, en trigo fue de 1 unidad y en triticale hasta 3 unidades con tendencia a la acidificación. Hubo una más rápida tendencia a la neutralidad en los genotipos +E, de lo cual se infiere que estos, pueden poseer un sistema amortiguador mas apropiado que los genotipos -E.

Los genotipos -E, presentaron mayor porcentaje de longitud radical colonizada (LRC) por micorrizas arbusculares (MA) y, con ello quizá, mayor dependencia micorrízica en términos de mayor absorción de nutrimentos. En plantas C₄ como el maíz, la colonización con MA disminuyó con la edad hasta la floración. En cambio, en plantas de trigo y triticale de ruta metabólica C₃, la colonización con MA aumentó aún en floración. La colonización MA, al estar directamente relacionada con captación de nutrimentos, como P, en trigo y triticale, puede considerarse como una alternativa en la selección de genotipos eficientes, lo que no ocurrió en triticales que no mostraron diferencias de CM entre genotipos -E y +E.

Respecto a las diferencias de pH en suelo adyacente a la rizósfera; los genotipo +E indujeron mayores variaciones de pH respecto a los -E, y una más rápida tendencia a la neutralización del pH en el suelo adyacente a la rizósfera.



CONTENIDO

	Página
CAPITULO I.....	1
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1. 1. Literatura citada.....	6
CAPITULO II.....	8
2. 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	8
2. 1. 1. Estrés Vegetal.....	8
2. 1. 2. Eficiencia nutricional como respuesta al estrés.....	16
2. 1. 3. Adaptabilidad.....	19
2. 1. 4. Incremento del área radical.....	24
2. 1. 5. Solubilización de P-inorgánico por cambios de pH o exudados de quelatantes.....	25
2. 1. 6. Relación suelo – nitrógeno – planta.....	27
2. 1. 7. Relación suelo – fósforo – planta.....	30
2. 1. 8. Enzimas en la eficiencia nutrimental.....	33
2. 1. 9. Micorrizas y eficiencia en absorción de nutrimentos.....	36
2. 1. 9. 1. Endomicorrizas.....	37
2. 1. 9. 2. Ectomicorrizas.....	38
2. 1. 10. LITERATURA CITADA.....	40
CAPITULO III.....	47
3. OBJETIVO GENERAL.....	47
3. 1. OBJETIVOS ESPECIFICOS E <i>HIPOTESIS</i> :.....	47
CAPITULO IV.....	49
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	49
CAPITULO V.....	51
5. RESULTADOS.....	51
5. 1 EFICIENCIA DE USO DE NITRÓGENO Y FÓSFORO EN DIVERSOS GENOTIPOS DE TRIGO, TRITICALE Y MAÍZ.....	51
5. 1. 1 RESUMEN.....	51
5. 1. 2 SUMMARY.....	51
5. 1. 3 INTRODUCCIÓN.....	52
5. 1. 4 MATERIALES Y METODOS.....	53
5. 1. 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	55
5. 1. 5. 1. Eficiencia nutrimental (NP) en trigo.....	55
5. 1. 5. 2. Eficiencia nutrimental (NP) en triticales.....	61
5. 1. 5. 3. Eficiencia nutrimental (NP) en maíz.....	63
5. 1. 5. 4. Variación de pH de solución nutritiva y su relación con la eficiencia nutrimental.....	65
5. 1. 6 CONCLUSIONES.....	69
5. 1. 7 LITERATURA CITADA.....	69

5. 2. ACTIVIDAD FOSFATASA ACIDA, NITRATO REDUCTASA Y GLUTAMINA SINTETASA RADICALES Y SU RELACIÓN CON EFICIENCIA EN USO DE FÓSFORO Y NITRÓGENO EN TRIGO, TRITICALE Y MAÍZ.....	72
5. 2. 1 RESUMEN.....	72
5. 2. 2 SUMMARY.....	72
5. 2. 3 INTRODUCCIÓN.....	73
5. 2. 4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	75
5. 2. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	76
5. 2. 5. 1 Nitrato Reductasa (NR).....	76
5. 2. 5. 2. Glutamina Sintetasa GS.....	79
5. 2. 5. 3. Fosfatasa ácida FA.....	82
5. 2. 6 CONCLUSIONES.....	86
5. 2. 7 LITERATURA CITADA.....	87
5. 3. ACTIVIDAD FOSFATÁSICA Y pH DEL SUELO ADYACENTE A LA RIZÓSFERA DE MAÍZ, TRIGO Y TRITICALE EN SUELOS ÁCIDOS.....	91
5. 3. 1 RESUMEN.....	91
5. 3. 2 SUMMARY.....	91
5. 3. 3 INTRODUCCIÓN.....	92
5. 3. 4 MATERIAL Y MÉTODOS.....	95
5. 3. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	98
5. 3. 5. 1 Actividad fosfatasa en suelo adyacente a la rizósfera.....	98
5. 3. 5. 2 Variaciones de pH en suelo adyacente a la rizósfera.....	106
5. 3. 6 CONCLUSIONES.....	109
5. 3. 7 LITERATURA CITADA.....	110
5.4. COLONIZACIÓN MICORRÍZICA ARBUSCULAR, VARIACIÓN DE pH DE SUELO ADYACENTE A LA RIZÓSFERA Y FERTILIZACIÓN MINERAL DE GENOTIPOS DE MAÍZ Y TRIGO CULTIVADOS EN UN ANDISOL.....	114
5. 4. 1 RESUMEN.....	114
5. 4. 2 SUMMARY.....	115
5. 4. 3 INTRODUCCIÓN.....	116
5. 4. 4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	118
5. 4. 4. 1 Zona de estudio.....	118
5. 4. 4. 2 Método.....	118
5. 4. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	121
5. 4. 5. 1 Δ pH del suelo adyacente a la rizósfera.....	126
5. 4. 6 CONCLUSIONES.....	129
5. 4. 7 LITERATURA CITADA.....	130
5. 5. COLONIZACIÓN MICORRIZICA ARBUSCULAR, VARIACIÓN DE pH DE SUELO ADYACENTE A LA RIZÓSFERA Y SU RELACIÓN CON LA EFICIENCIA DE USO DE FÓSFORO Y NITRÓGENO EN TRITICALE.....	134
5. 5. 1 RESUMEN.....	134

	Página
5. 5. 2 SUMMARY.....	134
5. 5. 3 INTRODUCCIÓN.....	135
5. 5. 4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	137
5. 5. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	138
5. 5. 5. 1 Caracterización física y química del suelo del sitio de estudio.....	138
5. 5. 5. 2 Longitud radical colonizada por micorrizas arbusculares nativas.....	139
5. 5. 5. 3 Rendimiento y productividad total de cosecha por genotipo.....	141
5. 5. 5. 4 Δ pH del suelo adyacente a la rizósfera.....	143
5. 5. 6 CONCLUSIONES.....	144
5. 5. 7 LITERATURA CITADA.....	144
CAPÍTULO VI.....	148
6. 1 CONCLUSIONES FINALES.....	148
6.1.1. Comentarios finales.....	151
6.2 LITERATURA CITADA.....	153

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

	Página
Figura 1. Modulación de la biosíntesis de proteínas de protección o de inmunidad como respuesta a estímulos ambientales.....	10
Figura 2. Interacción de agentes químicos en compartimentos del suelo y su pérdida o transferencia fuera del mismo.....	14
Figura 3.- Modelo de competencia, estrés y perturbación sobre las estrategias de las plantas I_E , importancia relativa del estrés, I_P , importancia relativa de la perturbación e I_C , importancia relativa de la competencia.....	21
Figura 4.- Modelo de respuesta a deficiencia de hierro en especies de estrategia II, El fitosideróforo (FS), es un quelato de un átomo central de hierro y tres ligandos que son el ácido mugenico	26
Figura 5. Reducción de NO_3^- en el citosol y reducción del HNO_2 y asimilación de NH_3 en el cloroplasto.....	30
Figura 6. Modelo de la dinámica de nutrientes en la hifósfera de las endomicorrizas MA (A) y ectomicorrizas (B) en las raíces.....	36
Figura 7. Diagrama de flujo de los experimentos realizados en Invernadero (Experimentos 1, 2 y 3) y a cielo abierto en condiciones de campo.	50
Figura 8. Acumulación, en trigo (A), triticale (B) y maíz (C), de nitrógeno y fósforo en condiciones de suficiencia nutricional en solución nutritiva.....	57
Figura 9. Índices de eficiencia (IEP y IEN fósforo y nitrógeno, respectivamente) y eficiencia por interceptación radical (Pruela y NRUELa fósforo y nitrógeno, respectivamente) en trigo.....	58
Figura 10. Variación de pH de la solución nutritiva inducida por trigos (San Cayetano), triticales (San Lucas y Lamb-2) y maíz (V-23), más eficientes y, trigo (Berros), triticale (Secano) y maíz (Negro) menos eficientes (-E).....	67
Figura 11. Actividad nitrato reductasa (NR) de raíz de genotipos de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y mas eficientes (-E y +E respectivamente).....	77
Figura 12. Actividad nitrato reductasa como respuesta al suministro de N y P en genotipos trigo, triticale y maíz.....	78
Figura 13. Actividad glutamina sintetasa (GS) de genotipos de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y mas eficientes (-E y +E respectivamente).....	80
Figura 14. Actividad glutamina sintetasa GS total de genotipos de trigo (San Cayetano y Berros), triticale (Lamb-2 y Secano) y maíz (V-23 y Negro).....	82

	Página
Figura 15. Actividad fosfatasa ácida (FA) de raíz de genotipos de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y mas eficientes (-E y +E respectivamente).....	83
Figura 16. Actividad Fosfatasa radical total en genotipos de trigo, triticale y maíz menos eficientes (Berros, Secano y Negro) y mas eficientes (San Cayetano, Lamb-2 y V-23) en uso de nitrógeno y fósforo.....	85
Figura 17. Reacción general de las fosfatasas.....	93
Figura 18. Esquema de medición de variaciones de pH de suelo adyacente a la rizósfera por actividad radical.....	97
Figura 19. Actividad fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera, inicial (0 días) y a 30 y 90 días de desarrollo de maíz, trigo y triticale en suelos ácidos.....	98
Figura 20. Actividad fosfatasa ácida en Andisoles y en un Nitosol, después del crecimiento en ellos de maíz, trigo y triticale.....	102
Figura 21. Efecto de suministro de N y P (+N+P = 400-200 ppm; -N-P = 0-0 ppm) sobre actividad fosfatásica ácida adyacente al suelos de la rizósfera de maíz, trigo y triticale en Andisoles (Suelos Pátzcuaro y Villa Victoria) y un Nitosol (Suelo Reforma).....	104
Figura 22. Producción de biomasa de genotipos de maíz, trigo y triticale pre clasificados como +Eficientes y -Eficientes.....	105
Figura 23. Variación del pH de suelo adyacente a la rizósfera inducida, a 30 y 90 días de edad, por actividad radical de maíz (A), trigo (B) y triticale (C).....	107
Figura 24. Longitud radical colonizada (% LRC) a diferentes edades (LRC1, LRC2, LRC3) en los genotipos de maíz Negro (-), maíz V-23 (+), trigo Berros (TRB) (-) y trigo San Cayetano (TRSNC) (+).....	122
Figura 25. Efecto de la fertilización sobre el porcentaje de longitud radical colonizada (% LRC) por micorrizas arbusculares (MA) nativas en ambos genotipos de maíz.....	123
Figura 26. Efecto de la fertilización sobre el porcentaje de longitud radical colonizada (%LRC) por micorrizas arbusculares (MA) nativas en ambos genotipos de trigo.....	125
Figura 27. Variación de pH (Δ pH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo en los dos genotipos de maíz.	127
Figura 28. Variación promedio de pH (Δ pH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo en trigo.	128

	Página
Figura 29. Porcentaje de longitud radical colonizada (LRC) a diferentes edades en los dos genotipos estudiados.....	139
Figura 30. Efecto de la fertilización sobre el % de longitud radical colonizada con micorrizas arbusculares nativas en los genotipos de triticale.....	140
Figura 31 Concentración de clorofila (unidades SPAD) en tres edades para dos genotipos de triticale.....	141
Figura 32. Rendimiento (semilla) y productividad total (biomasa seca más semilla) de los diferentes genotipos en estudio.....	142
Figura 33 Variación de pH (Δ pH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo.....	143

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Estrategias de adaptación de plantas silvestres a suelos con baja y alta disponibilidad nutrimental.....	12
Cuadro 2. Deficiencia y toxicidad de elementos asociados con condiciones adversas en algunos grupos de suelos ^a FAO.....	15
Cuadro 3. Componentes de la variación genotípica que influyen sobre la eficiencia nutricional de las plantas.....	17
Cuadro 4. Índices utilizados en la evaluación de la eficiencia mineral.....	18
Cuadro 5. Genotipos de trigo, triticale y maíz utilizados en evaluación de eficiencia mineral.....	54
Cuadro 6. Índices utilizados para evaluar la eficiencia mineral de fósforo y nitrógeno.....	55
Cuadro 7. Distribución o partición de biomasa en diferentes genotipos de trigo, triticale y maíz.....	56
Cuadro 8. Diferentes índices para evaluar eficiencia nutrimental en genotipos de trigo, triticale y maíz.....	59
Cuadro 9. Coeficientes de correlación entre índices de eficiencia nutrimental en trigo, triticale y maíz.....	61
Cuadro 10. Variación de pH de la solución nutritiva y su coeficiente de correlación con longitud de raíz e índice de eficiencia de fósforo y nitrógeno.....	66
Cuadro 11. Tratamiento y concentración de nitrógeno y de fósforo en soluciones nutritivas.....	76
Cuadro 12. Distribución de biomasa e índice de eficiencia en genotipos de trigo, triticale y maíz menos y más eficientes en uso de fósforo y nitrógeno (-E y +E respectivamente).....	84
Cuadro 13. Descripción de genotipos y niveles de nutrimentos empleados.....	95
Cuadro 14. Principales características físicas y químicas de los suelos utilizados.....	96
Cuadro 15. Actividad fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera, total por tipo de suelo y promovida por especie.....	99
Cuadro 16. Actividad fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera promovida por la condición de eficiencia de los genotipos de maíz, trigo y triticale.....	100

	Página
Cuadro 17. Valores promedio de rendimiento, producción, acumulación de N y P y porcentaje de longitud radical colonizada (% LRC) por micorrizas arbusculares (MA) en los genotipos de maíz y trigo.....	122
Cuadro 18. Propiedades físicas y químicas del suelo en estudio.....	138
Cuadro 19. Rendimiento en función de los granos por espiga y de la longitud de espiga promedio.....	143
Cuadro 20. Estimaciones de proyección de la población mundial.....	152

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPÍTULO I.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El estrés vegetal (presencia de factores bióticos o abióticos externos, limitantes al crecimiento) que reduce la tasa de desarrollo y producción de materia seca de toda la vegetación, o una parte de ella, está relacionado con el déficit o excesos en el suministro de energía solar, agua y nutrimentos minerales. Para contrarrestar los efectos de la presencia de ciertos factores de estrés, las plantas presentan mecanismos de adaptabilidad y de respuesta que se manifiestan desde el nivel celular hasta el de individuo (Ulrich, 1994).

Grierson (1994), definió al estrés como la condición de un individuo o uno de sus órganos, en la que uno o varios factores externos, disminuyen la tasa de crecimiento óptimo. Ante la condición de estrés, hay una restricción, interrupción o perjudicial aceleramiento de los procesos metabólicos.

La raíz es el órgano de los vegetales superiores, directamente en contacto con los factores que causan estrés edáfico y, como tal, responden con adaptaciones de tipo morfológico, bioquímico o fisiológico que permite a las plantas tolerar o evadir la presencia de estrés por, toxicidad de agentes químicos o absorber del suelo, aún aquellos nutrimentos con baja biodisponibilidad, tales como N y P, que propician disminución del rendimiento a pesar del suministro de altas dosis de fertilización o abonamiento.

La baja fertilidad e intensa degradación de suelos agrícolas; atribuibles a la frecuencia e intensidad de labranza, pérdida de material organo-mineral coloidal por lixiviación y arrastre de minerales en escorrentías, desnitrificación y constante extracción de nutrimentos que realiza la flora y la fauna en sus repetidos ciclos vitales, han influido sobre la cantidad y balance de nutrimentos o sustancias químicas presentes en los suelos, originando toxicidad o deficiencias nutrimentales que, como causales de estrés vegetal, influyen negativamente sobre el crecimiento de la gran mayoría de las plantas cultivadas.

Debido a que el ambiente de la raíz es altamente heterogéneo, tanto en espacio como en tiempo, el sistema radical tiene o debe tener, la capacidad de reaccionar a la heterogeneidad y

variabilidad del suelo o al suministro de P a través de procesos de adaptación que le brinda su plasticidad genética (Pellerin *et al.*, 2000). Los cereales, como plantas generalmente integrantes de las gramíneas, tienen raíz fibrosa, cuyo sistema radical, se caracteriza por que en la base del tallo se inicia un racimo de raíces (raíces principales) aproximadamente de la misma longitud y de las que de cada una, crecen numerosas raíces laterales (raíces secundarias) y de éstas otras de tercer orden y otras hasta de cuarto orden de las anteriores (Kepler, 1992), que les permite absorber N y P además de otros nutrimentos y agua en suelos de diferente grado de fertilidad.

Nitrógeno y fósforo, elementos esenciales para la nutrición vegetal, tienen gran importancia por las altas cantidades que las plantas requieren y por la baja disponibilidad natural que de ellos existe en la mayoría de los suelos, principalmente en los suelos ácidos.

La concentración de $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$ y HPO_4^{2-} en los suelos ácidos es un factor que limita la producción vegetal principalmente, por la alta retención de estos aniones en los minerales del suelo. Aunado a esto, en suelos ácidos también se presentan bajas tasas de mineralización de materia orgánica, por lo que se manifiestan también problemas de abastecimiento de N y con ello la deficiencia de este elemento, que en las plantas provoca, además de amarillamiento de las hojas, un reducido crecimiento.

Las interacciones que se presentan entre el N y P, dificultan el establecimiento de los niveles críticos de cada nutrimento (Marschner, 1995) lo que ha propiciado, en aras de mayores ganancias económicas, el abuso en la aplicación de fertilizantes químicos que degradan, salinizan y contaminan los suelos (Sharpley *et al.*, 2000).

En México, existe considerable extensión del territorio (aproximadamente 13 millones de ha), a lo largo del eje neovolcánico y en el sureste del país, en el que se tienen suelos ácidos los cuales presentan de moderada a baja fertilidad, con deficiencia de algunos nutrimentos y toxicidad de otros elementos químicos, con problemas de degradación, erosión y compactación. Por otro lado, las diferentes estrategias y prácticas realizadas en el manejo de los suelos, han modificado sus condiciones naturales en diferente grado de manera que en la mayoría de los casos, son cada vez más infértiles y en otros, están altamente degradados, lo que repercute directamente en la reducción de su potencial productivo (Aguilar, 1995).

Los cereales, son utilizados principalmente en la alimentación del hombre y de animales domésticos. Son importantes a nivel mundial por su aporte energético y proteínico, en alimentación humana (pan, harinas, pastas, aceites y otros productos elaborados) y animal (forrajes) y por su contribución en la industria (azúcar, alcohol, cerveza y almidón entre otros). Por ello es prioridad, ante el crecimiento de la población, promover altos rendimientos de los cereales a pesar de los factores edáficos y climáticos adversos, en un marco de protección del ambiente.

Según la FAO (1999), en la República Mexicana, la tasa media de la producción de alimentos de 1994 a 1998 tuvo una variación de 2.0 a 2.5 %, mientras el crecimiento demográfico medio en ese periodo, osciló entre 1.5 y 2.0 %. Estas cifras, sin embargo, no son muy alentadoras pues en el país la dependencia del exterior en alimentos básicos aumentó en los últimos años. En nuestra balanza comercial 2000-2001 del sector primario, respecto al rubro de productos agropecuarios, el costo de importaciones asciende a 4305 y 4654 millones de dólares para el 2000 y 2001 respectivamente mientras que las exportaciones fueron de sólo 3615 y 3431 millones de dólares siendo nuestro déficit de -690 y -1223 millones de dólares para los mismos años (Bancomext, 2002).

Como ejemplo, la importación de maíz pasó de un millón 691 mil toneladas en 1994, a 3 millones en 1998 y 5 millones de toneladas para el 2000 en compra directa a Canadá y los Estados Unidos de América principalmente, con quienes se tiene cupos de importación vigente directo dentro del Tratado de Libre Comercio de América del Norte. El costo de estas importaciones según cifras del Banco de México, llegó en 1990 a 441 millones de dólares, mientras que para 1999 este número, tan sólo en los seis primeros meses del año, alcanzó los 359 millones de dólares.

En el país diferentes aspectos sociales, económicos, culturales y políticos han frenado el desarrollo de la agricultura, además de que el territorio posee condiciones geográficas y edáficas, no siempre favorables, que la sociedad y la ciencia mexicana deben resolver y así contribuir a la producción de cereales y otros productos agrícolas, para alcanzar la autosuficiencia alimentaria o el aumento en la generación de ingresos económicos.

Todo lo anterior ha determinado que para mejorar la alimentación y la economía sustentada en la producción de cereales, en diversos ambientes con condiciones climáticas y edáficas adversas, se desarrollen diversas líneas de investigación, como la que aquí se aborda y que se relaciona con la evaluación de mecanismos de respuesta ante aplicación de abonos y fertilizantes o mejoradores de condiciones edáficas (Polle y Konzak, 1990; Clark, 1990; Portilla *et al.*, 1998; Cruz-Flores *et al.*, 2001).

Además de las contribuciones de la biotecnología en cuanto a la mejora genética de especies y variedades cultivadas, base y cimiento de la segunda revolución verde (FAO, 1999), la investigación agrobiológica debe proponer, con un mayor sentido de ética ambiental, tecnologías alternativas congruentes con la conservación del ambiente natural, como la sustitución de especies y genotipos comerciales de alta demanda nutrimental por otros de mayor eficiencia en el uso de nutrimentos, que toleran menor aplicación de insumos energéticos sin disminuir los rendimientos.

La exigencia para obtener altos rendimientos, por unidad de área cultivada tiene su principal justificación en que, hay en el mundo más de 800 millones de personas (la mayoría mujeres y niños) crónicamente subalimentadas, que consumen menos de 2,000 calorías al día y en que más de 180 millones de niños menores de cinco años de edad tienen peso insuficiente. Además, la mala alimentación es la causa de muerte de diecisiete millones de niños anualmente, finalmente en que la población, de la mayoría de los países en vías de desarrollo, está aumentando rápidamente calculándose que para el año 2020 habrá 1500 millones de bocas adicionales que se habrá de alimentar (FAO, 1999).

El problema es mayor si a lo anteriormente mencionado se agrega que la producción intensiva de cereales de grano pequeño (como trigo, *Triticum aestivum* L. y triticale, X *Triticosecale* Wittmack, entre otros) y maíz (*Zea mays* L.), requiere terrenos cuyo suelo presente aptitud para la mecanización agrícola y adecuadas prácticas de irrigación que, desafortunadamente, no son los mas abundantes en nuestra nación y que por el contrario, predominan terrenos con relieve accidentado, diversos tipos geomorfológicos y escasas planicies naturales. Así el cultivo de cereales y de otras plantas alimenticias se realiza en predios que presentan grandes limitaciones (laderas con pendiente muy pronunciadas, suelos someros o

endurecidos, fuerte acidez o salinidad y con alto riesgo de erodabilidad) que son la principal causa de obtención de muy bajos rendimientos de cultivos.

Fertilización química y abonamiento, así como mejora genética y selección de variedades, son opciones para aumentar los rendimientos de cultivo ante condiciones climáticas, topográficas o edáficas adversas. Los métodos tradicionales de selección de genotipos que se basan en la autofecundación y cruzamiento para ambientes específicos, requieren de experimentación en campo prolongada en el tiempo, lo que implica altos costos y trabajo extenso e intenso en recursos y tiempo.

Para contribuir a atenuar la problemática de insuficiencia en producción de cereales básicos, contaminación por fertilización excesiva, altos costos y tiempo prolongado en los métodos tradicionales de selección de genotipos, con ésta investigación se intenta proponer, como alternativa una metodología económica, eficaz y rápida para selección y recomendación de genotipos o variedades con base en el conocimiento de su eficiencia nutrimental que es sustentada en mecanismos de repuesta, de tipo morfológico, fisiológico y bioquímico de las raíces, en tres cereales importantes (maíz, trigo y triticale) en la nutrición humana y de animales domésticos.

Con sustento en las evidencias de que los sistemas radicales se adaptan con facilidad a su medio, se evalúan las respuestas de las raíces de trigo, triticale y maíz ante diferente suministro de N y P y se relacionan dichas respuestas con la eficiencia en uso de estos nutrimentos.

Con ayuda de ensayos experimentales en serie (laboratorio, invernadero y campo), se evaluó la relación entre eficiencia de absorción (mg nutrimento g^{-1} biomasa) y eficiencia de uso (g biomasa seca mg^{-1} nutrimento) de N y P con:

Variaciones, del pH de la solución nutritiva y del suelo adyacente a la rizósfera en suelos ácidos, que hacen las raíces de trigo, triticale y maíz.

Actividad de las enzimas nitrato reductasa, glutamina sintetasa y fosfatasa ácida de raíz como mecanismo de adaptación ante carencia o baja disponibilidad de P y N.

Porcentajes de colonización micorrízica arbuscular nativa en condiciones de campo como estrategia para aumentar la absorción de N y P.

Con base en lo anterior, en este estudio se evaluaron algunos mecanismos de adaptación de la raíz a estrés nutrimental en trigo, triticale y maíz, y se intentó determinar las relaciones entre eficiencia en uso de N y P con; variaciones de pH en suelo y solución nutritiva, actividades fosfatasa ácida, nitrato reductasa y glutamina sintetasa de raíz y colonización micorrízica.

1. 1. LITERATURA CITADA

- Aguilar, S. A. 1995. Retos y oportunidades de la ciencia del suelo al inicio del siglo XXI. Terra 13: 3-16.
- BANCOMEXT, 2002. Balanza Comercial, Agosto-septiembre del 2002.
<http://www.bancomext.gob.mx/Bancomext/Template/Nacional/default.jhtml?seccion=365>.
Accedido septiembre, 2002.
- Clark, R. B. 1990. Physiology of cereals for mineral nutrient uptake, use, and efficiency. pp 131-209. In Crops as enhancers of nutrient use. Baligar, B. C. and R. R. Duncan Eds., Academic Press Inc. San Diego, Calif., USA.
- Cruz-Flores, G. 1994. Evaluación de la absorción de fósforo de diferentes genotipos de triticale (X Triticosecales Wittmack) y trigo (*Triticum aestivum*) en suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. Tesis de Maestría en Ciencias. C. P. Montecillo, Méx.
- Cruz-Flores, G., J. L. Tirado T., G. Alcántar G. y J. A. Santizo R. 2001. Eficiencia de uso de fósforo en triticale y trigo en dos suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. Terra 19: 47-54.
- FAO, 1999. El estado mundial de la agricultura y la alimentación. Conferencia 30º período de sesiones. 12-23 de noviembre de 1999. Roma, Italia.
- Grierson, W. 1994. Beneficial aspects of stress. pp 645-657. In Handbook of Plant and Crop Stress. Pessarakli, M. Ed. Marcel Dekker, Inc. New York, USA

- Kepler, B. 1992. Development and growth of crop root system. *Adv. Soil Sci.* 19: 1-25. Springer-Verlag, New York, USA
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, England
- Pellerin S., A. Mollier and D. Plenet. 2000. Phosphorus deficiency affects of emergence and number of maize adventitious nodal roots. *Agron. J.* 92: 690-697.
- Polle, A. E. and F. C. Konzak. 1990. Genetics and plant breeding of cereals for acid soils and nutrient efficiency. pp 81-130. In *Crops As Enhancers Of Nutrient Use*. Baligar, B. C. and R. R. Duncan Eds., Academic Press Inc. San Diego, Calif., USA.
- Portilla C. I., E. Molina G., G. Cruz-Flores, I. Ortiz-Monasterio y G. G. B. Manske. 1998. Colonización micorrizica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. *Terra.* 16: 55-61.
- Sharpley A., B. Foy and P. Withers. 2000. Practical and innovative measures for the control of agriculture phosphorus losses to water: An overview. *J. Environ. Quality.* 29: 1-9.
- Ulrich, L. 1994. Ecological adaptations at levels with different scaling: ecosystems, whole plants, cells, membranes, molecules. pp 19-38. In *Biochemical Mechanisms Involved in plant Growth Regulation*. Smith, C. J., Gallon, J., Chiatante, D. and Zocchi, G. Eds. Clarendon Press Oxford, England.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPÍTULO II

2. 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Para el desarrollo y crecimiento de las plantas cultivadas más importantes en el mundo, difícilmente se encuentran suelos que cumplan con todas las características físicas, químicas y biológicas mas favorables que permitan el máximo rendimiento y productividad.

En el ambiente edáfico, los agentes químicos (reacción del suelo, nutrimentos y toxicidad de elementos) así como las condiciones extremas de ciertos factores físicos del suelo (agua del suelo, textura, drenaje, etc.), con frecuencia ofrecen una serie de impedimentos para el anclaje, crecimiento, respiración y absorción nutrimental y de agua por las raíces de las plantas.

Entre las causales de estrés sobre las plantas, se tienen a aquellas que están relacionadas con déficits o excesos en el suministro de energía solar, agua y nutrimentos minerales (Duncan, 1994). Las causas que provocan agobio o estrés en las plantas y que promueven deficiencia o toxicidad de elementos, se pueden manejar si se realiza un oportuno diagnóstico nutrimental y si existen conocimientos de los requerimientos nutricionales de cada cultivo en los diversos sistemas de producción.

2. 1. 1. Estrés Vegetal

El estrés, definido como un estadio en el que uno o varios factores ambientales disminuyen la tasa de crecimiento óptimo de un individuo es omnipresente (Grierson, 1994).

Las plantas de los cultivos enfrentan constantemente la errática distribución de la precipitación, la sequía, inoportunos y frecuentes cambios de temperatura y la presión por el constante aumento de poblaciones que se convierten en plagas o pestes y deben afrontar condiciones edáficas adversas como fuerte la acidez o salinidad de suelos que propician deficiencia o toxicidad de nutrimentos y elementos químicos, respectivamente.

Los factores ambientales o edáficos, variantes en duración e intensidad, que evitan, limitan o modifican los procesos metabólicos normales originan estrés en las plantas y esto repercute negativamente en el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Así la sobrevivencia de los individuos ante condiciones de estrés, por uno o varios factores limitantes de la productividad de la vegetación, está gobernada por mecanismos de adaptación, los cuales pueden operar en diferentes niveles (celular, molecular, de órgano o de individuo) y en el corto o el largo plazo. Estos mecanismos de adaptación a estrés han sido desarrollados por control genético y pueden ser morfológicos y fisiológicos y les proporcionan capacidad para tolerar o evadir a los diversos factores de estrés (Duncan, 1994).

El estrés vegetal fue definido por Grime (1989), como la presencia de factores ambientales (bióticos o abióticos), que reducen la tasa de producción de materia seca de toda la vegetación o de alguna parte de ella. Las principales causas de estrés que operan sobre las plantas están relacionadas con déficits o excesos en el suministro de energía solar, agua y nutrimentos minerales.

La condición de equilibrio ecológico, asociada con ausencia o neutralización de elementos inductores de estrés en los individuos de un ecosistema, se puede perder por una fuerte variación o alteración de un factor ambiental que influye de manera diferencial sobre cada individuo de una población y sobre las especies de una comunidad con base en la susceptibilidad que presenten.

Cada factor de estrés puede inducir respuestas fisiológicas expresadas a nivel celular, mediante biosíntesis de proteínas de protección o que proporcionan cierta inmunidad (proteínas anti-estrés), que contribuyen en la reparación de daños y en la modulación de la actividad enzimática y hormonal (Figura 1).

La respuesta ante señales de estrés, induce la síntesis de proteínas de protección que más que meras moléculas de defensa, algunas de ellas, intervienen en el ensamblaje de otras proteínas celulares o en la regulación del crecimiento y diferenciación celular (Welch, 1993).

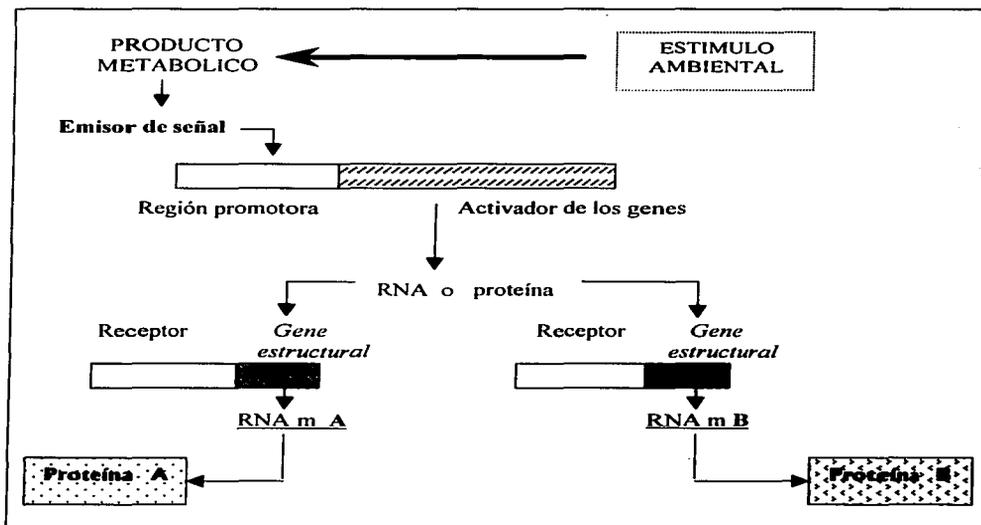


Figura 1. Modulación de la biosíntesis de proteínas de protección o de inmunidad como respuesta a estímulos ambientales (Welch, 1993).

La respuesta a factores de estrés, puede darse también a nivel de tejido o de órgano gracias a los *desmosomas*, que permiten a grupos de células funcionar como unidades estructurales y también contribuyen a la secreción de sustancias químicas de algunas células que envían la señal a *células objetivo* para intervenir en la cooperación metabólica y así responder a estímulos del ambiente.

La respuesta ante factores de estrés, opera también a nivel de individuo con el desarrollo de mecanismos anatómico-morfológicos (Cruz-Flores *et al.*, 1995), como ocurre en vegetales superiores a través de elongación de raíces, extensión del área foliar y senescencia, succulencia, regulación del número de estomas y lenticelas por unidad de área. Así la arquitectura de los vegetales terrestres, consecuencia de la interacción de los procesos de evolución biológica, se

configura con rasgos de tipo morfológico los cuales son también mecanismos de respuesta a factores de estrés ambiental.

Como parte de la arquitectura vegetal se pueden mencionar a la morfología de las raíces, que son el órgano o estructura morfológica fundamental para anclarse al suelo, absorber agua y nutrimentos. Las raíces, además son el órgano desde donde se deben conducir los minerales y agua absorbidos a los sitios de demanda a través de los tejidos conductores y finalmente, otras funciones de la raíz, con no menor importancia ecológica y fisiológica, realizadas sólo mediante asociaciones biológicas de la raíz con microorganismos del suelo al formar nódulos con bacterias fijadoras de nitrógeno y con hongos micorrizicos para aumentar la obtención fósforo y otros nutrimentos del suelo poco disponibles.

Las hojas, otro órgano de los vegetales superiores, son otro buen ejemplo del diseño arquitectónico que siguen las plantas ante condiciones especiales del ambiente pues se han desarrollado para captar la energía radiante (hojas), regular la pérdida de agua y para controlar la temperatura e intercambiar gases (estomas) (Lawlor, 2001).

La resistencia de las plantas a factores de estrés ambiental, además de ser atribuida a la sensibilidad y tolerancia a dichos factores, es función de los caracteres de productividad del hábitat en el que se presentan. En hábitats productivos las causas de estrés son consecuencia del agotamiento temporal o local de un recurso, por acción competitiva intra e interespecífica, debido a que los organismos presentan altas tasas de crecimiento. En cambio, en hábitats improductivos, un factor de estrés puede disminuir o eliminar el crecimiento de especies de baja capacidad competitiva, para su gradual sustitución por otras tolerantes a la causa de estrés (Grime, 1982).

Para las plantas de los cultivos más importantes el hombre ha seleccionado, generalmente, suelos con alto nivel de fertilidad o bien aquellos que posean las menores limitaciones para su crecimiento, ubicados principalmente en áreas de adecuada precipitación o en vegas de ríos que proporcionan opciones de riego y que satisfacen la alta demanda nutrimental de grandes densidades de plantas.

Las plantas cultivadas tienen demanda nutricional totalmente diferente a la que presenta las de la vegetación natural (normalmente tolerante a distintas restricciones edáficas Estrategia

Tipo I), adaptada a sitios con suelos pobres en nutrientes; sin embargo, entre las plantas silvestres también hay especies adaptadas a suelos con alta fertilidad (ruderales, Estrategia Tipo II), que presentan altos requerimientos nutrimentales muy similares a las plantas cultivadas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Estrategias de adaptación de plantas silvestres a suelos con baja y alta disponibilidad nutrimental.

DISPONIBILIDAD NUTRIMENTAL	ESTRATEGIA TIPO I PERENES TOLERANTES A RESTRICCIONES Crecimiento lento	ESTRATEGIA TIPO II DE CICLO CORTO O RUDERALES Crecimiento rápido
BAJA (Sitios pobres en nutrientes)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Baja tasa de absorción de nutrientes 2. Baja tasa de crecimiento de parte aérea y radical 3. Alta relación raíz/parte aérea 4. Alta longevidad foliar 5. Alta concentración de nutrientes en tejidos 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Baja tasa de crecimiento 2. Bajo almacenamiento de nutrientes 3. Alta relación raíz/parte aérea
ALTA (Sitios ricos en nutrientes)	<ol style="list-style-type: none"> 1. Baja respuesta de crecimiento de raíz y parte aérea 2. Alto almacenamiento de nutrientes (<i>Consumo de lujo</i>) 3. Baja eficiencia de uso de los nutrientes 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Alta tasa de absorción de nutrientes 2. Alta tasa de crecimiento 3. Alta eficiencia de uso de los nutrientes 4. Disminución de la relación raíz/parte aérea

Grime, 1982.

Las plantas con estrategia *tipo I*, tienen alta relación raíz / parte aérea pero son menos eficientes en uso de nutrientes que las ruderales (estrategia *tipo II*) o que las plantas cultivadas anuales. La característica más notable de plantas con estrategia *tipo I*, es la reducción al máximo de su tasa de crecimiento y no se aumenta dicha tasa aunque tengan alta disponibilidad de

nutrimentos, los cuales sin embargo, sí se absorben (consumo de lujo) y almacenan para utilizarse cuando la disponibilidad de ellos se vea reducida.

Las plantas adaptadas a elevadas altitudes sobre el nivel del mar (*Abies religiosa*, *Pinus hartwegii*, *Salix*, *Prunus*, *Alnus*, *Buddleia*, *Senecio*, *Eupatorium*, *Archibaccharis*), tienen también estrategia *tipo I*. Este tipo de plantas, tienen alta concentración de nutrimentos en su tejido, pero esta característica es una importante estrategia de adaptación para su sobrevivencia y reproducción. Otra estrategia de adaptación de plantas *tipo I* es poseer altas cantidades de reservas de nutrimentos en la semilla para facilitar el establecimiento de las plántulas después de la germinación.

Las plantas con estrategia *Tipo II*, tienen una tasa de crecimiento fuertemente disminuida cuando hay baja disponibilidad de nutrimentos y pueden desarrollar marcados síntomas por la carencia o deficiencia del nutrimento que limita el crecimiento en mayor medida.

Existen diferentes factores químicos del suelo (contenido y tipo de materia orgánica, pH o reacción del suelo, capacidad de intercambio de cationes, bases intercambiables, cantidad y tipo de salinidad, sodicidad, biodisponibilidad de nutrimentos, y otras) que determinan la distribución de la vegetación natural. Marschner (1995), menciona que por su distribución en suelos de diferente composición química, la vegetación puede clasificarse como *Acidófoba* y *Acidófila* (si hay rechazo o preferencia por suelos con pH ácido), *Calcícolas* y *Calcifugas* (si tienen afinidad o muestran sensibilidad a suelos calizos), *Halófitas* o *Glicófitas* (cuando presenta tolerancia o es sensible a suelos con alta salinidad) y *Metalófitas* (resistente a suelos metalíferos).

Para las plantas de los cultivos más comunes en el mundo no existe un suelo que cumpla con todas las características físicas, químicas y biológicas más favorables, que permitan a las plantas crecer de manera óptima con máximo rendimiento y productividad.

El ambiente del suelo es un sistema altamente heterogéneo, donde los agentes químicos y nutrimentos para las plantas se encuentran tanto en compartimentos bióticos (microorganismos

del suelo y compuestos de la materia orgánica del suelo) como en el ambiente físico del suelo (en la fase líquida, sólida y gaseosa) con una interacción profunda (Figura 2).

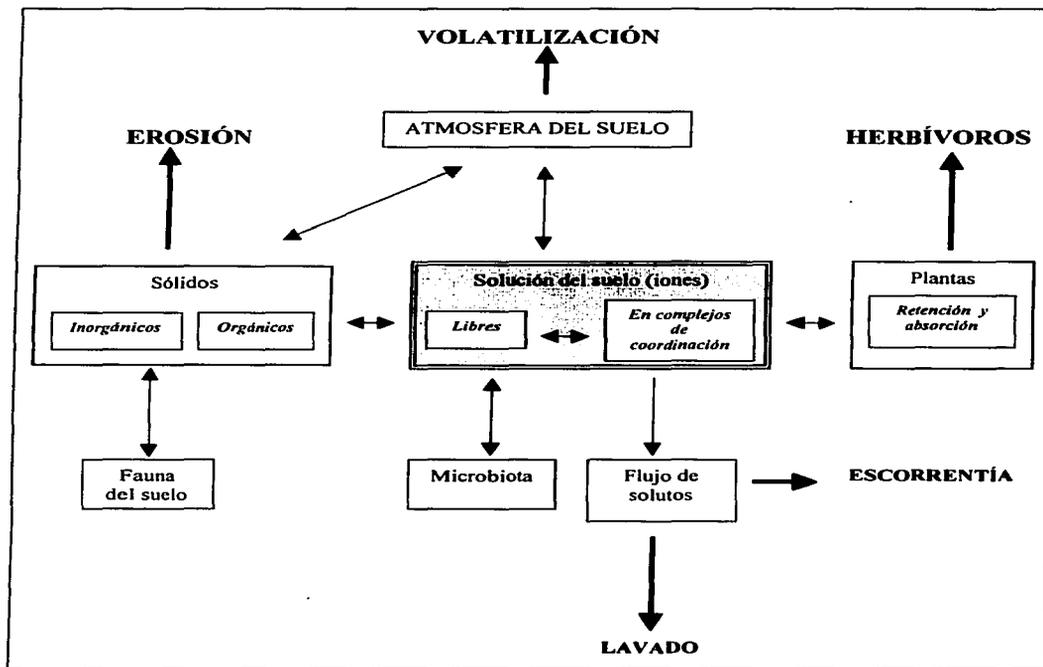


Figura 2. Interacción de agentes químicos en compartimentos del suelo y su pérdida o transferencia fuera del mismo (Wolt, 1994).

Las diferentes pérdidas de material nutritivo para las plantas atribuibles al lavado y escorrentía, los nutrientes que se pierden por erosión, las disminución de nitrógeno que se debe a procesos de desnitrificación y la constante extracción de los nutrientes que realiza la flora y la

fauna, influyen sobre la cantidad y balance de los nutrientes o sustancias químicas presentes en los diversos suelos, lo que origina deficiencias nutrimentales o toxicidad que influyen negativamente sobre el crecimiento (Cuadro 2).

Cuadro 2. Deficiencia y toxicidad de elementos asociados con condiciones adversas en algunos grupos de suelos^a FAO.

Grupo de Suelos	Clima (mas frecuente)	Condicion Adversa	Nutrimentos	
			Deficiencia	Toxicidad
Acrisol	Af, Aw y Am	Desequilibrio mineral	N, P y Ca, Mg	Al, Mn, Fe
Andisol	Cf y Cw	Desequilibrio mineral	P, B, Mo	Al
Arenosol	BS y BW	Tensión hídrica	K, Zn, Fe, Cu	nsr
Chemozem	Df	Condiciones adversas en la superficie	Zn, Fe, Mn	nsr
Ferrasol	Af	Desequilibrio mineral	Ca, Mg, P, Mo	Al, Mn Fe
Fluvisol	Af y Cw	Exceso de agua	nsr	Al, Mn Fe
Gleysol	Af, Am y Cf	Exceso de agua	Mn	Fe, Mo
Histosol	Af, Am, Cf y Cw	Exceso de agua	Si, Cu	nsr
Kastañozem	BW	Tensión hídrica	K, P, Mn, Cu, Zn	Na
Nitosol	Af y Am	Desequilibrio mineral	P	Mn
Phaeozem	Cf y Cw	Desequilibrio mineral	nsr	Mo
Podzol	Df, Cf y Cw	Desequilibrio mineral	Ca, K, N, P micronutrientos	Al
Planosol	Af y Cf	Exceso de agua	La mayoría de nutrientes	Al
Calcisol	BS	Condiciones adversas en la superficie	P, Zn, Fe, Mn	nsr
Solonchak	BS	Tensión hídrica	nsr	B, Na Cl
Solonetz	BS y BW	Tensión hídrica	K, N, P, Zn, Cu, Mn, Fe	Na
Vertisol	Cw y BS	Exceso de agua	P, N	S
Xerosol	BS	Tensión hídrica	Mg, K, P, Fe, Zn	Na
Yermosol	BW	Tensión hídrica	Mg, K, P, Fe, Zn	nsr

^aAdaptado de Baligar, Duncan y Fageria, 1990.

^bSegún García, 1988.

nsr = no se reportan

El Cuadro 2 muestra en resumen algunas características adversas, deficiencia y toxicidad de elementos asociadas con los principales grupos de suelos que la FAO ha reconocido en su leyenda de suelos del mundo, en las diferentes regiones del planeta.

En nuestro país, la accidentada topografía, el relieve físico y posición geográfica brinda una importante diversidad climática y biológica, que hace posible la presencia de gran variedad de procesos edafogenéticos que configuran una enorme diversidad de suelos.

A pesar de las limitantes nutricionales que para las plantas existen en los diferentes suelos, ellas pueden prosperar gracias a que han desarrollado mecanismos para aumentar la eficiencia en uso de nutrimentos (Eficiencia nutricional).

2. 1. 2. Eficiencia nutricional como respuesta al estrés

La eficiencia nutricional incluye a un conjunto de mecanismos de adaptación que permite a las plantas mayor capacidad de absorber (eficiencia en adquisición), translocar (eficiencia de translocación), acumular (eficiencia de acumulación) y utilizar los nutrimentos (eficiencia en uso) con tendencia hacia un aumento de biomasa o rendimiento de grano, en suelos de baja fertilidad o limitado suministro de nutrimentos (Ciarelli *et al.*, 1998).

La eficiencia de uso de nutrimentos de las plantas se define como la capacidad para producir la mayor cantidad de biomasa seca por unidad de mineral suministrado o absorbido (Marschner, 1995).

Las diferencias intraespecíficas e interespecíficas en eficiencia nutrimental, determinadas por controles multigenéticos, se relacionan con variaciones morfofisiológicas que ocurren en las plantas principalmente en la raíz y que mediante ellas, se incrementa la cantidad de nutrimentos que son adquiridos a través de los mecanismos de difusión, flujo de masa, intercepción radical o por el establecimiento de asociaciones simbióticas de la raíz con organismos del suelo (eficiencia de adquisición).

Las diferencias en eficiencia de uso de nutrimentos, además se pueden atribuir a la diferente *utilización* de los nutrimentos adquiridos o por conjugar de manera satisfactoria las condiciones de mayor adquisición y utilización (Cuadro 3).

Cuadro 3. Componentes de la variación genotípica de las plantas que influyen sobre su eficiencia nutricional*.

I. Adquisición del suelo

1. Rasgos morfológicos de la raíz (eficiencia del sistema radical)

- Alta relación raíz / vástago ante estrés por deficiencia nutrimental
- Gran desarrollo lateral y vertical del sistema radical
- Alta densidad de raíces o superficie de absorción, más pelos radicales, sobre todo bajo condiciones de estrés

2. Eficiencia fisiológica de absorción de iones por unidad de longitud de raíz

3. Generación de condiciones reductoras en la raíz y aumento en capacidad quelatante (Fe, Zn y Mn)

4. Aumento de "extensión" de sus raíces por asociaciones micorrízicas

5. Mayor longevidad de las raíces

6. Modificación de condiciones fisicoquímicas en su rizósfera para subsanar deficiencias minerales y tolerar toxicidades

II. Movimiento de nutrimentos a través de las raíces y liberación en el xilema

1. Transferencia lateral a través de la endodermis

2. Rápida liberación de iones al xilema

3. Control de absorción de iones y su distribución por los sistemas de la raíz y de la parte aérea o en ambos

- Distribución de iones entre raíz y tallo bajo deficiencia nutrimental
- Regulación en absorción de nutrimentos y uso en nivel integral

III. Distribución de nutrimentos dentro de las plantas

1. Grado de retranslocación y reutilización bajo condiciones de estrés

2. Almacenamiento y liberación de iones de la vacuola bajo deficiencia nutrimental

3. Compuestos quelatantes naturales en el xilema (p. e. Fe)

4. Modificación en la tasa de abscisión foliar y tasa de hidrólisis (p. e. P-orgánico)

5. Capacidad de almacenaje rápido cuando el nutrimento está disponible para un uso posterior

IV. Crecimiento y eficiencia metabólica bajo estrés nutrimental

1. Capacidad de funcionamiento normal ante concentraciones bajas de nutrimentos en tejidos

2. Sustitución de iones en funciones metabólicas (p. e. Na⁺ por K⁺)

V. Diferente grado en poliploidia y nivel de hibridación

*Amon, 1974.

La baja adaptabilidad a condiciones de estrés por deficiencias nutrimentales, se debe a la falta de capacidad que presenten las raíces para absorber alguno o varios de los elementos esenciales. La investigación y estudio de los requerimientos nutricionales de las plantas y los procesos fisiológicos asociados a ellos han sido relacionados con atributos de respuesta a factores ambientales y son considerables las variaciones de eficiencia de uso de nutrimentos entre especies y variedades de una especie cultivada.

Estas variaciones tienen como base algunas diferencias en control genético y que son expresadas en términos de caracteres morfológicos y fisiológicos en el Cuadro 3. La posesión y desarrollo de alguno o varios de los componentes de la variación genotípica que influyen sobre el uso adecuado de los nutrimentos en las plantas, y que se mencionan en el Cuadro 4, es lo que se denomina eficiencia nutricional de las plantas y puede ser evaluada por diferentes vías.

A partir de diferentes índices de eficiencia de uso de nutrimentos, los cuales consideran relaciones básicas entre acumulación de nutrimentos (fósforo y nitrógeno por ejemplo) con la biomasa seca total, de la raíz y la parte aérea, se puede hacer una diferenciación de eficiencia para diferentes genotipos o especies (Cuadro 4).

Cuadro 4. Índices utilizados en la evaluación de la eficiencia mineral.

Índice		Autor	Modelo	Unidades
Índice de eficiencia	IE	Furlani y Filho, 1990	$IE = (\text{Biomasa total})^2 / \text{Acumulación total de nutrimentos}$	$g^2 mg^{-1}$
Eficiencia de uso	UE	Rao, <i>et al.</i> , 1995	$UE = \text{Biomasa de vástago} / \text{Acumulación total de nutrimentos.}$	$g mg^{-1}$
Eficiencia en partición de biomasa	R/V	Marschner, 1995	$R/V = \text{Biomasa seca raíz} / \text{Biomasa seca vástago}$	S/D
Eficiencia de absorción de la raíz	ER	Jones, <i>et al.</i> , 1989	$ER = \text{Acumulación de nutrimentos} / \text{Biomasa seca de raíz}$	$mg g^{-1}$
Eficiencia en la translocación de la raíz	RUE	Soon, 1992	$RUE = \text{Acumulación de nutrimentos} / (R/V)$	S/D
Eficiencia por intercepción radical	RUELra	*	$RUELra = \text{Acumulación de nutrimentos} / (\text{Biomasa seca de raíz}) (\text{Longitud de raíz})$	$mg cm^{-1}$

* Propuesto por el autor.

Mientras IE es un índice que relaciona el crecimiento con la acumulación de nutrimentos, el UE, representa, de un nutrimento, los miligramos necesarios para producir una unidad de biomasa en vástago, lo cual indica que los genotipos de mayor eficiencia presentarán las menores magnitudes de IE en términos de valor absoluto. Los índices ER y ERT se asocian, con la eficiencia en actividad de la raíz para absorber al nutrimento (ER) y para llevarlo en cantidades óptimas a la parte aérea (ERT). De ésta manera los genotipos o especies que presentan valores numéricos (ER o ERT) mayores a otros, representan mayor eficiencia nutrimental que aquellos. Finalmente, la razón RAI / VAS, representa la relación en peso seco de biomasa de raíz y parte aérea y en forma clara, un valor numérico bajo de un genotipo con referencia a otros, significa una mayor eficiencia, reflejada como mejor distribución de la biomasa producida en la parte aérea.

Se ha indicado que las diferencias en eficiencia nutricional, y por lo tanto en demanda de nutrimentos, ocurren por diferentes razones, las cuales pueden estar relacionadas con la absorción, transporte y utilización de nutrimentos en las plantas.

Un ejemplo son las diferencias en requerimientos de N a nivel celular en plantas C₃ respecto a las de metabolismo C₄ durante el proceso de fijación de CO₂. Las plantas C₃ tienen en las hojas entre 50 y 60 % de sus proteínas solubles como RuBP¹, mientras que en las C₄, la misma enzima sólo se encuentra entre 5 y 10 % de las proteínas solubles totales (Marschner, 1995), y otras enzimas del ciclo de reducción fotosintética del carbono, que están en mayor concentración en plantas C₃ respecto a las C₄ (Lawlor, 2000).

En otro ejemplo, al comparar el crecimiento de avena silvestre con avena cultivada, la primera tiene mayor eficiencia en uso de fósforo lo que se debe a un mayor desarrollo de biomasa de raíz lo que le permite mayor absorción de fósforo independientemente del nivel de abastecimiento de éste (Marschner, 1995).

2. 1. 3. Adaptabilidad

Adaptación tiene diferentes acepciones en Biología: puede significar el hallarse ajustado al ambiente. En este sentido todos los organismos están adaptados a su ambiente. Adaptación puede significar también un proceso que ocurre durante el lapso de vida de un individuo

¹RuBP = Ribulosa bifosfato carboxilasa. Enzima que cataliza la fijación de CO₂.
Biología FES Zaragoza

(Adaptación fisiológica), o bien una adaptación puede ser un conjunto de “atributos” que permiten a un individuo prosperar en un ambiente determinado (Curtis, 1985).

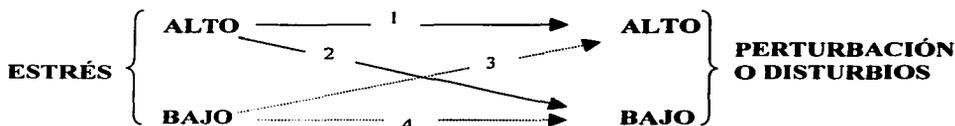
Las eucariofitas terrestres son una importante fase intermedia en el sistema continuo suelo-atmósfera, responden rápidamente a señales ambientales tales como cambios en la nutrición mineral, alteraciones en la calidad y cantidad de agua, cambios en la temperatura, presencia de agentes químicos naturales o sintéticos exógenos y a pesar de la mayor o menor intensidad con la que se presenten esos factores, la planta “se esfuerza” por producir la siguiente generación de individuos (Wilkinson, 1994).

Todas las plantas crecen y se reproducen en respuesta a la interacción entre los factores siempre cambiantes de su ambiente. La máxima tasa de crecimiento y rendimiento se tiene cuando los factores están en adecuado suministro y las plantas pueden competir con éxito por sus requerimientos.

Las plantas han desarrollado estrategias para adaptarse a situaciones cambiantes (variaciones en espacio y tiempo) en los factores del ambiente que pueden limitar su establecimiento, crecimiento y desarrollo Grime (1977, 1979 citado en Grime, 1982) menciona que existen dos tipos de factores externos que limitan la producción de biomasa de las plantas:

- Disturbios o Perturbaciones: Son aquellos que involucran destrucción total o parcial de la biomasa de la planta (actividad de herbívoros, enfermedades, fuego, heladas, etc.).
- Estrés: Factores que consideran las condiciones que restringen la productividad vegetal (carencia o insuficiencia de luz, agua, nutrimentos minerales, etc.).

Los efectos que produce la perturbación y el estrés, sobre la productividad de biomasa, pueden operar de manera independiente, sin embargo es más común la interacción a lo largo de un gradiente de estos dos factores en cuatro posibles condiciones ambientales:



1.-Alto estrés y alta perturbación →

Vegetación no auto regenerable

4.- Bajo estrés y baja perturbación →

Condiciones favorables, inducción de competencia

Ante la condición (1) de alta perturbación y alto estrés, la vegetación no puede regenerarse por sí misma y por otro lado, ante condiciones de bajo estrés y baja perturbación (4) las especies vegetales se desarrollan de manera óptima y sólo puede ser limitada su producción de biomasa, por la competencia con otras especies (Figura 3).

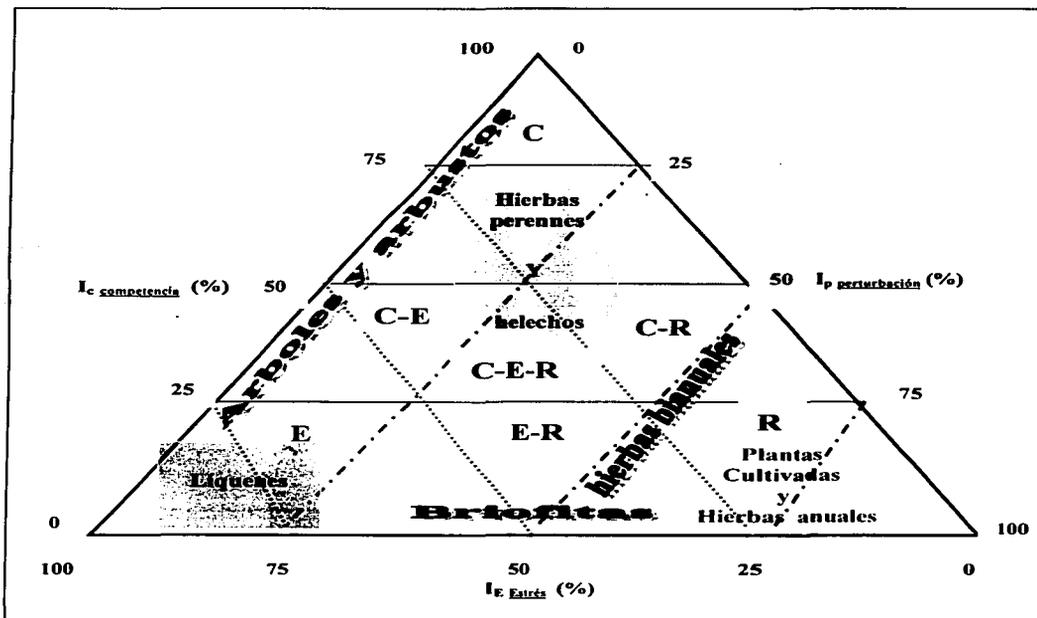
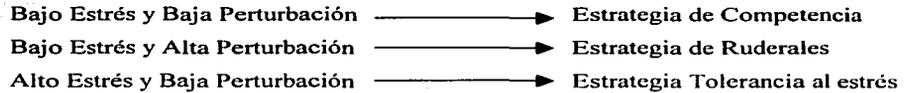


Figura 3.- Triángulo de Grime. Modelo de competencia, estrés y perturbación sobre las estrategias de las plantas. I_E , importancia relativa del estrés, I_P , importancia relativa de la perturbación e I_C , importancia relativa de la competencia. (Adaptado de Shugart, 1998).

El modelo del triángulo de Grime, tiene como base las estrategias de respuesta que las plantas tienen y puede predecir la proporción en que influye cada estrategia en la adaptación y las formas de vida de las plantas:



En el ambiente edáfico, se pueden presentar algunas de las situaciones mencionadas (competencia, ruderales y tolerantes) respecto al abastecimiento nutrimental:

1. Ante condiciones edáficas de bajo estrés (ausencia de toxicidades y de deficiencia hídrica o nutrimental) y baja perturbación (suelos bien drenados, no erosionables ni afectados por severa degradación), las plantas silvestres y cultivadas se desarrollan de manera óptima y sólo puede ser limitada su producción de biomasa por la competencia con otras especies, que se puede manejar o corregir en agroecosistemas al establecer la mejor densidad de siembra o en su defecto, seleccionar el suministro mas adecuado de nutrimentos y agua.
2. En una condición en la que el suelo presenta una alta perturbación (suelo altamente degradado, erosionado o contaminado) y alto estrés (toxicidades o deficiencia nutrimental), la vegetación no puede regenerarse por sí misma y se debe, para reincorporarlos a la producción, desarrollar técnicas y métodos de recuperación y restauración de suelos.
3. En la condición de bajo estrés y alta perturbación siempre existirá, en los sistemas de producción agrícola, un alto riesgo de dominancia de ruderales (maleza) con la consecuente disminución en los rendimientos. Esto, sin embargo, puede manejarse para eludir o atenuar el problema, con procedimientos cuyo sustento esté en los principios de la ecología (eliminar el control químico y promover el biológico).

4. Finalmente, en la situación de alto estrés y baja perturbación, se desarrollan en las plantas el conjunto de estrategias que abarca la tolerancia al estrés, y que incluye adaptaciones que pueden ser morfológicas, fisiológicas bioquímicas o enzimáticas.

La mayor parte de los suelos utilizables en el mundo no se encuentran en las situaciones extremas de alta perturbación - alto estrés y de baja perturbación - bajo estrés, sino que pueden ser ubicados en situaciones en las que la competencia entre plantas, la dominancia de ruderales y el desarrollo de estrategias de tolerancia de las plantas son situaciones frecuentes, lo que propicia una búsqueda de tecnologías tendientes a incrementar la producción de los agroecosistemas.

Por otro lado, sabemos que con base en las diferentes prácticas realizadas hasta ahora en el manejo de los suelos, se han modificado sus condiciones naturales, alterándolos en diferente grado, de manera que son cada vez más pobres o están altamente degradados reduciendo su potencial productivo.

Las plantas adaptadas a suelos minerales ácidos, utilizan una gran variedad de mecanismos para enfrentar los factores adversos del suelo que pueden ser regulados separadamente o estar interrelacionados. Las plantas pueden responder al estrés al presentar baja demanda interna o con incremento en la adquisición de nutrimentos limitantes al modificar su medio externo e influenciar la vida microbiana en la rizósfera y las asociaciones simbióticas entre los microorganismos y de estos con las raíces (Marschner, 1991).

Como se presentó en el Cuadro 3, son diferentes los mecanismos fisiológicos que gobiernan la eficiencia de absorción y la eficiencia de utilización de nutrimentos. El diseño de los programas para selección de genotipos o especies de plantas, tienen como base la variación en absorción y utilización de nutrimentos (Baligar *et al.*, 1990). Estos autores, han encontrado que la eficiencia de utilización del nitrógeno, está gobernada por cuatro variables principales:

- i). Absorción de nitrato o amonio
- ii). Nivel de actividad de la nitrato reductasa
- iii). Tamaño de la reserva de nitratos en el suelo
- iv). Habilidad para movilizar y translocar el nitrógeno a las partes útiles de la cosecha

La eficiencia de fósforo (rendimiento de grano/suministro de P) puede ser derivado de eficiencia en la utilización de fósforo (rendimiento de grano/obtención de P) y eficiencia en la obtención de fósforo (obtención de P/suministro de P) (Batten, 1992; Manske y Vlek, 1994).

En esta investigación se hacen extensivos los conceptos anteriores de eficiencia de utilización y obtención tanto al fósforo como al nitrógeno.

Dos tipos de mecanismo pueden otorgar eficiencia al fósforo: Mecanismos internos, los cuales permiten altos rendimientos por unidad de fósforo en el cultivo y mecanismos externos, los cuales permiten gran extracción de fósforo del suelo.

Los principales mecanismos externos son:

- Habilidad para desarrollar largos y finos pelos radicales hacia zonas de suelo que contienen fósforo disponible para las plantas
- Habilidad para solubilizar fósforo inorgánico del suelo a través de cambios de pH o liberación de agentes quelatantes
- Habilidad para utilizar fósforo orgánico a través de la liberación de enzimas (fosfatasas)
- Habilidad para asociarse con hongos micorrízicos (Hendley *et al.*, 1994)

2. 1. 4. **Incremento del área radical**

Solamente del 20 al 30% del volumen del suelo es explorado por las raíces (Mengel, 1982, citado por Manske y Vlek, 1994), pero existen diferencias entre especies y entre variedades.

Las variedades pueden ser seleccionadas de acuerdo a su longitud de raíz por volumen de suelo, como un criterio de eficiencia en la obtención de agua y nutrimentos (Manske y Vlek, 1994). Este mecanismo es conocido como “intercepción radical” y consiste, como ya se mencionó, en el desarrollo de una mayor elongación de la raíz bajo condiciones de estrés para tener un mayor espacio-volumen de exploración (Anuradha y Narayanan, 1991; McLaughlin y James, 1991, citados por Cruz *et al.*, 1994; Marschner, 1991).

2. 1. 5. Solubilización de P-inorgánico por cambios de pH y exudados de quelatantes

El pH de la rizósfera puede diferir del pH del suelo hasta en más de 2 unidades, lo que puede depender; de la forma de suministro de N (NH_4^+ , NO_3^- o fijación simbiótica de N_2), del genotipo de la planta, de su estado nutricional y la capacidad amortiguadora del suelo. En la mayoría de los casos, estos cambios de pH son causados por un desequilibrio en la relación catión-anión. A este respecto, la obtención de NH_4^+ y NO_3^- es de particular importancia, ya que estos iones son requeridos por las plantas en grandes cantidades. Como un resultado de la alta movilidad de NO_3^- en el suelo y su más rápida distribución hacia las raíces por flujo de masa y difusión, su obtención frecuentemente excede a la de NH_4^+ con un correspondiente incremento de pH en la rizósfera y en la superficie de la raíz, aún en suelos fuertemente ácidos (Jungk, 1993; Hendley, 1994; Marschner, 1995).

Varias formas de estrés tales como obstrucción mecánica, anaerobiosis y deficiencia mineral nutrimental (p.e. la de fósforo) pueden incrementar fuertemente la liberación de carbono por las raíces (Marschner, 1991). La cantidad de carbono orgánico liberado en la rizósfera puede alcanzar tanto como el 40% del total de la producción de materia seca de una planta (Lynch y Whippos, 1990, citados por Marschner, 1995). La liberación de exudados radicales de bajo peso molecular son de particular importancia en relación a la dinámica de los nutrimentos de la rizósfera. Algunas de estas especies químicas exudadas, están directamente involucradas en la movilización de los nutrimentos minerales escasamente solubles, otros exudados, de manera indirecta, influyen en la actividad microbiana en la rizósfera. Por ejemplo, el triptófano puede servir como una fuente de producción de auxinas para hongos ectomicorrízicos tales como *Pisolithus tinctorius* y otro aminoácido, la metionina, es indispensable como fuente de producción de etileno por hongos del suelo como *Acremonium falciforme*. El incremento en las concentraciones de estas fitohormonas en la rizósfera puede afectar considerablemente al crecimiento, morfología y fisiología de las raíces y de este modo, influir indirectamente en la adquisición de nutrimentos minerales.

También, ciertos flavonoides en exudados de raíz, tales como luteolina y bichamina, pueden respectivamente actuar como “señales bioquímicas” para la simbiosis entre leguminosas

Como respuesta a deficiencia de Fe, la liberación de aminoácidos no proteinogénicos, los también llamados fitosideróforos, se incrementa marcadamente. Los fitosideróforos pueden formar quelatos-Fe^{III} de alta estabilidad los cuales son selectivamente absorbidos por un sistema de transporte localizado en la membrana plasmática de las células radicales (Römheld y Marschner, 1990, citados por Marschner, 1992).

La actividad fosfatásica del suelo es una reacción enzimática efectuada por un grupo de exoenzimas denominadas fosfatasas las cuales catalizan la hidrólisis de compuestos ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Zavala, 1993). Esta reacción ocurre con frecuencia en los sistemas biológicos para movilizar fosfatos. La respuesta de actividad fosfatásica de raíz es una propiedad de las plantas que se ve influenciada por la edad (Calderón y Gabriel, 1994). Se tienen reportes de que al incrementar la concentración de P en solución nutritiva para trigos y triticales, la actividad fosfatásica de la raíz se ve inhibida con diferencias en el comportamiento entre especie y genotipo, por lo que se puede utilizar como parámetro de selección de genotipos para zonas con suelos ácidos (Helal, 1990, Cruz *et al.*, 1994).

La eficiencia de uso de nutrimentos por el trigo ha recibido una considerable atención y la de P se ha medido por diferentes medios, tales como índice de cosecha P y relación de eficiencia de P (Rendimiento por unidad de fósforo disponible) aunque este último es cuestionable (Jones, *et al.*, 1992).

Cruz *et al.*, (1994) reportan que en general los triticales muestran alto índice de eficiencia de uso de P en bajos niveles de aplicación del nutrimento, en soluciones nutritivas.

2. 1. 6. Relación suelo – nitrógeno – planta

Aunque la materia orgánica del suelo contiene aproximadamente 5 % por peso de N, sólo de 2 a 5 % del total es liberado anualmente por descomposición en forma de NH₄⁺. Este proceso es más rápido en suelos cálidos, bien aireados y húmedos. El amonio mineralizado, tiene un corto periodo de vida en el suelo; una parte de los iones son temporalmente absorbidos a la superficie de las arcillas cargadas negativamente o a las partículas orgánicas, otros son usados directamente

por las plantas. Eventualmente la mayoría de los iones amonio son oxidados por bacterias selectivas (*Nitrosomonas* o *Nitrobacterias*) a nitratos. Este proceso es rápido excepto que el suelo sea ácido, húmedo o con baja temperatura (Atlas y Bartha, 1998). Las principales formas de nitrógeno que las plantas absorben son iones (NO_3^-) y (NH_4^+).

En la mayoría de los suelos el NO_3^- es la forma mas abundante, sin embargo en suelos ácidos el NH_4^+ es el ion predominante, 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 NO_3^- . Aunque estos iones son la forma preferida por las plantas, su absorción y asimilación es un proceso metabólicamente mas caro que la asimilación de NH_4^+ , debido a que el NO_3^- debe ser reducido a NH_4^+ después de ser absorbido.

Raven (1985 citado por Pilbeam y Kirkby, 1992), estimó el costo metabólico de la asimilación de NH_4^+ en 296 fotones mol^{-1} de nitrógeno asimilado, mientras que para los NO_3^- es de 305 fotones mol^{-1} de nitrógeno asimilado. A pesar del extra metabólico, la asimilación de $^1\text{N-NO}_3^-$ está mas distribuida, probablemente porque es la forma mas abundante en los suelos. También hay evidencias de que plantas que crecen bien con aporte de N-NO_3^- , mejoran su rendimiento en peso seco (hasta en 50 % mas alto) con aplicación de las dos formas nitrogenadas (Sandoval *et al.*, 1993).

La concentración de N en tejido vegetal oscila entre 0.5 a 5 % del peso total de la materia seca, dependiendo de la especie de planta, tipo de tejido, edad del tejido y disponibilidad.

Las reservas de nitrógeno en el suelo son, con pocas excepciones enormes, comparadas con la cantidad contenida en la biomasa viva, (Larsson *et al.*, 1992). Sin embargo, la liberación por mineralización puede ser muy lenta y su disponibilidad para las nuevas plantas puede estar limitada por factores que afectan su movilidad por competencia intra o interespecifica o por denitrificación.

Así, el N-disponible puede ser el principal limitante de la productividad de las plantas.

¹ N-NO₃⁻ = Nitrógeno nítrico
Biología FES Zaragoza

Diferentes sistemas enzimáticos están involucrados en la asimilación de N, pero la nitrato reductasa (NR) es la primera enzima en la secuencia de reacciones involucradas en la asimilación de N-NO_3^- , requiere de NADH o NADPH, un sustrato y luz para inducción de la actividad enzimática (Oaks y Long, 1992).

Cuando el N-NO_3^- es removidos del medio o cuando es modificada la intensidad de luz, desaparece la actividad de la NR. También se sabe que productos finales de la asimilación de NO_3^- , tales como amonio mismo o aminoácidos que sean agregados al medio, inhiben la actividad de la enzima en microorganismos como *Neurospora crassa* (Marzluf, 1981 citado por Oaks y Long 1992). En plantas superiores, no es claro que la inhibición de la NR se deba a bajos niveles de NH_4^+ o de aminoácidos como la glutamina, (Filner, 1966; Oaks, et al., 1977 y Oaks, 1979 citados por Oaks y Long 1992). Se ha demostrado que la síntesis de la NR responde con la presencia de NO_3^- en la raíz de plantas de maíz y que cuando son removidos del sistema se inhibe la actividad de la enzima (Oaks y Long, 1992).

Las fuentes de N fisiológicas, son tejidos celulares u organelos, principalmente los cloroplastos, (Mifflin y Lea 1977 citados por Mengel, 1992) en los cuales son sintetizados los compuestos orgánicos de bajo peso molecular. El N, como elemento nutricional, está involucrado en numerosos procesos de los cuales los más importante para la producción de cultivos son: fijación de N por organismos procarióticos (en particular los que viven en simbiosis con las plantas superiores); reducción de NO_3^- y NO_2 ; asimilación de NH_4^+ en compuestos de reserva o fuentes fisiológicas y finalmente en la síntesis de proteínas o ácidos nucleicos en compartimentos celulares de demanda fisiológica del nutrimento.

Los iones NO_3^- son reducidos en el citosol y el HNO_2 resultante es transportado hacia el interior del cloroplasto donde es reducido por la nitrito reductasa a NH_3 . Si este compuesto es agregado como N-amoniaco (N-NH_4), se transporta al cloroplasto, donde es asimilado por la glutamina sintetasa, de aquí se forma el glutamato mediante la participación del α -oxoglutarato. La energía requerida para estos procesos metabólicos de reducción de formas oxidadas de N proviene de moléculas de ATP y electrones que son proporcionados por la fotosíntesis directamente (Mengel, 1992). Estas reacciones son de gran importancia porque proveen de nitrógeno orgánico al crecimiento de las plantas de los cultivos (Figura 5).

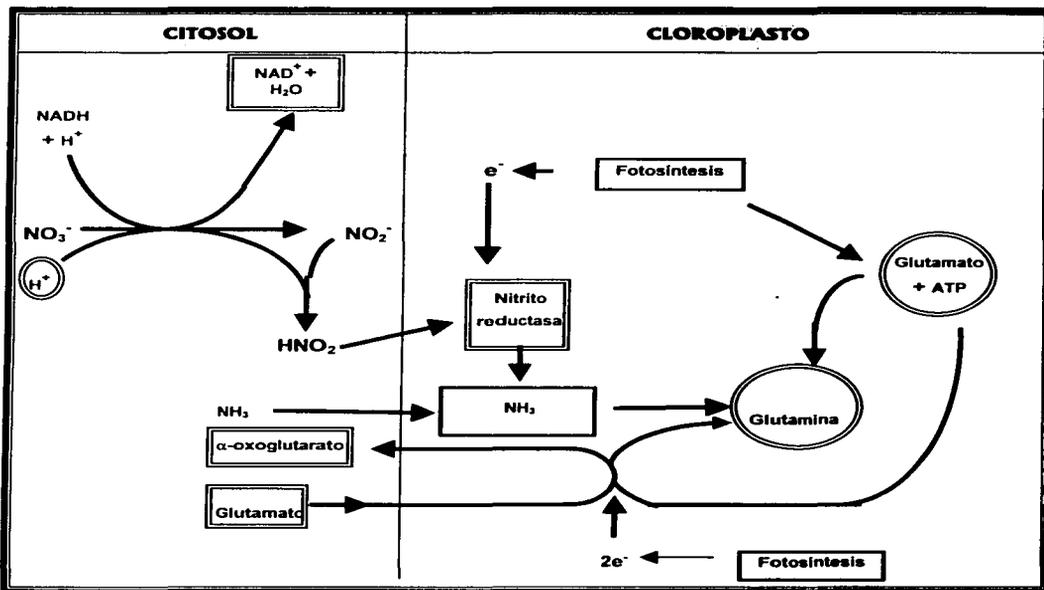


Figura 5. Reducción de NO_3^- en el citosol y reducción del HNO_2 y asimilación de NH_3 en el cloroplasto (Mengel, 1992).

2. 1. 7. Relación suelo – fósforo – planta

Las deficiencias de P en el suelo son limitante importante para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Whitelaw, 2000).

La concentración de $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$ y HPO_4^{2-} en la solución del suelo está usualmente en el intervalo de 0.1 a $10 \mu\text{mol l}^{-1}$, aunque este P en el suelo puede ser inmovilizado por adsorción o llevado a formas poco solubles o también por precipitación química (Van der Zee *et al.*, 1987; Frossard *et al.*, 2000). Tal inmovilización involucra la transformación de los fosfatos solubles, a fosfatos de hierro, aluminio, calcio y magnesio ($\text{Fe}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, $\text{Al}(\text{H}_2\text{PO}_4)_3$, $\text{Ca}_2(\text{HPO}_4)_3$, $\text{Mg}_2(\text{HPO}_4)_3$, entre otros) que son poco solubles.

La cantidad de P en suelo y planta es mas baja en comparación a la de N y K, sin embargo, es un elemento de gran importancia en la fisiología y nutrición vegetal (Djazuli y Tadano, 1990; Marschner, 1991).

El P existe en la naturaleza en una gran variedad de formas orgánicas e inorgánicas pero primariamente en insolubles o muy poco solubles formas inorgánicas.

La cantidad de P en la corteza terrestre es del orden de 10^5 toneladas métricas. Este elemento existe mineralógicamente principalmente como apatitas, minerales primarios con la fórmula básica $M_{10}(PO_4)_6X_2$. Comúnmente el mineral (M) es calcio y el anion (X) es flúor. El anion también puede ser Cl^- , OH^- o CO_3^{2-} . Diversas substituciones y combinaciones de M y X resultan en algunas 200 formas minerales de P que se encuentran en la naturaleza (Wild, 1986; Lindsay *et al.*, 1989).

La cantidad de P-orgánico varía considerablemente entre tipos de suelo. El P-orgánico se relaciona con el contenido de materia orgánica, entre y dentro de los diferentes perfiles. Las formas químicas del P-orgánico incluyen ésteres de inositol fosfato, fosfolípidos, ácidos nucleicos, azúcares fosforilados y derivados del ácido fosfónico, todos probablemente como complejos orgánicos. Estos compuestos forman sales muy insolubles a través de reacciones con Fe y Al bajo condiciones de acidez y con Ca ante condiciones de suelos alcalinos. También forman fuertes complejos con proteínas y con algunos iones metálicos, de igual forma, insolubles y no disponibles para las plantas (Wild, 1986; Radin y Linch, 1994).

Las plantas que prosperan ante estrés por carencia de P pueden deber su tolerancia a alguno de los dos caminos siguientes: *mayor absorción* del P fijado en los coloides del suelo e *incremento de eficiencia* en el uso del elemento absorbido (Polle y Konzak, 1990).

El P-inorgánico disponible es casi universalmente deficiente en los suelos, es absorbido por las plantas como iones ortofosfatos primarios ($H_2PO_4^{1-}$) y secundarios (HPO_4^{2-}) los cuales están presentes en la solución del suelo. La cantidad de cada forma presente depende principalmente del pH de la solución del suelo. A pH de 7.22 las dos formas se encuentra aproximadamente en cantidades iguales. Por debajo de este pH la forma iónica primaria es la más común y es la predominante en muchos suelos agrícolas.

El ion secundario llega a ser más importante a valores de pH por arriba de 7.22. La absorción de HPO_4^{2-} por la planta es más lenta que la forma $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$. Algunos compuestos orgánicos fosfatados solubles pueden ser absorbidos, pero generalmente estos tienen menor importancia bajo la mayoría de las condiciones del suelo (Lindsay, 1989; Hinsinger, 2001).

La rápida reposición de P en la solución del suelo es particularmente importante en las áreas del suelo donde las raíces están absorbiendo activamente al P (Jungk, 1993). La concentración requerida de P en la solución del suelo depende primariamente de las especies cultivadas, además de que las plantas responden diferente a fuentes del elemento dependiendo de la capacidad de fijación de éste elemento en el suelo (Jungk, 1993).

El suministro de P para la planta por el suelo, se lleva a cabo principalmente por dos procesos: flujo de masa y difusión. El flujo de masa contribuye en menor grado al suministro de P que la difusión. Específicamente, el flujo de masa aporta del 1 al 20% a la nutrición de P de las plantas. El mecanismo más importante implicado en el movimiento de P para ser absorbido por las raíces es la difusión. Con la excepción de los suelos extremadamente altos en P, ésta es responsable de la obtención de P por la raíz. Los factores del suelo que pueden influenciar la difusión del P son: porcentaje por volumen del suelo que es ocupado por el agua del suelo; tortuosidad en la trayectoria de difusión; la capacidad amortiguadora de fosfatos del suelo y la temperatura (Tisdale *et al.*, 1982).

El mantenimiento de una concentración conveniente de P en la solución del suelo depende del que está en la fase sólida que repone las cantidades tomadas por las plantas. La descripción del P en el suelo puede ser reducida a las siguientes relaciones dentro de estados simples (Sanyal y De Datta, 1991, citados por Cruz *et al.*, 1994):

- Solubilización de sales y minerales insolubles
- Intercambio electrostático de aniones
- Descomposición biológica de la materia orgánica

El P lábil del suelo es una fracción rápidamente disponible para las plantas y tiene un alto grado de disociación, lo que permite la reposición, en la solución del suelo, de este nutrimento (Tisdale *et al.*, 1982).

Cuando las raíces absorben P, la concentración de éste se ve reducida en la solución del suelo y su equilibrio químico es perturbado. Para recuperar el equilibrio, el P es repuesto particularmente por desorción mediante liberación del que está adsorbido en la fracción mineral sólida. De esta manera las plantas inducen la movilización del elemento (Jungk, 1993).

En suelos calizos la falta de habilidad de plantas calcífugas para movilizar y obtener P de la solución del suelo es factor clave que determina su sensibilidad y vulnerabilidad en suelos calcáreos. No se reconoce sin embargo que las altas concentraciones de iones bicarbonato (HCO_3^{1-}), en suelos calcimórficos, tengan efectos importantes que limiten el crecimiento y extensión de las raíces de plantas calcícolas.

2. 1. 8 Enzimas en la eficiencia nutrimental

Puede señalarse que en diversas condiciones climáticas y edáficas el P puede limitar el crecimiento y desarrollo de las plantas (Suelos de zonas lluviosas o de clima templado pero de origen ácido como Acrisol, Kastañozem, Nitosol y Andisol). Bajo estas características, la actividad fosfatásica de raíz (Portilla *et al.*, 1998), los exudados radicales principalmente ácidos orgánicos (Jones, 1998) y las micorrizas arbusculares (Al-Karaki *et al.*, 1998), juegan un papel determinante para la adquisición de este nutriente esencial.

La actividad fosfatásica es una reacción enzimática que llevan a cabo un grupo de enzimas denominadas fosfatasas, que catalizan la hidrólisis de los ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Zavala, 1993). La respuesta de actividad fosfatásica de raíz es una propiedad de las plantas que se ve influenciada por la edad (Calderón y Gabriel, 1994).

Al incrementar el nivel de P en la solución nutritiva para trigos y triticales, la actividad fosfatásica de la raíz se ve inhibida y el comportamiento entre especie y genotipo presenta diferencias, por lo que puede ser un importante parámetro de selección en suelos de zonas ácidas (Helal, 1990; Cruz *et al.*, 1994).

La eficiencia de uso de nutrientes por el trigo ha recibido una considerable atención y la de P se ha medido por diferentes medios, tales como índice de cosecha de fósforo y relación de eficiencia de fósforo (Rendimiento por unidad de fósforo disponible) aunque este último índice es cuestionable (Jones *et al.*, 1992; Cruz *et al.*, 2001).

También se ha encontrado relación entre la capacidad de alta producción de biomasa seca por unidad de P aplicado, con la actividad de la fosfatasa ácida (FA). Así mismo se tienen reportes de que el nivel de actividad de la nitrato reductasa (NR) es un factor que influye sobre la eficiencia de uso de N.

La actividad glutamina sintetasa (GS) está involucrada con la biosíntesis de ureidos, asparagina y con la síntesis de la misma nitrato reductasa, por lo que puede suponerse que la actividad de esta enzima, se puede relacionar directamente o indirectamente con la eficiencia en asimilación de NO_3^- por las raíces.

La actividad fosfatásica de la raíz tiene gran importancia en la hidrólisis de P-orgánico en suelos caracterizados por baja disponibilidad de este elemento.

Córdoba *et al.*, (1998); al considerar la actividad de la fosfatasa y su relación con acumulación de P con base en biomasa fresca y longitud de raíz mediante la relación siguiente:

$(\Sigma \text{de actividad fosfatásica})(\text{Acumulación de P})(\text{Biomasa de raíz - peso fresco}) * (\text{Longitud de raíz})^{-1}$; determinaron la relación de la actividad de la enzima fosfatasa (RAE) y encontraron una relación significativa con la eficiencia en uso de P en trigo, triticale y maíz.

Calderón y Gabriel (1993), encontraron que la variación inter e intraespecifica de la actividad fosfatasa en la raíz de trigo y triticale, está influenciada por la madurez fisiológica de la planta y tiene diferente respuesta a las diferentes formas de P-orgánico y P-inorgánico presentes en el suelo.

Respecto a la asimilación de N que es absorbido como NO_3^{1-} , la reducción de este ion es llevada a cabo por enzimas nitrato reductasas (NR) que catalizan la reducción de NO_3^- a NO_2^- y de ellas la enzima más ampliamente distribuida es la que está ligada a la coenzima NADH (EC 1.6.6.1) la cual tiene, para su actividad, un pH óptimo en 7.5 y se ha encontrado en la mayoría de las plantas. Otras enzimas nitrato reductasas (EC 1.6.6.2) que se han encontrado en algunas plantas son las que utilizan a las coenzimas NADH o NADPH como donadores de electrones.

Se ha demostrado que la síntesis de la NR responde a la presencia de NO_3^- en la raíz de plantas de maíz y que cuando dichos iones son removidos del sistema, se inhibe la actividad de la enzima (Oaks y Long, 1992).

Los iones NO_3^- son reducidos en el citosol, y el HNO_2 resultante es transportado hacia el interior del cloroplasto donde es reducido por la nitrito reductasa a NH_3 . Si este elemento es agregado directamente como N-amoniaco (N-NH_4), el ion NH_4^+ se transporta al cloroplasto, donde es asimilado por acción de la glutamina sintetasa para formar glutamato mediante la participación del α -oxoglutarato. La energía requerida para estos procesos metabólicos de reducción de formas oxidadas de nitrógeno, moléculas de ATP y electrones, es proporcionada por el proceso de la fotosíntesis directamente.

La Glutamina Sintetasa (**GS**) es una enzima fundamental en el metabolismo del N, cataliza la asimilación de NH_4 con utilización de ATP como cosustrato e interviene, con la enzima Glutamato Sintasa (**GOGAT**), en la regulación del ciclo Glutamina-Glutamato, precursor de todos los compuestos nitrogenados en las plantas (Zhang *et al.*, 1998). La enzima GS, está presente en gran cantidad de organismos vegetales y animales.

En las plantas superiores, esta enzima se ha localizado tanto en hojas, tallos, raíces, frutos y nódulos (Oaks, 1994).

La enzima GS de las hojas, se localiza además del citosol (citoplasma) en los cloroplastos mientras que en las raíces se ha encontrado la enzima GS en citoplasma y plastidios, pero en raíces de las leguminosas se encuentra principalmente en los nódulos (90 a 95 % de la GS radicular de las leguminosas, está presente en los nódulos).

En consecuencia, además de las reservas de NO_3^- o NH_4^+ presentes en el suelo, la mayor o menor capacidad de absorción de estos iones por las plantas, es una condición que influye sobre la eficiencia en uso de nitrógeno (**EUN**), sin embargo, también se ha reportado (Baligar *et al.*, 1990) que uno de los factores que gobiernan la eficiencia de utilización de N, es el nivel de actividad de la enzima nitrato reductasa.

Además la habilidad de las raíces para movilizar y translocar N a los sitios de mayor demanda, son otra variable que influyen sobre la EUN.

Aslam *et al.*, (1997) de la misma manera que Sagi *et al.*, (1998), mencionaron que, en cereales, la actividad de la nitrato reductasa, ha sido utilizada como indicador indirecto del uso eficiente de nitrógeno. Sin embargo también se reconoce que la correlación positiva que se

presenta entre la EUN y la actividad de la enzima nitrato reductasa, sólo se da con adecuados niveles de NO_3^- disponibles.

2. 1. 9 Micorrizas y eficiencia en absorción de nutrimentos

Las micorrizas, definidas en términos estructurales son asociaciones simbióticas mutualistas entre hongos del suelo y raíces de las plantas (Van der Heijden y Kuyper, 2001), dicha asociación no provoca en el hospedero ningún daño mas que la desviación de cierta cantidad de carbono en forma de fotosintatos que los hongos, en compensación, retribuyen con un sustancial incremento en la absorción de nutrimentos y agua. Las micorrizas están distribuidas en el 90 % de las especies de las plantas terrestres (Hodge, 2001). En escala global, las micorrizas ocurren en 83 % de especies de dicotiledóneas y 79 % de las monocotiledóneas y en todas las gimnospermas. Hay dos principales tipos de asociaciones micorrízicas: ectomicorrizas y endomicorrizas (Figura 6).

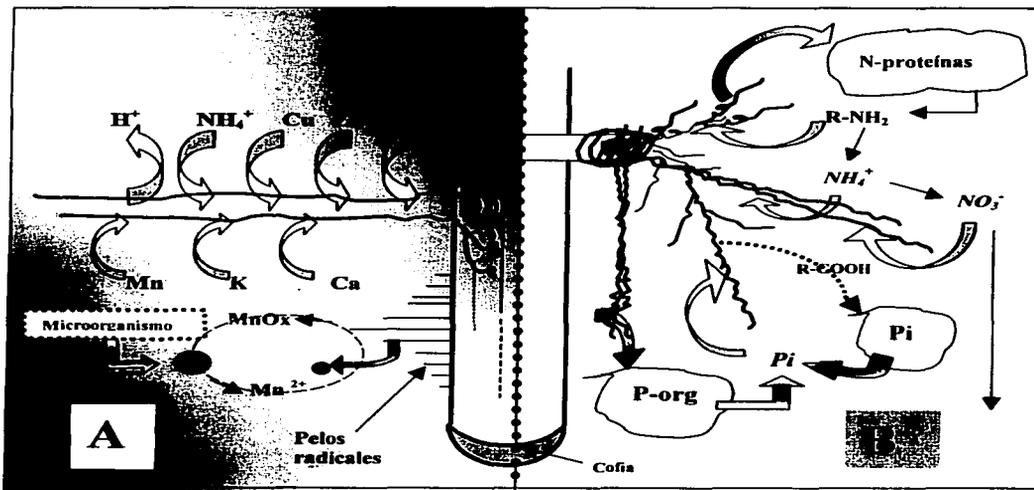


Figura 6. Modelo de la dinámica de nutrimentos en la hifosfera de las endomicorrizas MA (A) y ectomicorrizas (B) en las raíces (Adaptado Van Der Heijden y Kuyper 2001; Atlas y Bartha, 1998 y Fageria *et al.*, 2002).

En la asociación micorrízica existe una integración de la raíz de la planta con el micelio del hongo, que le da un sentido de unidad morfológica y fisiológica que permite a plantas micorrizadas habitar ambientes poco favorables e inaccesibles para plantas no micorrizadas, ya que en la primeras, la micorriza estimula mayor absorción de macronutrientes como fósforo y nitrógeno y micronutrientes como zinc, manganeso cobre y hierro e incremento en absorción de agua (Atlas y Bartha, 1998 y Fageria *et al.*, 2002), con el aumento en el área de absorción y la de exploración radical en mayor volumen de suelo en comparación con raíces no colonizadas.

En el caso de las micorrizas, que representan una contribución fundamental para la economía nutritiva de la planta, no se conocen diferencias en el proceso de colonización y su función, entre especies silvestres y cultivadas, sin embargo, los beneficios que reciben los hospederos de la asociación con hongos del suelo, depende de la edad de la planta, su constitución genética, condiciones de sitio y otros organismos como patógenos u otros hongos micorrízicos (Van der Heijden y Kuyper, 2001).

2. 1. 9. 1. Endomicorrizas

En esta asociación el hongo penetra en las células de la raíz, vive en ellas y también crece intercelularmente (Figura 6 A). Las más ampliamente distribuidas son las micorrizas vesículo arbusculares (VAM), pero también se tiene entre estas a las micorrizas orquidáceas (cuyos hongos principales son *Armillaria mellea* y *Rhizoctonia solani*) que se caracterizan por aumentar la capacidad de germinación de las semillas de los orquídeas (obligadamente micorrízicas), y micorrizas ericoides (brezal, arbutus azalea rhododendron y laurel americano), que se caracterizan por penetración no patógena de hifas fúngicas septadas que frecuentemente forman rollos o carretes intracelulares. La asociación raíz - hongo de tipo Erical, favorece una mejor nutrición nitrogenada. La nutrición fosfatada en plantas micorrizadas es mejor por una mayor actividad fosfatásica que en las no micorrizadas (Atlas y Bartha, 1998).

Las micorrizas arbusculares (MA) que probablemente evolucionaron con la flora terrestre del Devónico están formadas por la mayoría de las Angiospermas, Gimnospermas, Pteridofitas (helechos) y Briofitas con hongos de las familias *Acaulosporaceae*, *Gigasporaceae* y *Glomaceae*,

principalmente, los géneros más comunes son *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus* y *Sclerocystis*. Las MA no tienen efecto macroscópico sobre los rasgos morfológicos de la raíz. Su principal rasgo distintivo es la presencia de arbusculos y vesículas en la corteza de la raíz. Las hifas de los hongos están presentes intra e intercelularmente y forman redes dispersas alrededor de la raíz micorrizada. De un solo hongo, micorrízico se puede formar un gran número de esporas con diámetro de 20 a 40 μm .

El micelio micorrízico hace más tolerantes a las plantas a condiciones ambientales adversas como sequía, toxicidad a metales y acidez o alcalinidad del suelo. En uno de los beneficios más obvios para las plantas superiores, la micorriza incrementa la absorción de P y otros iones tales como el Zn^{2+} , SO_4^{2-} , y NH_4^+ y como consecuencia de ello aumenta el crecimiento (Jarstfer y Sylvia, 1993). Así, las aplicaciones o suministro de altas tasas de fertilización reducen las bondades de las micorrizas o lo que se ha denominado dependencia micorrízica (Yao *et al.*, 2001).

2. 1. 9. 2. Ectomicorrizas

Son comunes en Gimnospermas y Angiospermas leñosas (Haya, Robles, Abedules y otras coníferas) y ocasionalmente en herbáceas y gramíneas perennes, en suelos ácidos (pH 4.0 a 6.0) y en climas con temperaturas entre 15 y 30°C. La mayoría de los hongos ectomicorrizógenos son *Basidiomycetes* (*Boletus* y *Amanita sp*) y *Ascomycetes* en menor grado (Marks y Kozlowski, 1973 citados en Atlas y Bartha, 1998). Crecen bien con abastecimiento de azúcares simples (disacáridos) y azúcares alcoholados aunque desde luego requieren de aminoácidos y sales de amonio, vitaminas (tiamina y biotina) y por su lado liberan una gran cantidad de metabolitos a la planta entre los cuales se han reconocido a las auxinas, giberelinas, citoquininas, vitaminas, antibióticos y ácidos grasos).

Algunas ectomicorrizas pueden liberar enzimas celulolíticas, pero la actividad de estas células disminuye dentro de la planta. En esta asociación micorrízica el hongo forma una envoltura pseudoparenquimatosa de aproximadamente 40 μm de espesor alrededor de la epidermis, que facultó a la planta para aumentar su capacidad de absorber macro y micronutrientes en mayor cantidad. Aunado a lo anterior, esta capa proporciona mayor protección a enfermedades, debido quizá a que la protección pseudoparenquimatosa también

funciona como barrera e impide el ataque de patógenos y algunos *basidiomicetos* ectomicorrízicos producen antibióticos que protegen a la raíz de otros hongos que son patógenos.

La hifa penetra los espacios intercelulares de la epidermis y de la corteza de la raíz pero no invade las células vivas. La morfología de la raíz colonizada por ectomicorrizas, se altera formando agrupaciones pequeñas ramificadas dicotómicamente y se presenta una reducción de la región meristemática.

Además de los beneficios citados, en la asociación micorrízica, la planta obtiene mayor longevidad de las raíces que absorben nutrimentos y agua, incrementa su tolerancia a toxinas y aumenta los intervalos de resistencia a variaciones de parámetros ambientales como la temperatura, sequía y pH (Atlas y Bartha, 1998).

Como los mecanismos de adaptación a estrés nutrimental mencionados; entre los que están la elongación y ramificación del sistema radical, la actividad enzimática relacionada con la asimilación de nutrimentos, la liberación de exudados acidificantes y quelatantes que propician una mejor absorción de nutrimentos, la eficiencia interna que promueve mayor producción de biomasa a bajas tasas de absorción nutrimental, que en conjunto o en forma individual, permiten a las plantas incrementar la absorción de nutrimentos; las asociaciones micorrízicas, que también contribuyen a incrementar la cantidad absorbida de minerales del suelo, dependen de diversos factores tanto de la planta como del suelo.

Está ampliamente documentado el hecho de que las plantas aumentan su crecimiento y desarrollo por contribución de la colonización micorrízica, pero el grado de los beneficios que otorga la colonización es altamente variable en diferentes especies y aún en individuos de la misma especie, lo cual ha impulsado el término “dependencia micorrízica” propuesto por Gerderman e impulsado por Mengel, citados en Yao *et al.*, (2001). La dependencia micorrízica de los genotipos está fuertemente relacionada con la eficiencia en uso de P, debido a que en la mayoría de los casos, los beneficios en el hospedero, que provienen de la asociación micorrízica, están asociados a un incremento en la absorción de P vía los hongos micorrízicos especialmente en condiciones de baja disponibilidad de P, de esta manera la eficiencia de uso de P está estrechamente relacionada a la dependencia micorrízica (Yao *et al.*, 2001).

2. 1. 10 LITERATURA CITADA

- Al-Karaki, G. N., A. Al Raddad and R. B. Clark. 1998. Water stress and mycorrhizal isolate effects on growth and nutrient acquisition of wheat. *J. Plant Nutr.* 21: 891-902.
- Anuradha, M. and N. Narayanan. 1991. Promotion of root elongation by phosphorus deficiency. *Plant and Soil.* 176: 273-275
- Arnon, I. 1974. Mineral nutrition of maize. International Potash Institute. Ver-Woblaufen/Switzerland.
- Aslam M., K. Nielsen, R. L. Travis and D. W. Rains 1997. Nitrate uptake, efflux, and in vivo reduction by Pima and Acala cotton cultivars. *Crop Sci.* 37: 1795-1801.
- Atlas R. and R. Bartha, 1998. Microbial ecology. Fundamentals and applications. Fourth ed. Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park, Calif., USA
- Baligar, V. C., R. R. Duncan, and N. K. Fageria, 1990. Soil-plant interaction on use efficiency in plants: An overview. pp 352-374. In *Crops as enhancers of nutrient use*. Baligar, B. C. and R. R. Duncan Eds., Academic Press Inc. San Diego, Calif., USA.
- Batten, D.G. 1992. A review of phosphorus efficiency in wheat. *Plant and Soil.* 156: 146-168.
- Calderón, L. L. M. y J. M. Gabriel C. 1994. Evaluación de la influencia del fósforo sobre la actividad de la enzima fosfatásica ácida en distintos genotipos de trigo (*Triticum aestivum*) y triticale (*X Triticosecale* Wittmack). Tesis Profesional, FES Zaragoza, UNAM, Méx., D. F.
- Ciarelli, D. M., A. M. C. Furlani, A. R. Dechen and M. Lima. 1998. Genetic Variation among maize genotypes for phosphorus-uptake and phosphorus-use efficiency in nutrient solution. *J. Plant Nutr.* 21: 2219-2229.

- Cruz, F. G., J. L. Tirado, T., G. Alcántar, G. y J. A. Santizo, R. 1995. Evaluación de rasgos anatómo-morfofisiológicos en trigo y triticale ante condiciones de estrés nutrimental por carencia de fósforo. En XIII congreso Mexicano de Botánica. Cuernavaca, Mor., México.
- Cruz, F. G., J. L. Tirado, T. and G. Alcántar, 1994. Phosphatase radical activity response of wheat and triticale to deficiency of phosphorus in nutritive solution. 15th World Congress of Soil Science. 5b: 121-122.
- Cruz-Flores G., J. L. Tirado T., G. Alcántar G., J. A. Santizo R. 2001. Eficiencia de uso de fósforo y triticale y trigo en dos suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. Terra 19: 47-54.
- Córdoba, C. M., G. Cruz F., J. L. Tirado T. 1998. Eficiencia de la raíz en absorción y translocación de fósforo y su relación con la fosfatasa ácida radical en triticale. In Rodríguez, M. M. N., Sánchez G. P., Alcántar G. G., Torres Q. R. (Eds) 1998. 1er Simposio Nacional sobre nutrición de cultivos. Memorias. Querétaro, Qro. México.
- Curtis, H. 2000. Biología. Ed. Panamericana, México, D. F.
- Dzajuli, M. And T. Tadano. 1990. Comparison of tolerance to low ph and low phosphorus soil between swet and potato. In Simposium responses and tolerance mechanisms of plants to adverse soil conditions. 14 th World Congress of Soil Science. Tokio, Japón.
- Duncan, R. R. 1994. Genetic manipulation. pp 1-38. In Plant-environment interactions. R. Wilkinson E. Ed. Marcel Dekker, Inc. USA.
- Fageria, N. K., V. Baligar C. and R. Clark B. 2002. Micronutrients in crop production. Adv. Agron., Vol 77: 185-268. Elsevier Science, USA.
- FAO, 1999. Dinámica de población y la situación actual de la alimentación en el mundo. Programa de Población. Dirección de la Mujer y la Población. Roma, Italia.

- Frossard E., L M. Condrón, A. Oberson, S. Simaj and J. Fardeau. 2000. Processes governing phosphorus availability in temperate soils. *J. Environ. Qual.* 29: 12-53.
- Furlani, C. A. y U. J. Filho 1990. Eficiência na absorção e na utilização de fósforo em solução nutritiva. *Bragantia Campinas.* 49: 413-423.
- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática Köeppen 2ª Ed. Instituto de Geografía, UNAM.
- Grierson, W. 1994. Beneficial aspects of stress. pp 645-657. In *Handbook of Plant and Crop Stress*. Pessarakli, M. Ed. Marcel Dekker, Inc. New York, USA.
- Grime, P. 1982. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons Ltd., New York, USA
- Grime, P. 1989. Whole-plant responses to stress in natural and agricultural systems. pp 31-46. In *Plants under stress. Biochemistry, Physiology and ecology and their application to plant improvement*. Jones, H., T. J. Flowers and M. B. Jones (Eds.) Cambridge University Press.
- Helal, H. M. 1990. Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates. *Plant and Soil.* 123, 161-163.
- Hendley, M. J. 1994. Phosphorus efficiency and the forms of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars. *Plant and Soil.* 158:53-62.
- Hodge, A. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of but not plant capture from glycine patches in soil. *New Phytol.* 151: 725-734.
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237: 173-195.

- Jarstfer, A. G. and D. M. Sylvia, 1993. Inoculum production and inoculum strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. pp 349-377. In Soil microbial ecology. Application in agricultural and environmental management. F. Blaine Metting, Jr. Ed. Marcel Dekker, Inc. New York, USA.
- Jones, G., G. Blair and R. Jessop. 1989. Phosphorus efficiency in wheat an useful selection criterion. *Field Crops Res.* 21: 113-120.
- Jones, G. P. D., R. S. Jessop And G. J. Blair. 1992. Alternative methods for the selection of phosphorus efficiency in wheat. *Field Crops Res.* 30: 29-40.
- Jones, L. M. 1998. Organic acids in the rhizosphere - Critical review. *Plant and Soil.* 205: 25-44.
- Jungk, A. 1993. Mobilization of different phosphate fractions in the rhizosphere. *Plant and Soil.* 155/56: 91-94.
- Larsson C. M., M. Mattson, P. Duarte, M. Samuelson, E. Öhlen, P. Oscarson, B. Ingemarsson, M. Larsson and T. Lundborg 1992. Uptake and assimilation of nitrate under nitrogen limitation. pp 71-89. In Nitrogen metabolism of plants. Pilbeam P. J. and K. Mengel, (Eds.), Oxford Science Publications. Oxford. UK.
- Lawlor, D. W. 2001. Photosynthesis. BIOS Scientific Publishers. Springer-Verlag, New York, Inc. 3th Ed. USA, p 386.
- Lindsay, L. 1989. Phosphate minerals. In Mineral in soil environments. SSSA (Ed.) 2a Ed. Book Series No 1.
- Manske, G. and G. Vlek. 1994. The prospects of developing nutrient efficient varieties (nev) for wheat based on symbiosis with VA mycorrhizal fungi. In: Crop tolerance to abiotic stresses. Behl, R.K. (Ed.) CCS Haryana Agricultural University. India.

- Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil*. 134: 1-20.
- Marschner, H. 1992. Nutrient dynamics at the soil-root interface (rhizosphere). In: *Mycorrhizas in ecosystems*. Read, D. J. (Ed.) C.A.B International. Cambridge, UK
- Marschner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London, England.
- Mengel, K. 1992. Nitrogen: agricultural productivity and environmental problems. In *Nitrogen Metabolism of Plants*. pp 1-15. 33 *Procc of The Phitochemical of Europe*. K. Mengel and J. Pilbeam (Eds.) Oxford Science Publication. Oxford, UK.
- Oaks, A. and D. M. Long, 1992. NO_3^- assimilation in root systems: with special reference to *Zea mays* (cv. W64A X W182E). pp 91-102. In *Nitrogen Metabolism of Plants*. 33 *Procc of The Phitochemical of Europe*. K. Mengel and J. Pilbeam (Eds.) Oxford Science Publication. Oxford, UK.
- Oaks A. 1994. Primary nitrogen assimilation in higher plants and its regulation. *Review-Synthese*. *Can. J. Bot.* 72: 739-750.
- Pilbeam, D. J. and E. Kirkby, A. 1992. Some aspects of the utilization of nitrate and ammonium by plants. In *Nitrogen Metabolism of Plants*. pp 55-70. 33 *Procc of The Phitochemical of Europe*. K. Mengel and J. Pilbeam (Eds.) Oxford Science Publications. Oxford, UK.
- Polle, A. E. and F. C. Konzak. 1990. Genetics and plant breeding of cereals for acid soils and nutrient efficiency. In *Crops as enhancers of nutrient use*. Baligar, B. C. and R. R. Duncan Eds., Academic Press Inc. 81-130. San Diego, Calif., USA.
- Portilla, C. I., E. Molina, G. Cruz-Flores, I. O. Monasterio y G. G. B. Manske. 1998. Colonización micorrizica arbuscular, actividad fasfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. *Terra* 16: 55-61.

- Radin, W. J., Lynch, J. 1994. Nutritional limitations to yield: Alternatives to fertilization. In *Physiology and determination of crop yield. boote*, (Ed.) ASA, CSSA, SSSA. Wisconsin, USA.
- Rao, I. M., M. A. Ayarza. and R Garcia. 1995. Adaptive attributes of tropical forage species to acid soils I. Differences in plant growth, nutrient acquisition and nutrient utilization among C4 grasses and C3 legumes. *J. Plant Nutr.* 18: 2135-2155.
- Sagi M., A. Dovrat, T. Kipnis and H. Lips 1998. Nitrate reductase, phosphoenolpyruvate carboxylase, and glutamine synthetase in annual ryegrass as affected by salinity and nitrogen. *J. Plant Nutr.* 21: 707-723.
- Sandoval, V. M., Alcántar, G. G. y Tirado T. J. 1993. Momento oportuno de la aplicación de amonio y nitrato para incrementar la producción de grano de trigo. *Terra* 11: 61-66.
- Shugart, H. H. 1998. *Terrestrial ecosystems in changing environments*. Cambridge University Press, U. K. pp 144-204.
- Soon, Y. K. 1992. Differential response of wheat genotypes to phosphorus in acid soils. *J. Plant Nutr.* 15: 513-526.
- Tisdale, L. S., W. L. Nelson and L. S. Beaton. 1982. *Soil fertility and fertilizers*. Macmillan Publishing Company. 4a Edition. New York, USA.
- Van der Heijden, E. W. and T. Kuyper W. 2001. Does origin of mycorrhizal fungus or mycorrhizal plant influence effectiveness of the mycorrhizal symbiosis?. *Plant and Soil.* 230: 161-174.
- Van der Zee, S. E. A. T. M., Fokkink, L. G. J., and Riemsdijk, W. H. 1987. A new technique for assessment of reversible adsorbed phosphate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 599-604.

- Welch, W. J. 1993. How cells respond to stress. *Scientific American*. 5: 34-41.
- Whitelaw, M. A. 2000. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Adv. in Agron.* 69: 99-151. Academic Press.
- Wild, A. 1986. Russell's Soil conditions and plant growth. Longman Scientific & Technical. 11a Edition. New York, USA.
- Wilkinson, R. E. 1994. Plant – Environment Interactions. Marcel Dekker, Inc. USA. 585 pp.
- Wolt, J. D. 1994. Soil Solution Chemistry. Application to environmental science and agriculture. John Wiley and Sons, Inc. USA.
- Yao, Q., L. Xiaolin and P. Christie. 2001. Factors affecting arbuscular mycorrhizal dependency of wheat genotypes with different phosphorus efficiencies. *J. Plant Nutr.* 24: 1409-1419.
- Zavala, M. B., 1993. Influencia de P en la actividad fosfatásica de raíz entre variedades de trigo (*Triticum Aestivum*) y triticale (X *Triticosecale* Wittmack). Tesis Profesional, FES Zaragoza, UNAM, Méx., D. F.
- Zhang, C., S. Peng and J. Bennett. 1998. Glutamine synthetase of roots and leaves in response to nitrogen application at different growth stages in field grown rice. *J. Plant Nutr.* 21: 625-633.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPITULO III

3. OBJETIVO GENERAL

Determinar si la eficiencia en uso de N y P está relacionada con, variaciones de pH por actividad radical, con actividades fosfatasa ácida, nitrato reductasa y glutamina sintetasa de raíz y colonización micorrízica en trigo, triticale y maíz.

Para lograr este objetivo, se realizaron cuatro experimentos (dos en hidroponía y uno en suelos ácidos de diferente procedencia, en condiciones de invernadero y otro experimento en condiciones de campo en Villa de Allende, México), cuyo desarrollo fue sustentado con base en los siguientes objetivos específicos e hipótesis:

3.1. OBJETIVOS ESPECIFICOS E HIPOTESIS

3. 1. 1. Evaluar mediante diferentes índices la eficiencia de uso de N y P con base a la producción de biomasa, en genotipos de trigo, triticale y maíz y, su relación con la capacidad de variación del pH de las soluciones nutritivas.

Hipótesis: La eficiencia de uso de nutrimentos es diferente entre especies y entre genotipos.

3. 1. 2. Evaluar la actividad NR, GS y FA de la raíz y reconocer la posible relación de la actividad de estas enzimas con la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) y fósforo (EUF) en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L), triticale (*X Triticosecale* Wittmack) y maíz (*Zea mays* L).

Hipótesis: Existe relación directa, entre la actividad fosfatasa ácida (FA), nitrato reductasa (NR) y glutamina sintetasa (GS) de raíz con la eficiencia de uso de estos nutrimentos entre especies y entre genotipos.

3. 1. 3. Evaluar la actividad fosfatasa y el pH de suelo adyacente a la rizósfera en suelos ácidos, y su relación con el crecimiento de genotipos de maíz, trigo y triticale con diferente eficiencia de uso de N y P.

Hipótesis: Las variaciones de pH y actividad fosfatásica de suelo adyacente a la rizósfera, son inducidas en diferente intensidad por genotipos con diferencias en su eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo.

3. 1. 4. Determinar si hay relación de la colonización micorrízica arbuscular (MA) y de la inducción de variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera, con la eficiencia en uso de N y P, entre genotipos de maíz, trigo y triticale con diferente eficiencia en uso de N y P, cultivados en un Andisol durante un ciclo agrícola y con cuatro dosis de fertilización mineral nitrofosfatada.

Hipótesis: La eficiencia de uso de N y P, tiene relación con el porcentaje de colonización micorrízica (MA) y con la capacidad de variación del pH de suelo adyacente a la rizósfera, caracteres que son diferentes entre especies y entre genotipos +E y -E.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CAPITULO IV

4. MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó con una serie de cuatro experimentos escalonados: en el primero (apartado 5.1 de resultados), en condiciones de invernadero se determinó, en un estudio en hidroponia, la eficiencia de uso de N y P en diferentes genotipos de trigo, triticale y maíz (Cuadro 5). Para la evaluación de la eficiencia se usaron los índices de eficiencia mostrados en el Cuadro 6.

Con la selección de dos genotipos de cada especie (más y menos eficientes) en los siguientes experimentos, se desarrolló la investigación tanto en invernadero como en campo.

En el apartado 5.2 de los resultados, con las condiciones descritas en el Cuadro 11, se realizó en invernadero y condiciones de hidroponia un experimento para determinar, si hay relación entre las actividades de la fosfatasa ácida, de la glutamina sintetasa y de la nitrato reductasa de raíz con la eficiencia de uso de N y P.

El Cuadro 13 muestra la descripción de los factores y niveles utilizados en el apartado 5.3 para estimar la actividad de la raíz de los cereales a través de mediciones en invernadero de las variaciones de pH "in situ" y de la actividad de la fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera de trigo, triticale y maíz (más y menos eficiente) y su posible relación con la eficiencia de N y P en tres suelos ácidos.

En los apartados 5.4 y 5.5 se estudió la posible relación de la colonización nativa de micorrizas arbusculares (MA) y variaciones de pH de suelo adyacente a la rizósfera con la eficiencia en uso de N y P en trigo, triticale y maíz (más y menos eficientes) en un experimento a cielo abierto en dos ciclos de cultivo sucesivos en un Andisol de Villa de Allende.

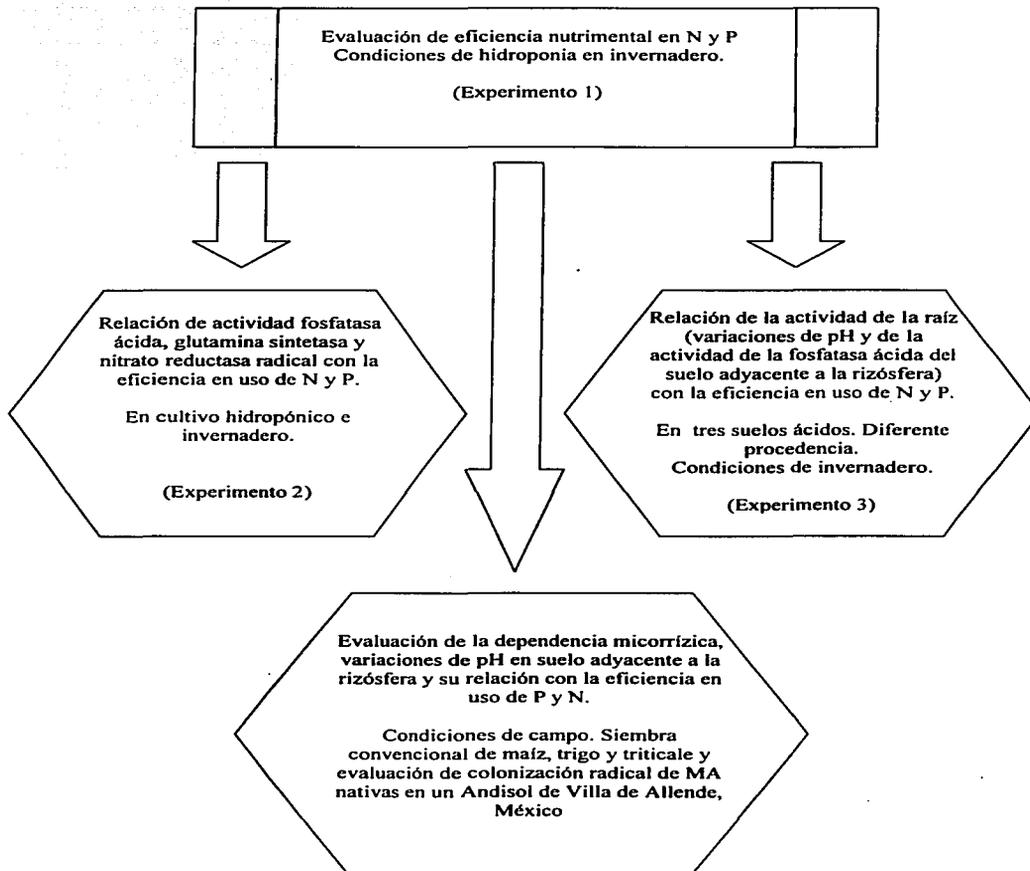
DIAGRAMA DE FLUJO

Figura 7. Diagrama de flujo de los experimentos realizados en Invernadero (Experimentos 1, 2 y 3) y a cielo abierto en condiciones de campo (Experimento 4).

CAPÍTULO V

5. RESULTADOS

5. 1 EFICIENCIA DE USO DE NITRÓGENO Y FÓSFORO EN DIVERSOS GENOTIPOS DE TRIGO, TRITICALE Y MAÍZ¹

Nitrogen and Phosphorus Use Efficiency in Wheat, Triticale and Corn Genotypes

5. 1. 1 RESUMEN

Se estimó la eficiencia nutrimental de N y P en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), triticale (X *Triticosecale* Wittmack) y maíz (*Zea mays* L.) para diferenciarlos como más eficientes (+E) y menos eficientes (-E), mediante el uso de diferentes índices que incluyen biomasa en peso seco, acumulación de N y P y distribución de biomasa en parte aérea, raíz y total, así como la longitud total de la raíz. Se encontró en trigo, que los criollos que se desarrollan en suelos ácidos (San Cayetano y Temporalero) acumularon mayor cantidad de nitrógeno y fósforo y su producción de biomasa fue más alta (hasta 50% mayor) en comparación con trigo (-E), lo que se indica por los índices evaluados. Para los triticales, la separación de (+E) y (-E) fue más compleja, pues los intervalos de eficiencia entre ellos fueron más estrechos y no presentaron diferencia estadística; sin embargo, San Lucas y Lamb-2, tuvieron mayor eficiencia nutrimental, debida más a la alta producción de biomasa que a la diferencia en acumulación de N y P. Las variedades de maíz a diferencia de los criollos y los híbridos desarrollados por INIFAP para suelos ácidos, tuvieron mayor eficiencia en uso de N y P, lo cual se debe más a su mayor acumulación de P que a la de N, por que los híbridos acumularon mayor cantidad de N, pero su eficiencia nutrimental, expresada como producción de biomasa fue menor.

Palabras clave: Cereales, genotipos más eficientes, genotipos menos eficientes.

5. 1. 2 SUMMARY

The nutrient efficiency of N and P was estimated in wheat (*Triticum aestivum* L.), triticale (X *Triticosecale* Wittmack) and corn (*Zea mays* L.) genotypes, in order to classify them as more

¹ Trabajo de investigación presentado como artículo en *TERRA* Vol. 20 (4), 411-422.
Biología FES Zaragoza

efficient (+E) and less efficient (-E) through the use of indexes, which include biomass (dry weight), N and P accumulation, total root length, and biomass partition in shoot, root and total. It was found that in wheat, the local races that grown in acid soils (San Cayetano and Temporalero) accumulated greater amount of N and P and their production biomass was higher (up to 50%) than that of wheat (-E), indicated by indexes evaluated. For triticales, separation of (+E) and (-E) was less clear because the efficiency intervals between them were narrower and they did not show significant statistical difference. However, San Lucas and Lamb-2 triticales, showed better nutrient efficiency due to the higher biomass production than of the difference in N and P accumulation. The corn varieties V-23 and V-105 unlike the local breeds and hybrids developed by INIFAP for acid soils, had a higher N and P use efficiency, atributive to a higher accumulation of P more than N, but their nutrient efficiency, expressed as biomass production was lower.

Index words: Cereals, more efficient genotypes, less efficient genotypes, nutritive solution.

5. 1. 3 INTRODUCCIÓN

El N y el P ocupan una posición excepcional en la nutrición vegetal como consecuencia de la alta cantidad que las plantas requieren de ellos. Las concentraciones de N y P en tejido vegetal, dependiendo de la especie de planta, tipo y edad del tejido y la disponibilidad de esos elementos en el suelo, se encuentran normalmente en el intervalo de 0.5 a 5% y 0.1 a 1.2%, respectivamente, del peso total con base en materia seca.

La deficiencia de P es uno de los factores que mas limitan la producción anual de cultivos en suelos ácidos de regiones templadas y tropicales (Fageria y Baligar, 1997). En los suelos tropicales ácidos existen altas concentraciones de Al y Mn que pueden llegar a ser tóxicos; además de la deficiencia de P, se presentan fuertes carencias de N-disponible, entre otros nutrimentos (Baligar *et al.*, 1997).

Las diferencias en absorción de nutrimentos y el rendimiento se relacionan con el desarrollo de la raíz (elongación y absorción), translocación y demanda por el vástago, del nutrimento absorbido (Fageria y Baligar, 1997).

Los genotipos de alta tasa de eficiencia nutrimental [$TEN = g$ (peso seco de parte aérea) (mg^{-1}) nutrimento en parte aérea], cuando crecen bajo condiciones de estrés en suelos ácidos, pueden tener ventajas adaptativas sobre otros que tienen alto consumo nutrimental y bajo rendimiento en peso seco. La eficiencia nutrimental es un mecanismo de adaptación de las plantas a condiciones de estrés como consecuencia de la baja fertilidad, que se dan en diferentes suelos.

Eficiencia nutrimental es la capacidad para producir mayor cantidad de biomasa seca por unidad de mineral aplicado o absorbido. Las diferencias en ésta se atribuyen tanto a la eficiencia en adquisición del nutrimento por las raíces, como a la adecuada utilización de éste por la planta, o a ambas características (Fageria y Baligar, 1997).

La variación de pH en la rizosfera es un mecanismo de tolerancia a bajas concentraciones de nutrimentos, por lo tanto, la capacidad de las plantas para modificar el pH está relacionada con la eficiencia en la absorción nutrimental. El pH de una solución nutritiva es una característica inherente a su composición, cada combinación específica de cationes y aniones tiene un pH específico (De Rijck y Schrevens, 1997). Existen evidencias del efecto de tipo de fuente de N sobre el pH de la rizosfera. La mayor disponibilidad de NO_3^- , y su consecuente absorción por la planta, implica una tendencia a excretar iones OH^- o HCO_3^- con la finalidad de mantener un equilibrio electroquímico en la membrana, aunque por otro lado, con la finalidad de aumentar la absorción de P, las plantas exudan ácidos orgánicos y modifican el pH de la rizósfera, influyendo así sobre la eficiencia mineral.

Con base en lo anterior, se planteó como objetivo de este trabajo evaluar, en genotipos de trigo, triticale y maíz, la eficiencia de uso de N y P, la relación de ésta con la variación de pH de las soluciones nutritivas y su relación con la producción de biomasa en los tres cereales.

5. 1. 4 MATERIALES Y METODOS

Para evaluar la eficiencia nutrimental de P y N en seis genotipos de trigo, triticale y maíz cuyo origen se describe en el Cuadro 5, la investigación se efectuó en condiciones de invernadero en dos etapas: otoño (septiembre a diciembre de 1996) e invierno-primavera (febrero a mayo de 1997), con aporte nutrimental completo en solución nutritiva con la siguiente composición:

(NH₄)NO₃, Ca(NO₃)₂, K₂SO₄, MgSO₄·7H₂O y NaH₂PO (2, 12, 5, 3 y 1.2 meq L⁻¹, respectivamente); H₃BO₃, MnCl₂, ZnSO₄, CuSO₄ y H₂MoO₄ (2.86, 1.81, 0.22, 0.15 y 0.08 mg L⁻¹); y Fe-EDTA, 2.6 mg L⁻¹. En ambos ensayos, se utilizó un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones, se usaron macetas de plástico pintado de negro con capacidad para 2.5 L con cuatro plantas cada una, sin ningún sustrato, abastecidas en forma permanente con aire filtrado proveniente de un compresor.

Cuadro 5. Genotipos de trigo, triticale y maíz utilizados en evaluación de eficiencia mineral.

Trigo	Origen	Triticale	Origen	Maíz	Origen
San Agustín Altamirano	VV	Eronga 83	CIMMYT	Pico de Gorrión	VV
San Agustín Berros	VA	Met-94 Secano	IT	Negro	VA
San Cayetano	VA	San Lucas	CIMMYT	V-23	IT
Met-95 Galvez	IT	Lamb-2	CIMMYT	V-105	IT
CH 93 Verano	IT	Alamos 83	CIMMYT	H-28	IT
Temporalera 93	VV	Cananea- 79	CIMMYT	H-135	IT

VV = Villa Victoria, VA = Villa de Allende, IT = INIFAP Toluca, CIMMYT = Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo.

Se realizaron cambios semanales de solución nutritiva a la cual se le determinó el pH inicial, para realizar un seguimiento diario y evaluar los cambios de pH (Δ pH) y establecer su posible relación con la eficiencia nutrimental.

Para determinar Δ pH se midió el pH de la solución nutritiva nueva al suministrarse a las plantas y después de cada uno de los tiempos indicados.

Durante la cosecha, se tomó toda la raíz y vástago (parte aérea) de las plantas a las que se les determinaron la longitud de raíz y el peso fresco después de quitar el exceso del agua utilizada en su lavado. Después se colocaron en bolsas de papel para secarlas a 80 °C en estufa con aire forzado hasta que alcanzaron peso constante.

En los ensayos realizados, se determinaron todas las variables que se requieren para la determinación de los índices de eficiencia que se señalan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Índices utilizados para evaluar la eficiencia mineral de fósforo y nitrógeno.

Índice		Autor	Modelo
Índice de eficiencia	IE	Furlani y Filho, 1990	$IE = (\text{Biomasa total})^2 / \text{Acumulación total de nutrimentos}$
Eficiencia de uso	UE	Rao, <i>et al.</i> , 1995	$UE = \text{Biomasa de vástago} / \text{Acumulación total de nutrimentos.}$
Eficiencia en partición de biomasa	R/V	Marschner, 1995	$R/V = \text{Biomasa seca raíz} / \text{Biomasa seca vástago}$
Eficiencia de absorción de la raíz	ER	Jones, <i>et al.</i> , 1989	$ER = \text{Acumulación de nutrimentos} / \text{Biomasa seca de raíz}$
Eficiencia en translocación de la raíz	RUE	Soon, 1992	$RUE = \text{Acumulación de nutrimentos} / (R/V)$
Eficiencia por intercepción radical	RUELra		$RUELra = \text{Acumulación de nutrimentos} / (\text{Biomasa seca de raíz}) (\text{Longitud de raíz})$

* Propuesto por los autores.
Ver unidades pág. 18.

Con ayuda del paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System), se efectuó un análisis de varianza y pruebas de comparación de medias (Tukey $\alpha = 0.05$) para los dos ensayos efectuados y una prueba de correlación entre índices de eficiencia y variación de pH de la solución nutritiva.

A partir de diferentes índices de eficiencia que consideran las relaciones entre acumulación de N y P con biomasa seca total, de raíz y de parte aérea, se propone la clasificación de los genotipos estudiados de cada especie como: más eficiente (+E) y menos eficiente (-E).

5. 1. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5. 1. 5. 1 Eficiencia nutrimental (NP) en trigo

Los valores promedio obtenidos, para producción y distribución de la biomasa en seis

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

genotipos de trigo (Cuadro 7), muestran que los criollos, San Cayetano y Temporalero produjeron la mayor biomasa tanto en raíz como en parte aérea y con excepción para biomasa de raíz en el trigo Temporalero, hubo diferencias significativas entre ellos con las demás variedades de trigo estudiadas.

Cuadro 7. Distribución o partición de biomasa en diferentes genotipos de trigo, triticale y maíz.

Genotipo	Biomasa seca					
	Parte aérea			Raíz		
	sep-dic 96	feb-may 97	— X	sep-dic 96	feb-may 97	— X
	g planta ⁻¹					
<i>Trigo</i>						
Altamirano	0.48	0.06	0.27 b	0.05	0.03	0.039 b
Berros	0.24	0.04	0.14 b	0.04	0.03	0.035 b
Sn. Cayetano	0.93	0.22	0.57 a	0.09	0.07	0.082 a
Verano	0.49	0.08	0.29 b	0.04	0.12	0.083 a
Galvez	0.24	--	0.24 b	0.04	--	0.04 b
Temporalero	0.73	0.12	0.42 b	0.06	0.05	0.054 b
<i>Triticale</i>						
Cananea	0.51	0.12	0.315 a	0.05	0.05	0.05 a
Eronga	0.76	0.13	0.447 a	0.07	0.05	0.060 a
Secano	0.50	0.07	0.284 b	0.04	0.03	0.038 b
Alamos	0.70	0.12	0.408 a	0.06	0.05	0.055 a
Lamb-2	0.64	0.23	0.435 a	0.06	0.08	0.069 a
San Lucas	0.44	0.30	0.368 a	0.05	0.08	0.066 a
<i>Maíz</i>						
Pico de gorrión	0.72	0.45	0.585 b	0.36	0.2	0.28 b
Negro	0.55	0.29	0.42 b	0.22	0.13	0.175 b
V-23	1.04	0.67	0.855 a	0.45	0.25	0.35 a
V-105	0.73	0.57	0.65 a	0.31	0.21	0.26 b
H-28	0.75	0.24	0.495 b	0.27	0.11	0.19 b
H135	0.64	0.34	0.49 b	0.3	0.23	0.265 b

Dentro de especie, letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DHS) a $P \leq 0.05$.

El trigo CH 93 Verano, produjo alta biomasa de raíz, pero su producción de biomasa de parte aérea tuvo un valor intermedio.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

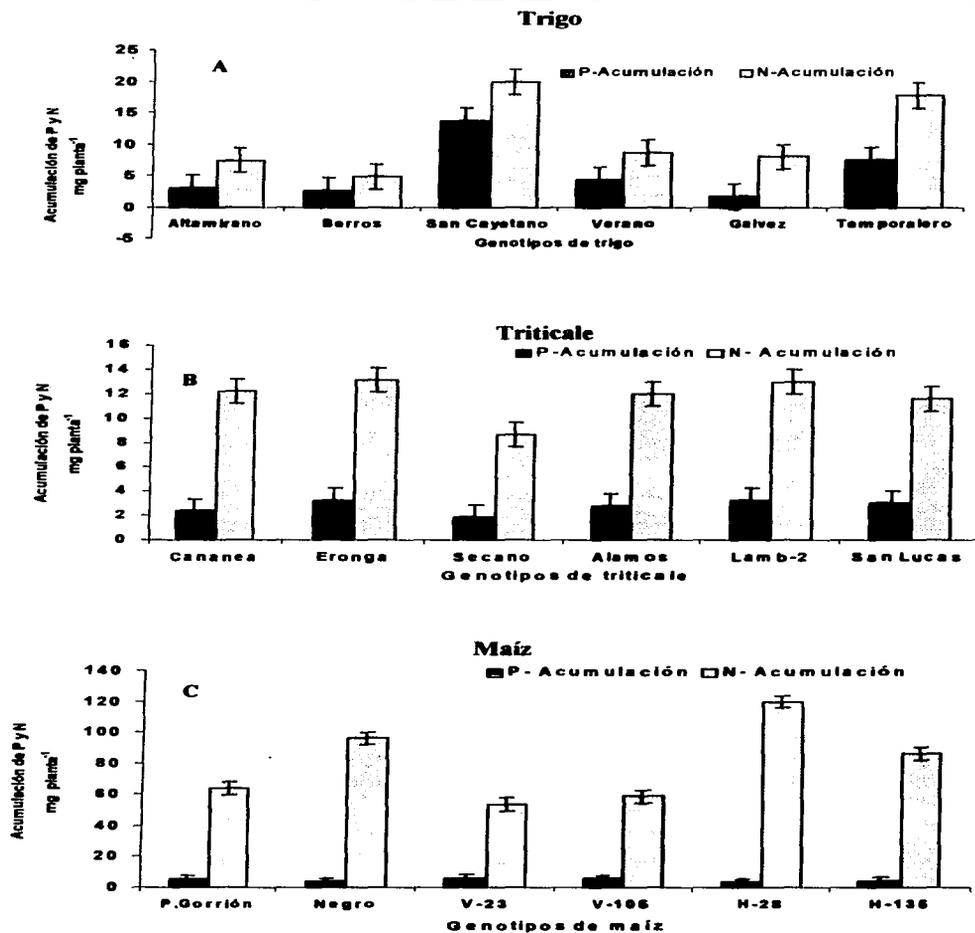


Figura 8. Acumulación, en trigo (A), triticale (B) y maíz (C), de nitrógeno y fósforo en condiciones de suficiencia nutrimental en solución nutritiva. Promedio de dos ensayos sep-dic 1996 y feb-may de 1997.
Correlación entre valores de acumulación de N y P, $r^2 = 0.84$.

La alta producción de biomasa seca de parte aérea y raíz, de las variedades de trigo San Cayetano y Temporalero, está directamente relacionada con la acumulación de los nutrimentos en estudio. Estas variedades presentaron mayor valor en esta variable al extraer N y P de la solución nutritiva hasta en más de 100% respecto a Altamirano y Berros (criollos) y más de 50% respecto a las variedades de trigo CH 93 Verano y Met-95 Gálvez del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Toluca (Figura 8A).

La diferencia en producción de biomasa que existe entre las variedades de trigo muestra que por arriba de $7.5 \text{ mg de P planta}^{-1}$, se tuvo una producción de más de 0.4 g en peso seco y sólo las variedades de trigo San Cayetano y Temporalero superaron este valor, por abajo del cual la producción de biomasa en peso seco fue entre 50 y 100% menor. La mayor acumulación de P en los tejidos vegetales, aumenta la necesidad de incorporar mayor cantidad de N y, como consecuencia, si está disponible, aumenta también la producción de biomasa.

La evaluación de eficiencia nutrimental (Figura 8), indica que los índices de eficiencia (IE) para N y P muestran entre sí una correlación significativa.

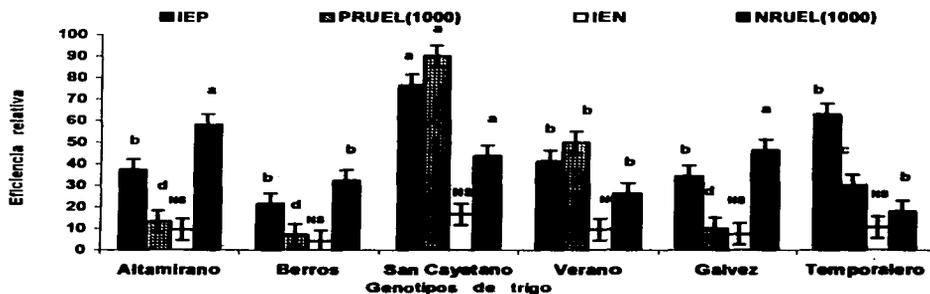


Figura 9. Índices de eficiencia (IEP y IEN fósforo y nitrógeno, respectivamente) y eficiencia por intercepción radical (PRUELra y NRUELra fósforo y nitrógeno, respectivamente) en trigo.

Letras diferentes dentro de cada índice de eficiencia indica diferencia significativa con prueba de Tukey (DSH), $P \leq 0.05$; NS = no significativo.

De la determinación de índices de eficiencia por intercepción radical, expresada como *PRUELra* y *NRUELra* (absorción por intercepción radical para P y N, respectivamente), se observó que las variedades de trigo San Cayetano, Altamirano y Temporalero fueron de alta

Cuadro 8. Diferentes índices para evaluar eficiencia nutrimental en genotipos de trigo, triticale y maíz.

Especie	(R/V) ^d	Índices de eficiencia de fósforo			Índices de eficiencia de Nitrógeno		
		(UEP) ^{ff}	ERP ^{ee}	RUEP ^{ee}	UEN ^{ff}	ERN ^{ee}	RUEN ^{ee}
		Biomasa seca de raíz (g)	Contenido de P en Biomasa seca de raíz (g)	Contenido de P en parte aérea (mg)	Raíz/parte aérea (g)	Biomasa seca de parte aérea (g)	Contenido de N en Biomasa seca de raíz (g)
Biomasa seca de parte aérea (g)	Contenido de P (mg)	de raíz (g)		Contenido de N (mg)		(Raíz/parte aérea) (g)	
Trigos							
Altamirano	0.34 b	144.25 NS	0.042 a	0.018 b	27.43 a	0.17 b	0.072 b
Berros	0.42 b	118.55 NS	0.027 b	0.006 b	23.51 ab	0.16 b	0.035 b
Sn. Cayetano	0.21 b	101.8 NS	0.051 a	0.036 a	22.71 ab	0.23 ab	0.166 a
Verano	0.88 a	99.07 NS	0.044 a	0.020 b	22.52 ab	0.19 b	0.083 b
Galvez	0.16 c	110.28 NS	0.059 a	0.013 b	26.12 ab	0.25 a	0.056 b
Temporalero	0.27 b	110.93 NS	0.053 a	0.033 a	21.88 b	0.32 a	0.215 a
Triticale							
Cananea	0.25abc	133.68 NS	0.050 ab	0.019 b	30.35 a	0.19 NS	0.08 b
Eronga	0.24abc	146.86 NS	0.032 c	0.007 b	25.25 ab	0.18 NS	0.04 b
Secano	0.27 a	298.76 NS	0.041 b	0.020 b	27.45 a	0.06 NS	0.08 b
Alamos	0.26 ab	135.78 NS	0.040 b	0.008 b	25.63 ab	0.17 NS	0.03 b
Lamb-2	0.21bc	127.97 NS	0.051 ab	0.037 a	25.42 ab	0.23 NS	0.17 a
San Lucas	0.19c	135.52 NS	0.061 a	0.037 a	24.21 b	0.35 NS	0.23 a
Maíz							
Pico de Gorrión	0.465 a	106.8 b	0.023 NS	0.059 NS	24.79 NS	0.091 NS	0.050 a
Negro	0.415 a	101.2 b	0.026 NS	0.012 NS	24.00 NS	0.111 NS	0.050 a
V-23	0.4 ab	145.0 a	0.021 NS	0.017 NS	24.72 NS	0.113 NS	0.098 a
V-105	0.405 a	112.4 a	0.024 NS	0.016 NS	25.17 NS	0.105 NS	0.070 a
H-28	0.415 a	129.0 b	0.019 NS	0.010 NS	24.09 NS	0.107 NS	0.057 a
H-135	0.57 a	112.2 b	0.020 NS	0.009 NS	24.29 NS	0.081 NS	0.036 b

Dentro de la misma columna, por cada especie, letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DHS) a $P < 0.05$.

Índices de, (Marschner, 1995)^d; (Rao et al., 1995)^{ff}; (Jones et al., 1989)^{ee}; (Soon, 1992)^{ee}.

eficiencia en intercepción para P y N, mientras que CH 93 Verano y Met-95 Galvez se ubican en lugar intermedio, y Berros se presentó como el menos eficiente. El Cuadro 8 muestra otros índices de eficiencia evaluados. La distribución de biomasa asociada con la eficiencia nutrimental se puede estimar con ayuda de la razón peso seco de raíz/parte aérea. Con la menor razón indicada, las variedades de trigo San Cayetano y Temporalero tuvieron estrecha relación con la alta cantidad de nutrimentos que se desplazaron hacia la parte aérea.

San Cayetano y Temporalero produjeron mayor cantidad de biomasa en parte aérea (vástago) y tuvieron los máximos valores de acumulación de P y N y, como consecuencia los índices de eficiencia de P y de N (IEP e IEN, respectivamente) fueron altos (Figura 9). Respecto a UEP y UEN propuestos por Rao *et al.* (1995), estos índices representan los miligramos de P y N necesarios para producir un gramo de biomasa en la parte aérea (vástago). Los genotipos San Cayetano y CH 93 Verano resultan eficientes para P, mientras para N, el Temporalero es más eficiente que los anteriores. Para UEP y UEN, CH 93 Verano, resultó eficiente, sin embargo, su razón raíz/parte aérea es la mayor y así su alta distribución de biomasa hacia la raíz lo hace menos eficiente. Al evaluar los índices RUE y ER en San Cayetano como más eficiente y Berros como menos eficiente, se confirman los valores encontrados con los otros índices utilizados para ambos nutrimentos (Cuadro 8). Con los valores encontrados para los distintos índices evaluados y con la finalidad de encontrar una relación efectiva entre ellos, se planteó una matriz de correlación que muestra sólo aquéllos con mayor significancia.

La matriz de correlación (Cuadro 9) muestra al índice IEP e IEN (Furlani y Filho 1990), con alta correlación con el índice de razón de biomasa (RAI/VAS) y con el índice RUE, que propuso Soon (1992), el cual representa la eficiencia de translocación del nutrimento de la raíz a la parte aérea.

En general, hay valores aceptables de correlación de estos índices de la raíz con la eficiencia de absorción de la raíz (ER) Jones *et al.*, (1989). Al analizar los resultados (Figura 9, Cuadro 8) de evaluación de eficiencia nutrimental para P y N, se encontró que San Cayetano y Temporalero fueron más eficientes (+E); Berros, CH 93 Verano y Met-95 Galvez, menos eficientes (-E), y en término medio de eficiencia, el trigo Altamirano.

Cuadro 9. Coeficientes de correlación entre índices de eficiencia nutrimental en trigo, triticale y maíz.

	EUP	EUN	RAI/VAS	ERP	ERN	RUEP	RUEN
Trigo							
IEP	0.245 NS	-0.188 NS	-0.511*	0.3953 NS	0.569 *	0.930*	0.882*
IEN	0.030 NS	0.194 NS	-0.453	0.3828 NS	0.208 NS	0.850*	0.629*
ERP	-0.175 NS		-0.899*		0.714*	0.643*	0.565*
ERN		-0.634*	-0.759*			0.640*	0.818*
RUEP			-0.771*				0.745*
Triticale							
PEI	0.743*	0.376 NS	-0.564*	0.0126 NS	0.0267 NS	0.781*	0.694*
NEI	0.493 NS	0.714*	-0.507*	0.1507 NS	-0.3498 NS	0.807*	0.410 NS
PRE	-0.408 NS		-0.741*			0.579*	
NRE		-0.832*	-0.387 NS				
PRUE			-0.771*				0.745*
Maíz							
IEP	0.210 NS	0.623*	-0.386 NS	0.281 NS	0.466 NS	0.809*	0.916*
IEN	-0.097 NS	0.696*	-0.464 NS	0.525 NS	0.493 NS	0.942*	0.956*
ERP	-0.700*		-0.774*		0.724*	0.764*	0.628*
ERN		-0.833*	-0.936*	0.724*			0.712*
RUEP		0.597*	-0.649*	0.763*	0.668*	0.961*	0.745*

*, **, significativo al nivel de probabilidad 0.05 y 0.01, respectivamente. NS, no significativo.

IE, Índice de eficiencia = $(\text{Biomasa total})^2 / \text{Acumulación de nutrimento total}$, (IEP y IEN para fósforo y nitrógeno respectivamente).

EU, Eficiencia de uso = $\text{Biomasa raíz} / \text{Acumulación de nutrimento total}$, (EUP y EUN para fósforo y nitrógeno respectivamente).

R/V, Partición o distribución de biomasa eficiencia = $\text{Biomasa seca raíz} / \text{Biomasa seca de parte aérea}$.

ER, Eficiencia de absorción de la raíz = $\text{Acumulación de nutrimento total} / \text{Biomasa seca de raíz}$, (ERP y ERN para fósforo y nitrógeno respectivamente).

RUE, Eficiencia de translocación de la raíz = $\text{Acumulación de nutrimento total} / (\text{R/V})$, (RUEP y RUEN para fósforo y nitrógeno respectivamente).

5. 1. 5. 2 Eficiencia nutrimental (NP) en triticales

Se ha indicado que el triticale, absorben más P del suelo y tiene, además, mayor producción de proteína cruda por unidad de biomasa que el trigo (Bushuk y Larter 1980), esto puede ser consecuencia de una alta eficiencia de uso o mayor absorción de N. En los resultados del primer ensayo no hubo, diferencia significativa en la producción de biomasa de la parte aérea, mientras que en el ensayo de febrero a mayo de 1997, los genotipos de triticale Lamb-2 y San Lucas produjeron mayor cantidad de biomasa de la parte aérea, con diferencia estadística con los otros genotipos (Cuadro 7). Entre los genotipos de triticale las diferencias, son menos evidentes que en las variedades de trigo, quizá por su mayor amplitud de base genética que les permite mejor adaptación a distintas condiciones.

La biomasa de raíz, con base en peso seco, fue constante en los dos periodos en todos los genotipos. En promedio, de los seis triticales estudiados, la menor biomasa se tiene en el triticale Met-94 Secano con $0.038 \text{ g planta}^{-1}$ y en éste también se encontró el valor más bajo de acumulación de fósforo y de nitrógeno. Respecto a la acumulación de N y P, Cananea, Eronga, Lamb-2 y San Lucas presentaron en forma aproximada los mismos valores (Figura 8B). Al analizar la razón de acumulación de N y P en los genotipos de triticale, se observaron valores de N: P de 3.5:1 hasta 5:1. Los genotipos de triticale Cananea y Met-94 Secano de menor biomasa de parte aérea, presentan una razón N:P mayor de 4.5:1 (más N por unidad de P). San Lucas y Lamb-2 con una razón N:P menor de 4:1 son más productivos. La evaluación de eficiencia nutrimental de N y P tanto en triticale como en trigo, se realizó con apoyo de diferentes índices (Cuadro 8).

En triticale, la producción de biomasa y los índices de eficiencia tienen menores diferencias entre genotipos que las que presentan las variedades de trigo. San Lucas, Lamb-2 y Eronga 83, en forma consistente, mostraron una alta producción de biomasa y un mayor valor de eficiencia de uso para los dos nutrimentos. El triticale menos eficiente fue el Met-94 Secano, material liberado por INIFAP para la región del Valle de Toluca, el cual, junto con el triticale Alamos, produjo la menor cantidad de biomasa entre los genotipos estudiados; así también ambos tuvieron la menor acumulación de P y N y la mayor razón raíz/vástago por mayor desarrollo del sistema radical, en detrimento de la parte aérea, quizá atribuible a una baja eficiencia interna en uso de los nutrimentos (Cuadro 8). Por otro lado, Lamb-2 y San Lucas presentaron una baja razón raíz/vástago y como consecuencia una alta eficiencia nutrimental.

Como se indicó, UEP y UEN, representan los miligramos de P y N requeridos para producir un gramo de biomasa en el vástago, así Lamb-2, Cananea y San Lucas tuvieron alta eficiencia (+E). Met-94 Secano necesitó más miligramos de N y P para producir un gramo de biomasa por lo que se clasifica como menos eficiente (-E), lo cual también quedó indicado en los índices que involucran parámetros de la raíz (ER y RUE).

Al utilizar los resultados de acumulación de N y P y los índices de eficiencia estudiados, se concluye que entre los triticales, el Met-94 Secano es el que puede catalogarse como menos

eficiente (-E), mientras que Lamb-2 y San Lucas son más eficientes (+E) y Eronga, Cananea y Alamos se ubicarían en un nivel intermedio de eficiencia.

El Cuadro 9, muestra el análisis de correlación para los índices de eficiencia en triticale. Hay en ellos un comportamiento muy consistente y similar al descrito para las variedades de trigo, es decir alta correlación negativa de la razón de biomasa (RAI/VAS) con valores significativos y con el que representa la eficiencia de translocación del nutrimento (Soon, 1992).

5. 1. 5. 3 Eficiencia nutrimental (NP) en maíz

En maíz la producción de biomasa por mg de P acumulado, muestra que las dos variedades estudiadas V-105 y V-23 y especialmente la última con $0.855 \text{ g planta}^{-1}$ sobresale ante híbridos y criollos. Los híbridos H-28 y H-135 y principalmente el criollo Negro (0.495 , 0.49 y $0.42 \text{ g planta}^{-1}$ respectivamente), tuvieron la menor producción de biomasa de parte aérea.

El maíz Negro y el Híbrido H-28 con 0.175 y $0.19 \text{ g planta}^{-1}$ tuvieron la menor producción de biomasa de la raíz con base en peso seco; esto representa aproximadamente la mitad de lo que alcanzó V-23 (Cuadro 7). Los híbridos de maíz acumularon mayor cantidad de N que las variedades mejoradas, pero éstas más P que los híbridos. Se debe destacar que la acumulación de N, fue mayor en los criollos que en las variedades mejoradas. Al efectuar en maíz el cálculo de las relaciones N:P en acumulación, se encontró que van de 10:1 a 34:1. Las variedades V-105 y V-23 y el criollo Pico de Gorrión con relación menor de 15:1, tuvieron alta producción de biomasa y el híbrido H-28 con relación 34:1 fue el menos productivo y de menor eficiencia nutrimental.

En orden descendente en acumulación de N (Figura 8C), el maíz H-28 y luego el Negro tuvieron los valores más altos (119 y $96 \text{ mg de N planta}^{-1}$, respectivamente), sin embargo como ya se indicó, en ambos, la biomasa de parte aérea fue de las más bajas, lo cual señala que no obstante su alto nivel de N acumulado, su menor acumulación de P, respecto a las otras variedades (3.65 y $4.135 \text{ mg de P planta}^{-1}$), tuvo fuerte influencia sobre la baja producción de biomasa por tratamiento. Aunque la producción de biomasa de raíz de V-23 fue la más alta, el análisis de la razón raíz/parte aérea lo señala como el maíz que distribuyó su biomasa de manera más eficiente. El menos eficiente es el híbrido H-135. Con la evaluación de los diversos índices, se encontró que las variedades mejoradas son las de mayor eficiencia nutrimental respecto a los híbridos y los criollos estudiados con excepción del Pico de Gorrión (Cuadro 8).

Las variedades V-23, V-105 y Pico de Gorrión, se clasificaron como más eficientes (+E); H-135 y H-28, menos eficientes (-E) y Negro fue de eficiencia nutrimental intermedia entre las variedades e híbridos estudiados.

El análisis de las correlaciones entre los índices de eficiencia evaluados (Cuadro 9) muestra que los IE de Furlani y Filho (1990) tienen correlación significativa con los índices de eficiencia de la raíz ER y RUE (Jones *et al.*, 1989 y Soon, 1992) y estos con la distribución de biomasa o razón raíz/parte aérea. Los índices de eficiencia en uso UE (Rao *et al.*, 1995), también se correlacionan significativamente con los IE y con los índices de eficiencia de la raíz. De acuerdo con los resultados de eficiencia evaluados por diferentes índices, se tiene que cualquier de los índices de eficiencia utilizados puede ser aplicable a este tipo de estudios.

La relación (raíz / parte aérea) asociada con la eficiencia nutrimental mostró que, en los genotipos más eficientes (+E) de los cereales de grano pequeño (trigo y triticale), aproximadamente 20 % del peso total con base en materia seca fue desarrollo radical, mientras que los menos eficientes (-E) del trigo (Berros y CH 93 Verano), la biomasa de raíz fue hasta 40 y 80%, respectivamente, y en triticales (Secano) cerca de 30%. En el maíz más eficiente (V-23), 40% de la biomasa total se tuvo en la raíz y en los menos eficientes (H-28 y H-135) fue mayor que 55%.

Poseer una alta biomasa radical es un rasgo anatómico y morfológico importante que faculta a la planta para explorar mayor volumen de suelo y con ello aumentar su absorción de nutrimentos, situación que ocurrió en el maíz V-23 que produjo la mayor biomasa de raíz pero así también la mayor biomasa en parte aérea dando la mejor distribución de parte aérea/raíz; sin embargo cuando el incremento de la biomasa de raíz es a costa de una disminución de la del vástago, influye negativamente sobre los rendimientos como parece ser el caso del trigo Verano que produjo alta biomasa en raíz pero media del vástago.

De los otros índices de eficiencia utilizados en el presente estudio (Jones y Jessop, 1989, Soon, 1992 y Rao *et al.*, 1995), se encontró que todos ellos permiten distinguir diferencias entre genotipos de la misma especie y así clasificar algunos de ellos como más eficientes y otros como menos eficientes en el uso de P y N. En el cuadro 9 de correlación entre índices de eficiencia puede apreciarse que en trigo y triticale (excepto ERN para triticale), los índices que involucran la raíz, ER de Jones y Jessop (1989) y RUE (Soon, 1992), tienen alta correlación significativa con la distribución de la biomasa (Marschner, 1995).

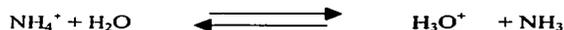
Para el maíz, el índice de Soon (1992), tiene alta correlación con los demás índices. Esto sugiere que es factible utilizar este índice como parámetro de selección de genotipos de maíz para suelos en los que la disponibilidad de fósforo y nitrógeno sea limitada.

A diferencia de una mayor producción de biomasa por unidad de nutrimento tomado, las plantas C₄ (maíz) tienen menor contenido de N en porcentaje por peso seco, lo cual, en calidad de forraje, no es mejor que las plantas C₃ (trigo y triticale).

La relación N:P que se encontró indica que en plantas C₄, a diferencia de las C₃, la concentración de N respecto a la de P disminuye y por ésta razón en triticale las relaciones N:P que se encontraron, están en el intervalo de 3.5:1 a 5:1 y en trigo de 3:1 a 6:1, mientras que en maíz hubo relaciones N:P en el intervalo de 10:1 a 34:1. Estas diferencias se han atribuido a la concentración de la Ribulosa bifosfato carboxilasa (Brown, 1985) que como proteína soluble presente en la célula de plantas C₄ está entre 5 y 10 %, mientras que en células de plantas C₃, la enzima citada puede tener una concentración hasta de 60 % de las proteínas solubles.

5. 1. 5. 4 Variación de pH de solución nutritiva y su relación con la eficiencia nutrimental

Existe en las plantas una absorción preferencial de iones NO₃⁻ respecto a la forma amoniacal, aunque la absorción de los primeros implica mayor costo metabólico, además, la proporción NO₃⁻ : NH₄⁺ utilizada en este estudio es de 6:1 (14% del N total aplicado, está en forma de amonio). De Rijck y Schrevens (1997) sugieren que en una solución nutritiva no debe haber más de 10% de N-NH₄ del total aplicado. Esta característica explica el incremento de pH de las soluciones nutritivas entre 24 y 72 h en todas las especies y variedades estudiadas. Si el pH de una solución nutritiva, llega a 8 o cerca de este valor por una alta absorción de NO₃⁻ (liberación de OH⁻), se induce un sistema amortiguador con base en NH₄⁺ y su base conjugada:



Este sistema parece ser más efectivo en los genotipos eficientes pues se asocia con los resultados obtenidos una rápida tendencia a la neutralidad.

A partir del sexto día de ser aplicada la solución nutritiva, el trigo San Cayetano (+E) mostró una tendencia a acidificarla mientras que en el trigo Berros (-E) se llegó al décimo día y no se neutralizó el pH de ella (Figura 10).

En los genotipos de triticale, Secano menos eficiente (-E), elevó en las primeras horas, el pH de la solución nutritiva más que los más eficientes (+E) San Lucas y Lamb-2, pero su capacidad para disminuir el pH posteriormente, fue menor que la expresada por los más eficientes (+E); en un pH cercano a la neutralidad, las plantas de los genotipos (+E) expresaron mejor su crecimiento ante una mayor absorción de nutrimentos.

Después del sexto día, en todos los genotipos de triticale hubo una tendencia del pH a la neutralidad de la solución nutritiva pero fue más marcada en los más eficientes (+E) hacia el día diez (Figura 10).

En maíz, el Negro tuvo mayor capacidad para elevar el pH a tres días de aplicada la solución nutritiva, pero su disminución o retorno a valores de neutralidad no se compara con el V-23 que tiende a ser rápido en sus variaciones de pH, tanto en el incremento temprano (tercer día), como en la disminución entre quinto y sexto días.

El Cuadro 10, muestra la variación de pH de la solución nutritiva en la parte final del segundo ensayo (etapa madura) en él se observa que las diferencias entre especies tuvieron alta significancia estadística con una ligera disminución de pH en maíz y un aumento hasta en dos veces en la concentración de iones hidrógeno realizadas por trigo y triticale, si se considera la escala logarítmica de pH.

Cuadro 10. Variación de pH de la solución nutritiva y su coeficiente de correlación con longitud de raíz e índice de eficiencia de fósforo y nitrógeno.

Especie	pH inicial	Variación de pH	Longitud de raíz	Coeficiente de correlación Variación de pH versus		
				Longitud de raíz	IEP	IEN
			cm			
Trigo	7.39	-0.21 b	53.13 c	-0.11 NS	0.72 **	0.55 *
Triticale	7.39	-0.19 b	46.27 b	-0.045 NS	-0.05 NS	0.15 NS
Maíz	7.39	0.09 a	38.66 a	-0.53 *	0.20 NS	0.15 NS

Dentro de columna, letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DHS), $P \leq 0.05$.

*, **, significativo al nivel de probabilidad 0.05 y 0.01, respectivamente. NS, no significativo.

IEP y IEN índice de eficiencia para fósforo y nitrógeno, respectivamente ($IE = (\text{Biomasa total})^2 / \text{Acumulación de nutrimento total}$).

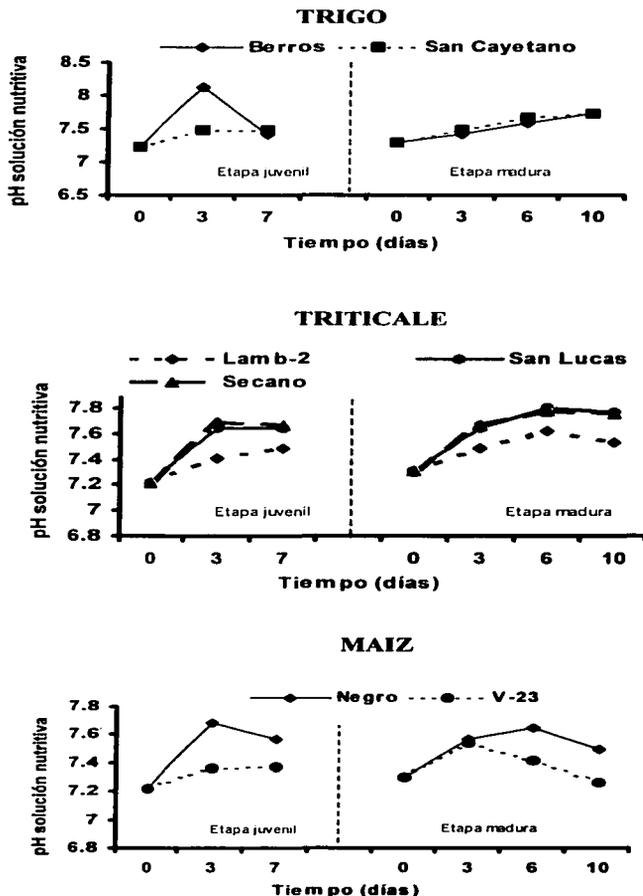


Figura 10. Variación de pH de la solución nutritiva inducida por trigos (San Cayetano), triticales (San Lucas y Lamb-2) y maíz (V-23), más eficientes (+E) y, trigo (Berros), triticale (Secano) y maíz (Negro) menos eficientes (-E).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La variación de pH no parece estar influenciado por la longitud de raíz en los cereales de grano pequeño (trigo y triticale), mientras que el maíz puede presentar alguna relación de su longitud de raíz con la variación en el pH de la solución nutritiva. El trigo fue la única especie, que presentó relación significativa de las modificaciones de pH de la solución nutritiva con los índices de eficiencia de P y N; al ser cultivado en solución nutritiva.

Clark (1990), reportó que el N se mueve en el suelo por flujo de masa, de ahí que la longitud de las raíces, y su posible elongación, no es importante para aumentar la absorción de N, sobre todo si hay buen abastecimiento de este nutrimento y también si hay adecuada humedad en el suelo para mover el N hacia la superficie de las raíces. Esto, explica la poca relación entre longitud de raíces de trigo y triticale con la variación de pH. Para el maíz esta correlación fue baja pero significativa y de signo negativo ($r^2 = -0.53$).

Existen diversas evidencias experimentales de que la acumulación del N absorbido, respecto a la de P y viceversa, están metabólicamente relacionadas en una interacción positiva. Con los resultados de estas observaciones, se ha comprobado lo anterior, y se verifica también con el alto valor de correlación altamente significativo entre la acumulación de estos nutrimentos ($r^2 = 0.84$) en las tres especies.

La variación de pH de las soluciones nutritivas utilizadas en este estudio puede ser un indicador de la respuesta que tendrá la raíz de las plantas al desarrollarse en el suelo. De esta manera puede presumirse que la capacidad de inducir cambios en pH de la solución influye sobre la eficiencia nutrimental de las plantas.

Así, el trigo (San Cayetano), los genotipos de triticale (Lamb-2 y San Lucas) y el maíz (V-23) más eficientes tienen una mayor capacidad amortiguadora de pH que los menos eficientes, lo que les permite propiciar una mejor condición fisicoquímica de su ambiente para permitir una mejor absorción nutrimental, lo cual se refleja en la acumulación y distribución de los nutrimentos entre raíz y vástago.

5. 1. 6 CONCLUSIONES

Las variedades de trigo más eficientes (+E) extraen hasta 100% más N y P que los menos eficientes (-E); en los genotipos de triticale la separación de más eficientes y menos eficientes fue menos clara debido, quizá, a su mayor base genética y en los genotipos de maíz, es claro que los híbridos, de menor base genética, tuvieron la menor eficiencia nutrimental, respecto a los criollos y variedades estudiadas.

Las plantas de maíz (C₄) tienen menor porcentaje por peso seco de N que las plantas C₃, dado que la relación N:P encontrada indica que en plantas C₄ a diferencia de las C₃ (triticale y trigo), la concentración de N respecto a la de P, disminuye.

La eficiencia nutrimental entre triticales (C₃) y maíces (C₄), tuvo un comportamiento distinto. En plantas C₃ la diferencia de eficiencia nutrimental se debe más a la alta producción de biomasa que a la diferencia en acumulación de N y P, mientras que en C₄ fue al contrario.

Los genotipos que tuvieron mayor capacidad amortiguadora de los cambios de pH en solución nutritiva fueron los que se mostraron más eficientes: trigo (San Cayetano), los genotipos de triticale (Lamb-2 y San Lucas) y el maíz (V-23).

Todos los índices de eficiencia que se utilizaron permiten distinguir diferencias entre genotipos de una misma especie y clasificarlos como más eficientes y menos eficientes.

5. 1. 7. LITERATURA CITADA

Baligar, V. C., G. U. E. Pitta, E. E. G. Gama, R. E. Schaffert, A. F. de C. Bahía-Filho and R. B. Clark. 1997. Soil acidity effects on nutrient use efficiency in exotic maize genotypes. J. Plant Nutr. 192: 9-13.

- Brown, R. H. 1985. Growth of C3 y C4 grasses under low N levels. *Crop Sci.* 25: 954-957.
- Bushuk, L. and E. N. Larter, 1980. *Triticale: Production, chemistry, and technology.* ed. By Y. Pomeranz pp. 115-157. Amer. Assoc. Cereal Chem. ST. Paul, Minn.
- Clark, R. B. 1990. Physiology of cereals for mineral nutrient uptake, use and efficiency. pp 131-210. In Baligar V. C. and R. R. Duncan (eds.). *Crops as enhancers of nutrient use.* Academic Press, San Diego, Calif. USA.
- De Rijck, G. and E. Schrevens. 1997. pH influenced by the elemental composition of nutrient solutions. *J. Plant Nutr.* 20: 911-923.
- Fageria, N. K. and V. C. Baligar. 1997. Phosphorus-use efficiency by corn genotypes. *J. Plant Nutr.* 20: 1267-1277.
- Furlani, C. A. M. e U. J. Filho, A. 1990. Eficiência na absorcao e na utilizacao de fósforo em solucao nutritiva. *Bragantia, (Campinas).* 49: 413-423.
- Jones, G., G. Blair and R. Jessop. 1989. Phosphorus efficiency in wheat an useful selection criterion. *Field Crops Res.* 21: 113-120.
- Marschner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants.* Academic Press, London, UK.
- Pilbeam, D. J. and E. Kirkby, A. 1992. Some aspects of the utilization of nitrate and ammonium by plants. In *Nitrogen Metabolism of Plants.* pp 55-70. 33 *Procc of The Phitochemical of Europe.* K. Mengel and J. Pilbeam (Eds.) Oxford Science Publications. Oxford, UK.
- Rao, I. M., M. A, Ayarza. and R Garcia. 1995. Adaptative attributes of tropical forage species to acid soils I. Differences in plant growth, nutrient adquisition and nutrient utilization among C4 grasses and C3 legumes. *J. Plant Nutr.* 18: 2135-2155.

Soon, Y. K. 1992. Differential response of wheat genotypes to phosphorus in acid soils. *J. Plant Nutr.* 15: 513-526.

SAS Institute, Inc. 1985. SAS/stat user's guide, release 6.03 de. SAS. NC., USA.

5. 2. ACTIVIDAD FOSFATASA ACIDA, NITRATO REDUCTASA Y GLUTAMINA SINTETASA RADICALES Y SU RELACIÓN CON EFICIENCIA DE USO DE FÓSFORO Y NITRÓGENO EN TRIGO, TRITICALE Y MAÍZ

Acid Phosphatase, Nitrate Reductase and Glutamine Synthetase Root Activities and their Relationships with Phosphorus and Nitrogen Use Efficiency in Wheat, Triticale and Corn

5. 2. 1 RESUMEN

Con el objetivo de conocer la relación entre, actividad de enzimas, en raíz de cereales, con eficiencia de uso de N y P, se determinó, a 30 y 45 días de edad, en trigo, triticale y maíz la actividad fosfatasa ácida, nitrato reductasa y glutamina sintetasa, evaluadas en invernadero e hidroponia con cuatro tratamientos de suministro de N y P. Se utilizaron dos genotipos por especie, caracterizados respectivamente, como más, y menos eficientes en uso de N y P. La NR, disminuyó con la edad. Suministrar N indujo incrementos cercanos a 50 % en la NR de trigo y maíz. Adiciones de P redujeron ligeramente la NR a 30 días pero a 45, la aumentó. La mayor actividad NR parece asociarse con alta eficiencia nutrimental; en las tres especies, fue mayor en genotipos +E respecto a los -E. La actividad GS de genotipos -E fue menor que la presentada por los de alta eficiencia nutrimental (+E). Aunque la GS interviene en asimilación de amonio, se encontró que en trigo y triticale, suministrar P presentó mayor influencia sobre su aumento, a diferencia del maíz, donde el suministro de N indujo mayor actividad GS. Suministrar P indujo reducciones superiores a 100% en actividad FA, en genotipos +E mientras que en los -E, no se modificó significativamente, pues en ellos no se presentaron variaciones de FA ante carencia de nitrógeno independientemente del suministro fósforo. Se concluye que, determinar la actividad de estas enzimas puede ser buen indicador de eficiencia nutrimental para seleccionar genotipos.

Palabras clave: Actividad enzimática, eficiencia nutrimental, genotipos mas eficientes (+E) y menos eficientes (-E).

5. 2. 2 SUMMARY

In order to find the relationships among the activity root enzymes present in cereals, with N and P use efficiency, was determined, to 30 and 45 days of age, in wheat, triticale and corn

genotypes, acid phosphatase, nitrate reductase and glutamine synthetase activity under greenhouse in nutritious solutions with four treatments of supply of N and P. Were used two genotypes of each species, characterized as more and less efficient in N and P use. NR activity diminished when increasing its age. Nitrogen supply induced an increment of 50% in NR in wheat and corn. Phosphorus supply reduced lightly the NR activity to 30 days, but at 45 increased. A bigger NR activity can be associated with more nutrient efficiency +E. The GS activity in genotypes -E was smaller than showed by high nutrient efficiency genotypes (+E). For that reason, it is possible to say that the GS activity influences on the nutrient efficiency. Although the GS intervenes directly in ammonium assimilation, phosphorus supply on wheat and triticale, influences more on the increment of GS in comparison with corn in which it was the nitrogen the element that induced bigger GS. Phosphorus addition induced a reduction more than 100% of acid phosphatase in genotypes +E, in comparison with those -E. In genotypes -E, variations of AP were not presented when there was deficiency of nitrogen independently of phosphorus supply. Determination of the three enzymes activity can be a good indicator of the nutrient efficiency for selection of genotypes.

Index words: *Enzymatic activity*, nutrient efficiency, more efficient (+E) and less efficient (-E) genotypes.

5. 2. 3 INTRODUCCIÓN

Con la intención de reducir la tasa de aplicación de fertilizantes en agricultura, se han orientado estudios e investigaciones relacionados con el incremento en eficiencia mineral (EM) la cual consiste en la capacidad para producir mayor cantidad de biomasa seca por unidad de suministro mineral en plantas cultivadas. Lo anterior se ha realizado, mediante exploración de gran variedad de genotipos en quienes se compara su producción de biomasa después de un suministro nutrimental mínimo (Baligar *et al.*, 1990). La investigación sobre mecanismos fisiológicos, bioquímicos y morfológicos de genotipos que se adaptan a baja disponibilidad de nutrimentos en el suelo, permite conocer y aumentar la EM, Acciones posteriores de selección y crianza de genotipos (Caradus, 1994 y Barrow 1978 citados por Marschner, 1995), pueden incrementar esta capacidad.

Para cereales como trigo (*Triticum aestivum* L.) y triticale (*X Triticosecale* Wittmack) que han sido desarrollados en suelos ácidos, además de algunos atributos morfológicos de la raíz, la

eficiencia en absorción y uso de P (EUP) (Portilla *et al.*, 1998), se ha asociado con la actividad Fosfatasa Ácida (FA) (EC 3.1.3.2) de la raíz. Se ha señalado que a mayor actividad FA en raíz de plantas de maíz (*Zea mays* L), aumenta la EUP en los genotipos estudiados. En plantas sometidas a estrés por carencia de P, la actividad FA radical, como mecanismo de respuesta, es importante cuando aquellas crecen en suelos con alto contenido de materia orgánica (Portilla *et al.*, 1998). Se sabe que la habilidad de las raíces para aumentar la actividad de la FA difiere entre especies de plantas e inclusive entre organismos dentro de una misma especie. La diferencia de actividad FA en raíz de trigo y triticale, está influenciada por la madurez fisiológica de la planta, disminuye con la edad, y por aumento en abastecimiento de P orgánico o inorgánico (Portilla *et al.*, 1998). La actividad de enzimas como las fosfatasas es más alta en la superficie de las raíces (rizoplasma) que en el volumen del suelo como consecuencia de la propia actividad radical y de la de una microbiota más activa en la rizósfera (Marschner, 1995).

Respecto a la actividad de otras enzimas, también se tienen reportes de que uno de los factores que gobiernan la eficiencia de utilización de N (EUN) es el nivel de actividad de la nitrato reductasa (NR) (Baligar *et al.*, 1990), mientras que otras condiciones que influyen sobre la EUN son, la absorción de NO_3^- o NH_4^+ , la habilidad para movilizar y translocar el N a los sitios de demanda de la planta y también a la reserva de iones presentes en el suelo. La actividad NR (EC 1.6.6.1-3), como primera enzima que interviene en la asimilación de N- NO_3^- , es fundamental para la vida de las plantas.

Aslam *et al.*, (1997) y Sagi *et al.*, (1998) han encontrado que en cereales, la actividad de la NR es un indicador indirecto de la utilización de N, sin embargo también se reconoce que la correlación positiva entre la actividad de esta enzima y la EUN, sólo se presenta con adecuados niveles de NO_3^- disponibles. En raíces de plantas de maíz, la síntesis de la NR responde a la presencia de NO_3^- (Oaks, 1994) por ser una enzima autoinducible. En la mayoría de plantas herbáceas de zonas templadas, la reducción del NO_3^- ocurre tanto en raíz como en la parte aérea, sin embargo, a bajas concentraciones de NO_3^- como en suelos ácidos, es la raíz donde, preferentemente, se realiza la reducción del NO_3^- (Agrell *et al.*, 1997). Esta reducción se da en el citosol y el HNO_2 resultante se transporta al interior del cloroplasto donde es reducido por la nitrito reductasa a NH_3 . Si el N se suministra como N- NH_4^+ , ésta forma química es asimilada en

cloroplastos para formar *glutamato* por actividad de la enzima glutamina sintetasa con participación del α -Oxoglutarato.

La actividad de la enzima Glutamina Sintetasa (GS), (EC 6.3.1.2) se ha localizado en vegetales superiores en raíces, nódulos, tallos, hojas y frutos. La actividad de la GS permite la asimilación de NH_4^+ con uso de ATP como cosustrato e interviene con la Glutamato Sintasa (GOGAT) en la regulación del ciclo Glutamina-Glutamato, precursor de todos los compuestos nitrogenados en las plantas (Zhang *et al.*, 1998).

La actividad GS esta involucrada directamente con la biosíntesis de uréidos y asparagina y otras reacciones del metabolismo normal de la célula y puede tener estrecha relación, con la síntesis de la misma NR, por lo que las diferencias en actividad de esta enzima (GS), se pueden relacionar directa o indirectamente con la eficiencia en asimilación de NO_3^- por las raíces (Oaks y Hirel, 1985) y por lo tanto con la EUN.

El objetivo de esta investigación fue evaluar la actividad NR, GS y FA de la raíz y reconocer la posible relación de la actividad de estas enzimas con la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) y fósforo (EUF) en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L), triticale (X *Triticosecale* Wittmack) y maíz (*Zea mays* L).

5. 2. 4 MATERIALES Y METODOS

Para la realización de este experimento conducido durante 1997/1998, se escogió al trigo San Cayetano, triticale Lamb-2 y maíz V-23 como genotipos mas eficientes (+E), y al trigo Berros, triticale Secano y maíz Negro como menos eficientes (-E) en uso de N y P. Esto con base en una selección de genotipos realizada en el trabajo reportado en el capítulo anterior.

La actividad de las enzimas NR, GS y FA fue determinada a 30 y 45 días de edad. Con cuatro plantas por maceta de cada genotipo seleccionado; se efectuó un suministro completo de nutrimentos en solución nutritiva durante 7 días posteriores a la germinación. Después de este tiempo, fueron aplicados los tratamientos (Cuadro 11) que resultaron de un factorial completo 2 X 2 X 6 en el cual N y P se estudiaron a dos niveles en los seis genotipos señalados. Se efectuaron tres repeticiones por tratamiento, con lo que se generaron 72 unidades experimentales, distribuidas en un diseño de bloques completos al azar.

Cuadro 11. Tratamiento y concentración de N y de P en soluciones nutritivas*.

Tratamiento	(NH ₄)NO ₃	Ca(NO ₃) ₂	NaH ₂ PO ₄
		meq L ⁻¹	
-N-P (testigo)	0.0	0.0	0.0
P	0.0	0.0	1.2
N	4.0	10.0	0.0
+N+P	4.0	10.0	1.2

* El complemento de todas las soluciones nutritivas para cada tratamiento se conformó con K₂SO₄, MgSO₄·7H₂O (5, 3 meq L⁻¹, respectivamente); H₃BO₃, MnCl₂, ZnSO₄, CuSO₄ y H₂MoO₄ (2.86, 1.81, 0.22, 0.15 y 0.08 mg L⁻¹) y Fe-EDTA, 2.6 mg L⁻¹.

Para determinar la actividad NR se usó el método descrito en Jaworski, (1971), la actividad GS con el método descrito por O'Neal y Joy (1973) y actividad FA con el método p-Nitrofenil-Fosfato (Cruz-Flores 1994, citado por Alcántar y Sandoval, 1999). A los datos obtenidos se les realizó un análisis de varianza y la prueba de Tukey DHS, $P \leq 0.05$, con el uso del paquete estadístico SAS (SAS, 1985).

5. 2. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5. 2. 5. 1 Nitrato Reductasa (NR)

Al comparar la actividad de la NR en raíces, respecto a la edad, se encontró que tanto en trigo y triticale como en maíz, se incrementó la actividad de esta enzima al aumentar la edad de 30 a 45 días ($P \leq 0.05$) (Figura 11). Contrario a estas observaciones, Moinuddin *et al.*, (1996), reportaron que en sucesivos estados de crecimiento (encañado, espigado y grano lechoso) en hojas de triticale, trigo y centeno hay decremento de la actividad NR.

A 45 días de edad, la actividad NR en raíz de los tres cereales estudiados, aumentó en promedio más de 100 %, respecto a la edad de treinta días en ambos genotipos (+E y -E) de trigo, triticale y maíz. Oaks e Hirel, (1985) reportaron que los valores de K_m de las enzimas NR(s) foliares, es diferente a los K_m de la raíz y además que las NR foliares en la mayoría de las plantas requiere de NADH como coenzima, mientras que, la NR de raíz requiere principalmente de NADPH como coenzima; por lo que puede plantearse que las diferencias, tanto en valor de K_m como en las coenzimas que son utilizadas, entre la NR foliar y la NR radical propicia entre ellas el comportamiento en actividad inverso entre ellas, respecto al aumento de edad.

Actividad Nitrato Reductasa de Raíz de Trigo, Triticale y Maíz.

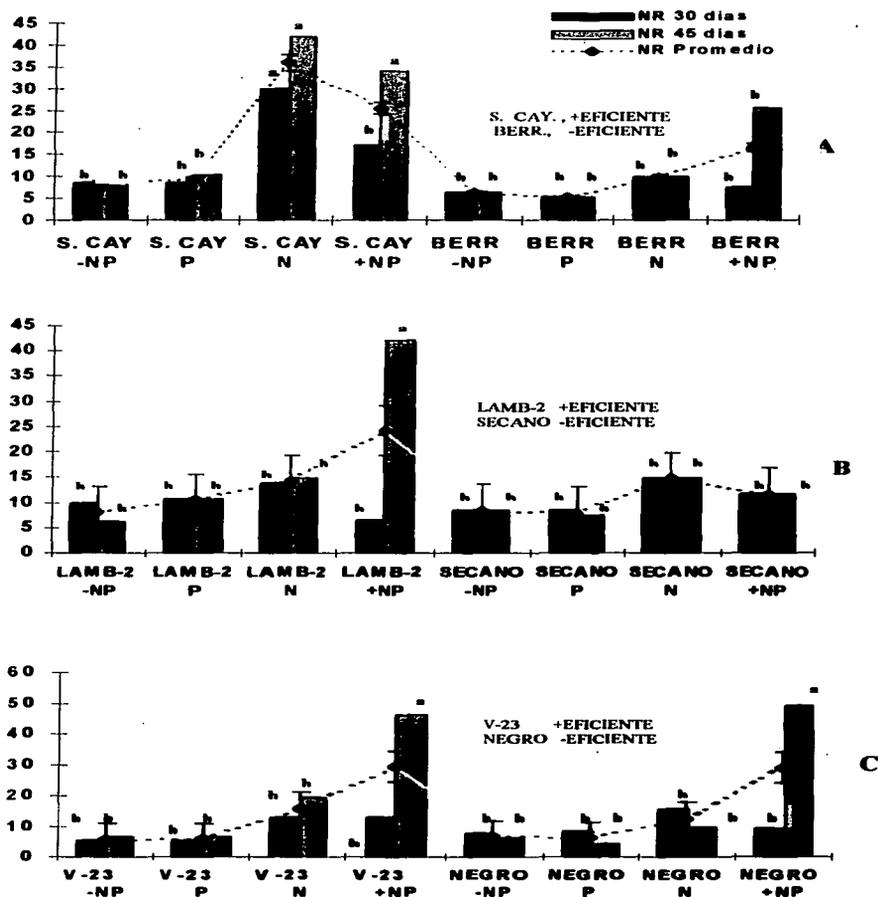


Figura 11. Actividad nitrato reductasa (NR) de raíz, en mM de $NO_2^- g^{-1}$ (materia fresca) h^{-1} , de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y más eficientes (-E y +E respectivamente). En cada edad, cada dato representa un promedio de tres repeticiones. El intervalo marcado sobre la línea de los promedios representa el error estándar. ($F(3,48)=549.47$ ($P \leq 0.05$)).

Al comparar el efecto de tratamientos de suministro de N y P, sobre la actividad de la NR (Figura 12), en los tratamientos con aplicación de nitrógeno (N y +N+P = 10 y 4 meq L⁻¹ de NO₃⁻ y NH₄⁺ respectivamente), se encontró tanto en trigo y triticale como en maíz más eficientes (San Cayetano, Lamb-2 y V-23 un incremento en actividad de la NR mayor a 100%, respecto al tratamiento testigo (-N, 0.0 meq L⁻¹)), mientras que en los genotipos menos eficientes Berros, Secano y Negro, el incremento de la NR es apenas cercano a 50%.

La adición de fósforo (tratamiento, +P = 1.2 meq L⁻¹ de H₂PO₄¹⁻), en comparación al tratamiento testigo, no propicia, a treinta días de edad, aumento en la actividad de la NR (P ≤ 0.05).

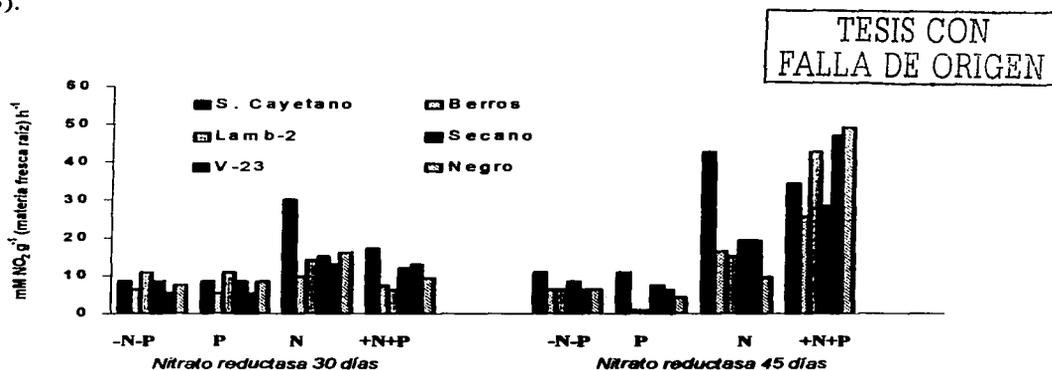


Figura 12. Actividad nitrato reductasa como respuesta al suministro de N y P en genotipos trigo, triticale y maíz. $F(3,48)=549.47$ $p = 0.0001$.

En los tratamientos con suministro de N, la adición de P se encontró una ligera reducción en la actividad NR a los treinta días (Figura 11). (Mistrik y Ullrich, 1996) reportaron que, en estados juveniles de las plantas, durante la absorción se manifiesta una competencia iónica inicial entre NO₃⁻¹ y H₂PO₄⁻¹, ello pudo influir en la reducción de la NR observada a los treinta días, pero a los 45 días, una vez que se ha absorbido el N necesario, la presencia de P aumentó la actividad de la NR de manera importante. La suficiencia de P permite suponer alta presencia de NADPH en el citoplasma en esta edad, con un efecto benéfico del suministro de fósforo para el incremento en la NR. Resultados semejantes a estos, fueron observados en *R. communis* (Jeschke

et al., 1997), en donde se encontró que la deficiencia de P originó inhibición en la reducción de los iones NO_3^- en la raíz pero no se observaron disminuciones de reducción de nitratos en la parte aérea.

También Moinuddin *et al.*, (1996), encontraron que el P en dosis adecuadas aumentó la actividad NR. La mayor eficiencia nutrimental (+E), del trigo San Cayetano y triticale Lamb-2 (ambos C_3), a diferencia del maíz V-23 (C_4), sí parece estar asociada con una mayor actividad de la NR radical, puesto que en los genotipos menos eficientes -E (trigo Berros y triticale Secano), la actividad de esta enzima fue menor, no así en el maíz Negro clasificado como -E en el cual la actividad NR de la raíz, fue mayor respecto al otro maíz (V-23).

Como la Actividad NR se expresa en $\text{mM NO}_2^{1-} \text{ g}^{-1} (\text{materia fresca de raíz}) \text{ h}^{-1}$, con la cantidad de biomasa de raíz, se determinó la capacidad total de reducción de NO_3^{1-} en las tres especies. Con base en esto al analizar estadísticamente el efecto de especie, genotipo y suministro combinado de N y P sobre la actividad NR total calculada como el producto obtenido de la actividad NR y de la biomasa fresca de raíz, se encontró que las actividades NR a 30 y 45 días de edad presentaron diferencia significativa entre especie (maíz > triticale > trigo, $P \leq 0.05$). En el análisis entre genotipos +E y -E, la NR fue más alta en los genotipos eficientes (+E), respecto a los menos eficientes (-E) con excepción del maíz ($P \leq 0.05$) y finalmente para el suministro combinado de N y P, la actividad NR, presentó diferencia significativa ($P \leq 0.05$) (Figura 12).

5. 2. 5. 2. Glutamina Sintetasa (GS)

En las tres especies estudiadas se encontró que los genotipos clasificados como +E de alta eficiencia nutrimental (trigo San Cayetano, triticale Lamb-2 (ambos C_3), y del maíz V-23 (C_4)), la actividad GS, sí puede asociarse con una mayor eficiencia en uso de nutrimentos puesto que en los genotipos -E (trigo Berros, triticale Secano y maíz Negro), la actividad GS fue hasta más de 100% menor en todos los tratamientos en comparación a los genotipos +E (Figura 13A, 13B y 13C).

La actividad GS radical fue estimulada por el suministro de N y P lo que fue observado al comparar la condición de suministro de N (tratamientos, N y +N+P) contra la de su carencia (tratamientos P y -N+P en los que no hay N), en ésta se encontró, tanto en trigo como en triticale

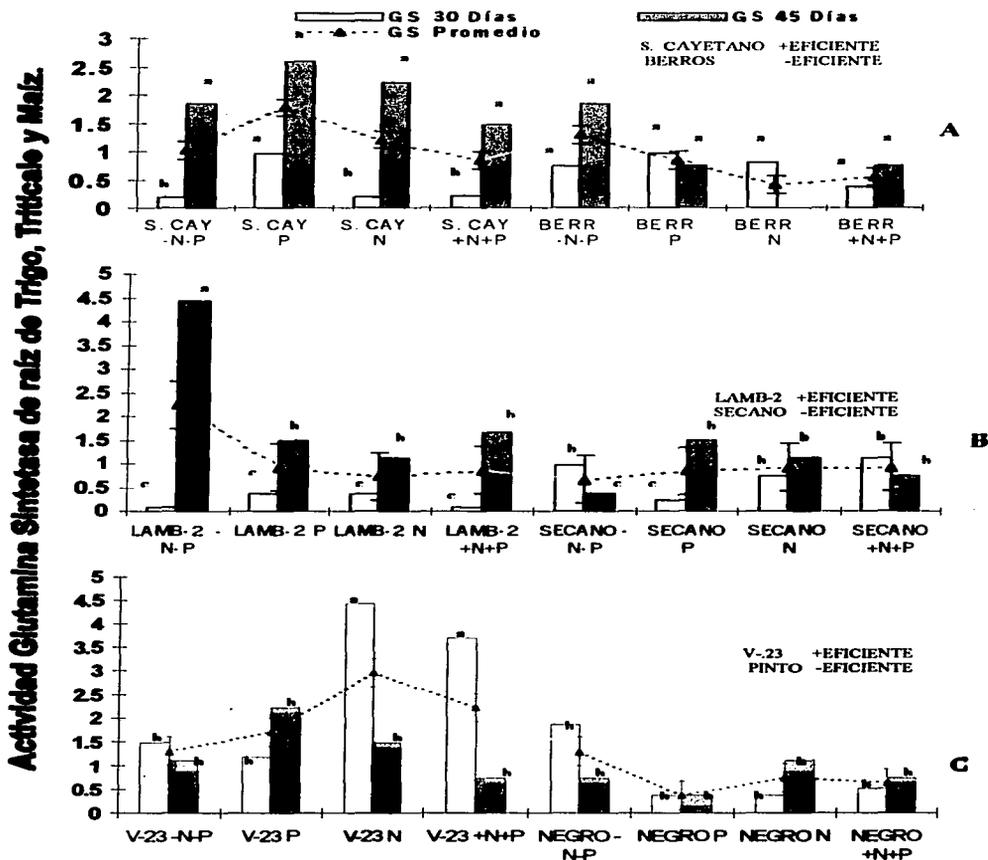


Figura 13. Actividad glutamina sintetasas (GS), en $\mu\text{M } \gamma\text{-glutamil hidroxamato } g^{-1}$ (materia fresca) h^{-1} , de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y mas eficientes (-E y +E respectivamente).

En cada ciudad, cada dato representa un promedio de tres repeticiones. El intervalo marcado sobre la línea de los promedios representa el error estándar.

que los genotipos clasificados como más eficientes (+E) tuvieron mayor actividad GS que los menos eficientes (-E) (Figura 13A y 13B).

La respuesta indicada, fue mas manifiesta en trigo respecto a triticale, especie en la cual la actividad GS fue muy homogénea en todos los tratamientos, lo que quizá pueda deberse a su mayor plasticidad genética por ser un híbrido intergenérico.

En las raíces de maíz, la actividad de la GS fue hasta 100 % mayor en el genotipo +E (V-23) respecto al menos eficiente (Negro), pero a diferencia de lo observado en las C₃ (trigo y triticale), la condición de suministro de nitrógeno sí aumentó hasta mas de 3.5 μM γ -glutamyl hidroxamato g^{-1} (materia fresca) h^{-1} , la actividad de la GS en el maíz mas eficiente, lo cual representa mas de 100% de su valor respecto a la condición de carencia de N.

Aunque la GS es una enzima que interviene directamente en la asimilación de amonio, los resultados obtenidos mostraron que en las raíces de trigo y triticale, el suministro de P en estas especies influye con mayor intensidad que la adición de N sobre el aumento en la actividad de esta enzima, a diferencia del maíz, especie en la cual fue el nitrógeno el elemento que estimuló una mayor Actividad GS. Estos resultados se pueden relacionar positivamente con lo reportado por Halsted y Lynch (1996) quienes encontraron que el crecimiento de especies C₃ fue mas sensitivo al suministro de P que las especies C₄ aunque tengan similar eficiencia fotosintética y de uso de fósforo. Zhang y colaboradores (1998) por su parte encontraron que el efecto del N sobre la actividad GS de raíz responde mas lentamente (hasta el 3er día) a la aplicación de N-urea que la GS foliar en arroz, donde hubo respuesta un día después del suministro de este elemento.

En trigo y triticale se encontró que para la mayoría de los tratamientos, la GS fue mayor a los 45 días respecto a la encontrada a los 30 días de edad, mientras en el maíz eficiente (V-23), la actividad GS se redujo con el aumento de edad de 30 a 45 días (Figura 14), lo cual se debió principalmente, a la alta actividad mostrada por esta variedad a los treinta días. Zhang *et al.*, (1998) encontraron para *Oryza sativa*, resultados parecidos a los que presentó el maíz mas eficiente (V-23), es decir, una reducción de la actividad GS con la edad, lo cual no fue observado, en trigo y triticale.

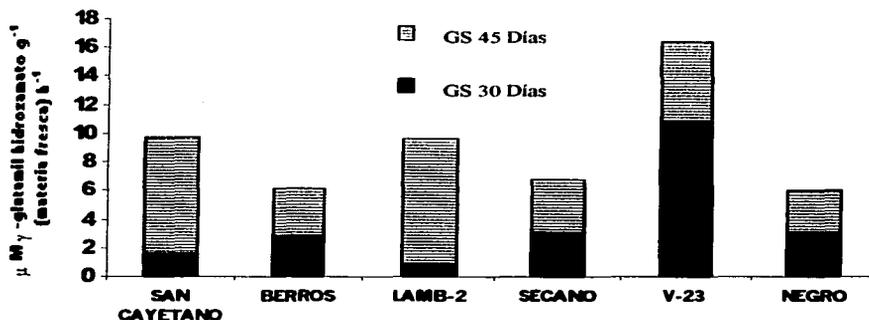


Figura 14. Actividad glutamina sintetasa GS total de genotipos de trigo (San Cayetano y Berros), triticale (Lamb-2 y Secano) y maíz (V-23 y Negro).

La mayor repuesta de la actividad GS de raíz al suministro de P en las dos especies C_3 (trigo y triticale), probablemente pueda atribuirse a que el ATP, donde el P es indispensable, participa como cosustrato de la GS radical y a que el efecto de N en la GS radical es mas retardado que el que se ha presentado en la GS foliar.

Con estos resultados se puede plantear la hipótesis de que la actividad GS de raíz en las plantas con metabolismo C_3 es mas estimulada por el suministro de P que por el de N y en las de metabolismo C_4 por el de N más que por el de P.

5. 2. 5. 3. Fosfatasa ácida (FA)

Con pocas excepciones, dentro de los tratamientos de suministro N-P, se observó que en las tres especies la actividad FA disminuye con la edad; la FA observada disminuyó, de los treinta a cuarenta y cinco días, entre 25 y hasta 100% (trigo San Cayetano, tratamiento P y triticale Lamb-2, tratamiento +N+P, respectivamente). Calderón y Gabriel (1994) al trabajar con las mismas especies aquí abordadas, encontraron que la actividad FA disminuye con la edad lo cual fue confirmado en este trabajo (Figura 15).

En la comparación de la actividad FA radical respecto a los tratamientos de suministro de N y P, se observó que ante carencia de nitrógeno (tratamientos -N-P y P), suministrar de P indujo

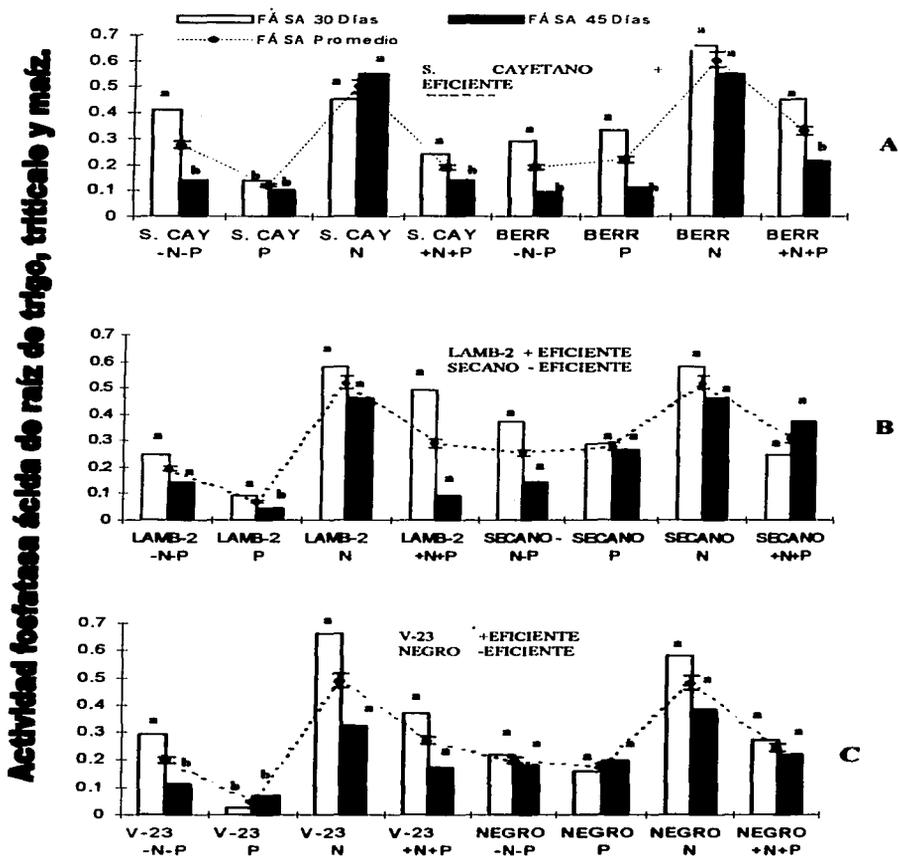


Figura 15. Actividad fosfatasa ácida (FA) en μM de *p*-nitrofenol g^{-1} (materia fresca) h^{-1} de raíz de trigo (A), triticale (B) y maíz (C) menos y mas eficientes (-E y +E respectivamente)

En cada edad, cada dato representa un promedio de tres repeticiones. El intervalo marcado sobre la línea de los promedios representa el error estándar.

una reducción de más de 100 %, en la actividad FA en genotipos +E de las tres especies estudiadas (trigo, triticale y maíz) mientras que en los -E en estas condiciones de suministro, la actividad FA no se modificó significativamente. En cambio, con presencia de N (tratamiento N) pero sin adición de P, la actividad FA de las raíces tanto en los genotipos +E como en los -E, en evidente respuesta al estrés por carencia de este elemento, la FA fue 100 % mayor.

Independientemente del suministro de P, en genotipos -E no se presentaron variaciones de la actividad FA ante carencia de N, lo que hace suponer que en ellos hubo una baja respuesta a la presencia de N y ello influyó en la baja producción de biomasa que presentaron respecto a los +E. En el cuadro 12, se observa que la producción de biomasa en peso seco tanto de raíz como de parte aérea fue mas de 100 % mayor en los genotipos +E en referencia a los -E.

Cuadro 12. Distribución de biomasa e índice de eficiencia en genotipos de trigo, triticale y maíz menos y mas eficientes en uso de fósforo y nitrógeno (-E y +E respectivamente).

		Peso seco		Índice de eficiencia	
		Parte aérea	Raíz	RUEP	RUEN
		mg planta ⁻¹			
Trigos					
Berros	-E	140 b	35.0 b	0.006 b	0.035 b
San. Cayetano	+E	570 a	82.0 a	0.036 a	0.166 a
Triticales					
Secano	-E	284 b	38.0 b	0.020 b	0.08 b
Lamb-2	+E	435 a	69.0 a	0.037 a	0.17 a
Maíces					
Negro	-E	420 b	175 b	0.026 NS	0.050 a
V-23	+E	855 a	350. a	0.021 NS	0.098 a

RUEP= Contenido de P en parte aérea (mg)/(Raíz/parte aérea); RUEN= Contenido de N en parte aérea (mg)/(Raíz/parte aérea). Medias seguidas por la misma letra no presentan diferencia significativa Tukey DHS, $P \leq 0.05$

La mayor eficiencia en uso de P de los genotipos +E (Cuadro 12; San Cayetano, Lamb-2 y V-23), puede explicarse con base a que en estos, la adición de P hace innecesaria la síntesis y actividad de la FA, con ello se reduce el costo metabólico que se constituye en un ahorro energético que no realizan los -E pues en estos últimos, solo se desarrolló el mecanismo de reducción de actividad FA si hay suministro de N.

Al cultivar en invernadero el trigo, triticale y maíz con uso de Andisoles y diferente

suministro de N y P (0-0, 0-200, 400-0 y 400-200 ppm), Córdoba (1998) encontró que con bajo suministro de P (0-0 y 400-0), la actividad de la enzima fosfatasa en la raíz siempre fue menor respecto a los tratamientos con suministro de este elemento que concuerdan con los resultados aquí encontrados.

Besford (1979), señaló que las adiciones de fósforo inhiben la actividad FA y que por lo tanto, la mayor actividad de esta enzima puede ser usada como señal bioquímica indicadora de deficiencia de P en plantas de tomate. Estudios posteriores con otras plantas de cultivo han ratificado esta aseveración. Cruz-Flores, (1994) y Portilla *et al.*, (1998) encontraron que la actividad FA puede ser utilizada para seleccionar genotipos de triticale y trigo con capacidad de adaptación a suelos ácidos con problema de fijación de P.

En la Figura 16, se compara la actividad FA entre genotipos +E y -E de cada especie. Los valores que se presentan en el gráfico, son producto de la actividad FA y la biomasa de raíz. San Cayetano, Lamb-2 y V-23 (+E) tuvieron mayor actividad FA que Berros, Secano y Negro (-E) por lo que la mayor eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo (EUN y EUF respectivamente), sí estuvo relacionada con la actividad de la enzima fosfatasa ácida y con la biomasa de la raíz.

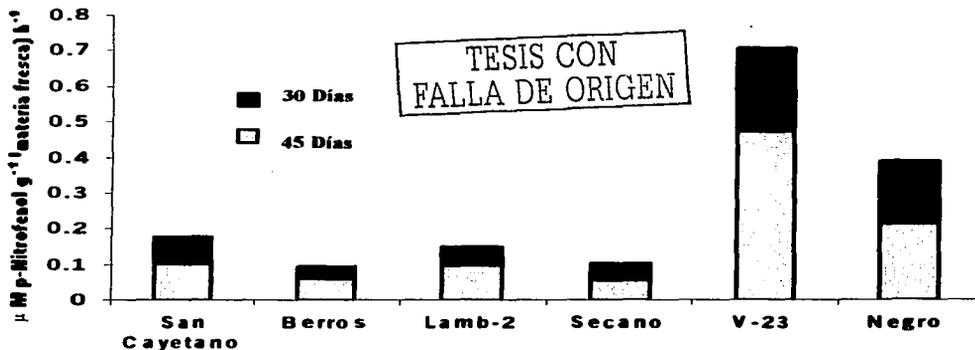


Figura 16. Actividad Fosfatasa radical total en genotipos de trigo, triticale y maíz menos eficientes (Berros, Secano y Negro) y mas eficientes (San Cayetano, Lamb-2 y V-23) en uso de nitrógeno y fósforo.

El comportamiento descrito se manifestó en las tres especies donde la actividad FA de los genotipos +E es casi el doble en trigo y maíz, mientras en el triticale la actividad FA es apenas un tercio mayor en el genotipo +E respecto al genotipo -E. En resultados que concuerdan con los aquí obtenidos, Vivanco (1998) encontró que para los trigos una mayor actividad FA si se corresponde con una mayor eficiencia en uso de P.

5. 2. 6 CONCLUSIONES.

Los resultados de la investigación mostraron que la eficiencia de uso de N y P, estuvo asociada con la actividad radical de la NR, GS y FA.

La actividad NR de raíz tanto de trigo, triticale como de maíz, aumentó con la edad con incremento de más de 100 % a la edad de 45 días respecto a los treinta días en todos los genotipos que se estudiaron.

La actividad NR de raíz de trigo, triticale y maíz se estimuló con suministro de P, de donde se infiere que requiere principalmente de NADPH como coenzima.

Se encontró que la adición de nitratos, incrementó la actividad NR; en los genotipos +E, fue mayor que en los clasificados como -E dentro de especie, así la actividad de esta enzima influyó en aumento de la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN).

Los resultados obtenidos mostraron que, en las raíces de trigo y triticale, el suministro de P tuvo mayor influencia que el N sobre el aumento en la actividad GS, a diferencia del maíz donde fue el N el elemento que estimula una mayor actividad GS. La actividad GS de raíz de las plantas C₃ estudiadas fue mas estimulada por el P y en el maíz (C₄) por el N.

En trigo y triticale la GS aumenta con la edad; fue mayor a los 45 días respecto a los 30 días de edad, pero en el maíz eficiente (V-23), la actividad GS se redujo al aumentar la edad.

Los genotipos clasificados como más eficientes (+E) tuvieron mayor actividad GS que los menos eficientes (-E) por lo que esta enzima, sí contribuyó al aumento de la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN).

En las tres especies la actividad FA disminuye con la edad de treinta a cuarenta y cinco días.

La actividad fosfatasa ácida radical, si tuvo repercusión sobre la eficiencia en uso de fósforo; fue mayor en los tratamientos sin suministro de P y a una mayor actividad fosfatasa de genotipos dentro de especie, se incrementó el uso de fósforo para aumentar la producción de biomasa.

Las diferencias en actividad FA radical entre genotipos +E y -E fueron grandes en trigo y maíz, pero pequeñas en triticale.

El trigo San Cayetano, triticale Lamb-2 y maíz V-23 (genotipos +E), tuvieron mayor actividad FA que el trigo Berros, triticale Secano y maíz Negro (genotipos -E) por lo que la mayor eficiencia de uso de N y P (EUN y EUF respectivamente), se asoció con la actividad de la enzima fosfatasa ácida.

Agradecimientos: Se agradece al Dr. Prometeo Sánchez García y a la M. en C. Leticia Fernández Pavia por las facilidades otorgadas para la realización de las determinaciones de Nitrato reductasa en el Laboratorio de Nutrición Vegetal del Instituto de Recursos Naturales del Colegio de Postgraduados, a la Biól. Issa Portilla Cruz por el apoyo en el trabajo de laboratorio para las determinaciones de las fosfatasas y de la glutamina sintetasa y finalmente a la Lic. en Comercio Internacional Beatriz E. Cruz Flores por la traducción al Inglés del resumen.

5. 2. 7 LITERATURA CITADA

Agrell D., L. Carl-Magnus, M. Larsson, Ch. T. Mackown and T. W. Ruffy Jr. 1997. Initial kinetics of root and shoot N fractions of barley cultured at different relative addition rates of nitrate-N. *Plant Physiol. Biochem.* 35: 923-931.

- Alcántar, G. G. y M. Sandoval V. 1999. Manual de Análisis Químico de Tejido Vegetal. Publicación especial 10. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. Chapingo, México.
- Aslam M., K. Nielsen, R. L. Travis and D. W. Rains 1997. Nitrate uptake, efflux, and in vivo reduction by Pima and Acala Cotton Cultivars. *Crop Sci.* 37:1795-1801.
- Baligar, V. C., R. R. Duncan, and N. K. Fageria, 1990. Soil-plant interaction on use efficiency in plants: An overview. pp 352-374. In *Crops as enhancers of nutrient use*. Baligar, B. C. and R. R. Duncan Eds., Academic Press Inc. San Diego, Calif., USA.
- Besford, R. T. 1979. Quantitative Aspects of leaf acid phosphatase activity and the phosphorus status of tomato plants. *Annals of Botany.* 153-161.
- Calderón, L. L. M. y J. M. Gabriel C. 1994. Evaluación de la influencia del fósforo sobre la actividad de la enzima fosfatásica ácida en distintos genotipos de trigo (*Triticum aestivum*) y triticale (*X Triticosecale* Wittmack). Tesis Profesional, FES Zaragoza, UNAM, Méx., D. F.
- Córdoba, M.J. 1998. Efecto del P y del N sobre la actividad de la enzima fosfatasa ácida radical en trigo, triticale y maíz en dos suelos ácidos. Tesis Profesional, FES Zaragoza, UNAM, México, D. F.
- Cruz Flores, G. 1994. Evaluación de la absorción de fósforo por diferentes genotipos de triticale (*X Triticosecale* Wittmack y trigo (*Triticum aestivum*) en suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. Tesis M. en C. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.
- Cruz-Flores G., Tirado T. J. L., Alcántar G. G. y Santizo R. J. A. 2001. Eficiencia de uso de fósforo en triticale y trigo en dos suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. *TERRA* 19: 47-54.

- Halsted M. and Lynch J. 1996. Phosphorus responses of C-3 and C-4 species. *J. Exp. Bot.* 47: 497-505.
- Jaworsky, E. G. 1971. Nitrate reductase assay in intact plants tissues. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 43: 1274-1279.
- Jeschke W., E. Kirkby, A. Peuke, J. Pate and W. Hartung. 1997. Effects of P deficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor beans (*Ricinus communis* L.). *J. Exp. Bot.* 48: 75-91.
- Mistrik I. and Ullrich CI. 1996. Mechanism of anion uptake in plant roots. Quantitative evaluation of H^+/NO_3^- and $H^+/H_2PO_4^-$ stoichiometries. *Plant Physiol. Biochem.* 34: 629-636.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, England.
- Moinuddin S., S. Ansari A. and M. M. Afridi R. K. 1996. Leaf NRA its relationship with grain and protein yield of triticale as affected by progressive application of nitrogen and phosphorus fertilizer levels. *J. Plant Nut.* 19: 785-794.
- Oaks A. 1994. Primary nitrogen assimilation in higher plants and its regulation. Review-Synthese. *Can. J. Bot.* 72: 739-750.
- Oaks A. and B. Hirell. 1985. Nitrogen metabolism in roots. *Ann Rev. Plant Physiol.* 36: 345-365.
- O'Neal, D. and K. W. Joy 1973. Glutamine synthetase of pea leaves I. Purification, stabilization and pH optima. *Arch. Biochem. Biophysics* 159: 113-122.
- Portilla C. I. , E. Molina G., Cruz-Flores, G., O. Monasterio I. y G. B. B. Manske. 1998. Colonización micorrizica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. *Terra* 16: 55-61.

- Sagi M., A. Dovrat, T. Kipnis and H. Lips 1998. Nitrate reductase, phosphoenolpyruvate carboxilase, and glutamine synthetase in annual ryegrass as affected by salinity and nitrogen. *J. Plant Nut.* 21: 707-723.
- SAS Institute. 1985. *SAS Users Guide: Statistics*. Statistical Analysis System Institute, Cray, NC.
- Soon, Y. K. 1992. Differential response of wheat genotypes to phosphorus in acid soils. *J. Plant Nut.* 15: 513-526.
- Vivanco E. A. 1998. Eficiencia de uso de nitrógeno y fósforo y su relación con nitrato reductasa y fosfatasa ácida en trigo, triticale y maíz. Tesis Profesional, FES Zaragoza, UNAM, México, D. F.
- Zhang, Ch., P. Shoabing and J. Bennett. 1998. Glutamine Synthetase of roots and leaves in response to nitrogen application at different growth atages in field-grown rice. *J. Plant Nut.* 21: 625-633.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. 3 ACTIVIDAD FOSFATÁSICA Y pH DEL SUELO ADYACENTE A LA RIZÓSFERA DE MAÍZ, TRIGO Y TRITICALE EN SUELOS ÁCIDOS

Soil Phosphatase Activity and Adjacent pH Rhizosphere of Corn, Wheat and Triticale in Acid Soils

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. 3 .1. RESUMEN

Con el objetivo de determinar la relación entre variaciones de actividad fosfatasa y pH del suelo adyacente a la rizósfera, y el desarrollo de genotipos con diferente eficiencia en uso de N y P; se determinó en invernadero, la fosfatasa ácida e "in situ", el pH de suelo adyacente a la rizósfera. Se utilizaron dos Andisoles (Villa Victoria y Pátzcuaro) y un Nitosol (Reforma), se aplicaron cuatro dosis de N-P en genotipos de trigo, triticale y maíz más y menos eficientes (+E y -E) a cuatro plantas por maceta conteniendo 2 kg de suelo. Los resultados mostraron que el desarrollo de las tres especies en los dos tipos de suelo, aumentó la actividad de la fosfatasa ácida del suelo desde 100 y hasta 500% y se incrementó ante carencia de P como en el Nitosol, al cual correspondió la mayor actividad enzimática en el tratamiento testigo. La actividad radical de las tres especies, pudo responder a las propiedades del suelo (p.e. al 6.7% de materia orgánica del suelo, MOS en el Andisol de Villa Victoria). Respecto a variaciones de pH en suelo adyacente a la rizósfera, los tres cultivos mostraron a 30 días, mayor tendencia acidificante en el suelo rico en MOS. Los cambios de pH tuvieron una magnitud entre 1 y 2 unidades por maíz; 1 unidad por trigo y en triticale hasta 3 unidades tendientes a la acidificación. A 90 días, el pH tendió a la neutralidad. Este comportamiento fue mas marcado en genotipos +E, mientras los -E tuvieron una tendencia lenta a la neutralidad.

Palabras clave: fosfatasa ácida del suelo, pH rizosférico, eficiencia nutrimental.

5. 3. 2 SUMMARY

In order to determining relationships of phosphatase activity and pH adjacent soil to rhizosphere variations, and development og genotypes with different N and P use efficiency, was determined in greenhouse, acid phosphatase activity and, pH adjacent soil to rhizosphere "in situ"

method. Were used two Andisoles (Villa Victoria and Pátzcuaro) and a Nitosol (Reforma), four plants for gavel containing 2 kg of soil, and were supplied four dose of N-P in wheat, triticale and corn genotypes N and P more and less efficient (+E y -E). The results showed than development of corn, wheat and triticale in the two soil types, the activity acid phosphatase soil increased from 100 and up to 500% and with P deficiency as the Nitosol, in which it was higher enzyme activity in witness treatment. The radical activity of the three species could respond to soil properties, (p. e. 6.7% soil organic matter, SOM in Villa Victoria Andisol). Regarding to pH adjacent soil to rhizosphere variations, in three species showed to 30 days, bigger tendency acidification in that soil with bigger organic matter. The pH changes had a magnitude between 1 and 2 units in corn; 1 unit in wheat and in triticale up to 3 units tendency to the acidification. To 90 days, the pH tends to neutrality. This behavior is more notorius in genotypes +E while those - E showed slow neutrality tendency.

Index words: acid soil phosphatase, pH rhizosphere, nutrient efficiency.

5. 3. 3 INTRODUCCIÓN

De la reacción o pH del complejo suelo-rizósfera depende la solubilidad y con ello la disponibilidad de P pues tanto en suelos alcalinos como ácidos, se tienen problemas de “fijación química” de fosfatos, la cual puede presentarse en compuestos insolubles de Ca y de Fe y Al respectivamente (Cruz-Flores *et al.*, 2001). Aunado a lo anterior, entre 30 y 70% del P del suelo, se encuentra como compuestos *éster-fosfato* en la MOS en complejos cuya principal fracción aparece en derivados del ácido fitico que para ser utilizado, y así contribuir a la nutrición de las plantas, debe ser hidrolizado por enzimas fosfatasas para liberar H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} y ponerlos a disposición de las plantas (Kang y Freeman, 1999). Scneider *et al.*, (2000), mencionaron que las fosfatasas son producidas cuando el P es el elemento que más limita el crecimiento de las plantas. Por su parte, Seeling y Jungk (1996), encontraron, en correspondencia a un incremento en actividad fosfatasa en la vecindad de las raíces, una disminución del P-orgánico e incremento en la concentración de H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} .

Las fosfatasas, enzimas del suelo que incluyen a nucleasas, glicerofosfatasas y fitasas, pueden originarse, como respuesta adaptativa a estrés por deficiencia de P, por raíces de plantas superiores, microorganismos de vida libre como los del género *Aspergillus* y por algunas

bacterias y hongos ectomicorrízicos (Dinkelaker y Marschner, 1992; Naseby *et al.*, 1998). Las fosfatasas ácidas son liberada por las raíces en su zona apical (Marschner, 1995).

En el suelo, los constituyentes inorgánicos, orgánicos y organominerales, suelen ser soporte que protege e impide la inmovilización de la actividad de las enzimas extracelulares. El mantenimiento de actividad fosfatasa en el suelo, se debe a su estabilización en coloides minerales (arcillas) y en complejos húmicos sin perder su capacidad hidrolítica sobre enlaces éster-fosfato de los compuestos orgánicos (Rao *et al.*, 1996).

La importancia de una elevada actividad fosfatásica para la absorción de P por la planta es evidente, cuando crece en un suelo con baja disponibilidad de este elemento. La reacción química (Figura 17) que representa la catálisis de las fosfatasas (ácida y alcalina) sobre ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (H_3PO_4) es:

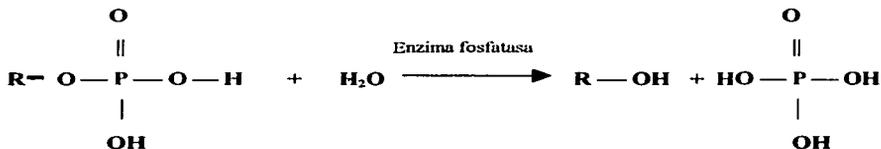


Figura 17. Reacción general de las fosfatasas.

La función química R-O-P puede presentarse en diversas estructuras de la MOS. Una sola enzima fosfatasa puede actuar sobre diversos sustratos, de esta manera, una enzima puede catalizar la hidrólisis de fosfatos de etilo, de fenilo y glicerofosfato, mientras las moléculas con dos grupos R-O-P (diésteres) pueden requerir de diferentes isoenzimas para su hidrólisis, por lo que la determinación de la actividad de las fosfatasas en suelos con alto contenido de MOS es importante por la contribución de estas enzimas en la mineralización bioquímica del P presente en la MOS (Clarholm 1993, citado en Scheneider *et al.*, 2000).

El más alto nivel de actividad de las fosfatasas ácidas se encuentra en la rizósfera de la mayoría de las plantas respecto a la matriz del suelo y, en la proximidad del sistema *suelo-planta*, se distribuye y localiza en niveles altos en zonas cercanas a la raíz en varios tipos de suelo. También se acumula principalmente en la capa superior del suelo y su actividad disminuye progresivamente con la profundidad (Speir y Ross, 1978).

Dentro de la planta, la actividad de fosfatasa puede incidir en el transporte de P-inorgánico o asociarse a la conversión de las formas orgánicas a inorgánicas. En las raíces, las fosfatasa juegan un papel importante para la adquisición de P de la rizósfera (Häu Bling y Marschner, 1989). Se ha considerado la relación de actividad fosfatasa con acumulación de P, biomasa fresca y longitud de la raíz mediante la relación: $(\Sigma \text{ actividad fosfatásica})(\text{Acumulación de P})(\text{Biomasa fresca de raíz})/(\text{Longitud de raíz})$, (RAE) y existe una correlación significativa con la eficiencia en uso de P en trigo, triticale y maíz.

La actividad fosfatásica ácida es un parámetro más sensible para la diagnosis del crecimiento limitado por P, que la estimación del total del elemento en las hojas (O'Connell y Grove, 1985; Marschner, 1995). Sin embargo, en maíz el incremento de la actividad de ésta enzima sólo ocurre bajo condiciones de severa deficiencia (Marschner, 1995). Por lo anterior se puede plantear la hipótesis de que la actividad de la fosfatasa ácida es mayor en la rizósfera de aquellas plantas con alta eficiencia en uso de N y P.

En referencia a la disponibilidad de nutrimentos relacionada con el pH del suelo, se reconoce a la acidez del suelo como factor que limita la productividad de los cultivos (Marschner, 1995; Rao *et al.*, 2000).

Los cambios de pH en la rizósfera, durante el crecimiento de las plantas, es un fenómeno conocido y tiene efecto sobre solubilidad y absorción de nutrimentos (Hünsinger, 1998). El pH de la rizósfera puede diferir del pH del suelo en más de 2 unidades y ésta diferencia, está en función del suministro y fuente de nitrógeno (NH_4^+ , NO_3^- o fijación simbiótica de N_2), del estado nutricional de la planta y de la capacidad amortiguadora del suelo. Las variaciones de pH en la zona de la rizósfera se han observado por métodos colorimétricos, en medio nutritivo de agar con indicadores de la variación de pH (púrpura de bromocresol) y comparación de color con base en estándares de pH preparados con los mismos reactivos e indicador (Rao *et al.*, 2000) y métodos electrométricos con microelectrodos (Gollany y Schumacher, 1993), pero mediciones de pH en la zona de la rizósfera "in situ" difícilmente se hacen por la complejidad que representa.

Las variaciones de pH en rizósfera respecto al suelo, como respuesta adaptativa de las plantas a estrés nutrimental, se originan por desequilibrio en la relación catión-anión, la cual tiene fuerte dependencia de la actividad biológica de microorganismos y de vegetales superiores. La absorción de NH_4^+ y NO_3^- , tiene gran importancia ya que estos iones son requeridos en gran

cantidad. Por su alta movilidad y más rápida distribución hacia las raíces por flujo de masa y difusión, la absorción de NO_3^- , excede con frecuencia a la de NH_4^+ con un correspondiente incremento de pH en la rizósfera. Sin embargo la absorción de NH_4^+ origina acidificación de la rizósfera la cual influye sobre el crecimiento de las plantas (Hinsinger, 1998). Además de las propiedades del suelo que por sí mismas influyen en la capacidad amortiguadora del suelo, como segunda hipótesis de trabajo se plantea que, los genotipos de maíz trigo y triticale con mayor eficiencia en uso de N y P, por medio de su actividad radical incidirán sobre la capacidad amortiguadora del suelo con mayor rapidez que los genotipos menos eficientes en uso de N y P.

Con base en lo anterior se planteó como objetivo de esta evaluar la actividad fosfata y el pH de suelo adyacente a la rizósfera en suelos ácidos, y su relación con el crecimiento de genotipos de maíz, trigo y triticale con diferente eficiencia de uso de N y P.

5. 3. 4 MATERIAL Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el invernadero de la FES Zaragoza, en macetas de plástico con capacidad para contener 2 kg de suelo el cual fue mantenido a capacidad de campo durante el tiempo en que se tuvieron establecidas las plantas. Se utilizaron tres suelos ácidos provenientes de Villa Victoria, México; Pátzcuaro, Michoacán y de Reforma, Chiapas. Se sembraron 10 semillas de dos genotipos de trigo, dos de triticale y dos de maíz los cuales fueron seleccionados, de un experimento anterior, por su diferente eficiencia en uso de N y P (Capítulo 5.1). Se suministraron cuatro dosis de N y P (Cuadro 13).

Cuadro 13. Descripción de genotipos y niveles de nutrimentos empleados.

Especie	Maíz		Trigo		Triticale	
Genotipos	Negro	V-23	Berros	Sn. Cayetano	Secano	Lamb-2
	-E	+E	-E	+E	-E	+E
Dosis	400 - 0 mg kg ⁻¹		0 - 200 mg kg ⁻¹		400 - 200 mg kg ⁻¹	
N-P	+N		+P		+N+P	
					-N-P (testigo)	

-E, +E = Menos y más eficientes respectivamente en uso de N y P.

mg kg⁻¹ = miligramo por kg de suelo de UREA y SFT como fuente de nitrógeno y fósforo respectivamente.

Los suelos, las especies, los genotipos y las dosis de fertilización generaron 72 tratamientos que se distribuyeron en un arreglo de bloques al azar con tres repeticiones.

Una vez que emergieron las plántulas (lo cual ocurrió entre los 9 y 16 días), se hizo un clareo para dejar sólo cuatro plantas por maceta.

La investigación se realizó entre octubre de 1997 y agosto de 1998. Los suelos utilizados presentaron baja conductividad eléctrica, de ligera a moderada acidez, baja biodisponibilidad de P y contenidos altos de materia orgánica y N-total, con excepción del suelo de Reforma Chiapas en el que los porcentajes de estas variables fueron moderados (Cuadro 14).

Cuadro 14. Principales características físicas y químicas^a de los suelos utilizados.

Suelo	¹ pH	² CE	³ M.O.	⁴ N-total	⁵ P
		dS m ⁻¹	%		mg kg ⁻¹
Andisol Pátzcuaro.	5.16	0.2284	4.46	0.229	4.23
Andisol Villa Victoria	4.65	0.123	6.69	0.264	4.59
Nitosol Reforma	4.35	0.0551	1.93	0.084	3.98

^aValores promedio de tres repeticiones para cada parámetro.

¹En H₂O 1:2; ²En H₂O 1:5 ³Walkley y Black; ⁴Semimicrokjeldhall; ⁵P-Olsen.

Para determinar el efecto de cultivo y con el fin de evaluar y comparar la actividad fisiológica de las raíces de las plantas en estudio, respecto a las variaciones de pH y de actividad de la fosfatasa del suelo adyacente a la rizósfera, se colocaron dos macetas de cada suelo, como testigos absolutos -es decir, sin plantas en ellas- a las cuales también se les trató como a los demás tratamientos.

Para la medición del pH del suelo adyacente a la rizósfera "in situ", se propuso un método consistente en, previo a la siembra y bajo las semillas sembradas, la introducción en la maceta de un tubo de vidrio, de mayor diámetro que el electrodo de pH, en torno al cual se dio el contacto de una alta densidad de raíces. Las determinaciones fueron realizadas a 30 y 90 días de edad, mediante el modelo experimental indicado en la Figura 18.

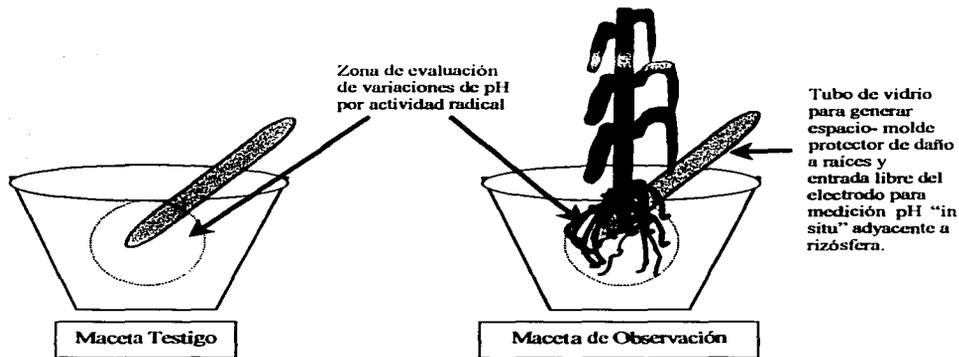


Figura 18. Esquema de medición de variaciones de pH de suelo adyacente a la rizósfera por actividad radical

Para evaluar "in situ" las variaciones de pH de suelo adyacente a la rizósfera de los genotipos de las tres especies, en los suelos en estudio y de las macetas con tratamiento testigo, se siguió el siguiente procedimiento:

1. Se adicionó 50 mL de agua destilada en torno del tubo de vidrio generador del espacio-molde, para reblandecer el suelo y mediante giros lentos, retirar cuidadosamente dicho tubo.
2. Se introdujo, en el espacio dejado por el tubo retirado, el electrodo de medición de pH de un potenciómetro previamente calibrado.
3. Se adicionaron nuevamente, 50 mL de agua destilada para tener un medio acuoso y para eliminación de interferencia por gases durante la medición.
4. Se esperó un tiempo de 60 s y se registró la lectura del pH así como la temperatura del sistema durante la medición.

La determinación de la actividad fosfatasa fue realizada a 0, 30 y 90 días. Al inicio del experimento (tiempo cero) y a los treinta días de edad se eliminó, con una espátula, suelo de la superficie del centro de la maceta y se tomó una fracción de suelo suficiente para el análisis de la enzima. A noventa días edad, posterior a la cosecha, se extrajeron con gran cuidado las raíces de

cada planta y se determinó en el suelo más cercanamente adherido a ellas, así como en los suelos utilizados como testigo –sin desarrollo de plantas–, la actividad fosfatasa ácida, por el método de p-Nitrofenil Fosfato (Tabatabai, 1994). El material vegetal producido, se secó a la estufa a peso constante, se cuantificó la biomasa así como nitrógeno y fósforo acumulado en raíz y parte aérea. Con ayuda del paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System, 1985), se efectuó un análisis de varianza y pruebas de comparación de medias (Tukey $\alpha = 0.05$).

5. 3. 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5. 3. 5. 1 Actividad fosfatasa en suelo adyacente a la rizósfera

Los resultados de esta investigación mostraron al hacer la comparación entre especies que, sin considerar la condición de eficiencia (+E y –E) de los genotipos utilizados, cuando se realizó la suma de los valores de actividad de la enzima determinada a 30, con la de los 90 días (Figura 19), el trigo superó al maíz y al triticale en la promoción de una mayor actividad de la fosfatasa ácida en el suelo adyacente a la rizósfera.

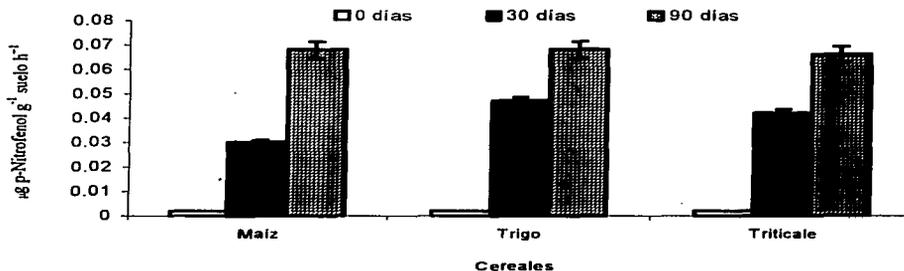


Figura 19. Actividad fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera, inicial (0 días) y a 30 y 90 días de desarrollo de maíz, trigo y triticale en suelos ácidos.

Cada valor es promedio de 72 unidades experimentales (tres especies dos genotipos, tres suelos y cuatro repeticiones).

El intervalo marcado sobre la línea representa el error estándar ($P \leq 0.05$).

Por su parte triticale y maíz promovieron, respecto al trigo una actividad de la fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera ligeramente menor (Cuadro 15), pero sin que se hallan presentado diferencia estadística significativa entre especies.

Cuadro 15. Actividad fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera, total por tipo de suelo y promovida por especie.

Suelos								
Andisol Pátzcuaro		Andisol Villa Victoria		Nitosol Reforma		Especies		
Testigo	Cultivado	Testigo	Cultivado	Testigo	Cultivado	Maíz	Trigo	Triticale
$-\mu\text{mol p-NP g suelo}^{-1} \text{ h}^{-1}$								
0.020	0.050	0.015	0.067	0.013	0.032	0.054	0.070	0.060

Suma de la actividad determinada a treinta y noventa días de desarrollo de las especies en los dos Andisoles y en el Nitosol. Cada valor representa el promedio de 144 unidades experimentales

Respecto a la actividad fosfatasa ácida en suelo adyacente a la rizósfera en la condición de suelo cultivado, tanto en Andisoles como en el Nitosol, aumentó la actividad de ésta enzima en más de 100% en referencia a la actividad de la enzima fosfatasa ácida determinada a los suelos testigo al inicio (0 días) del experimento (Figura 19 y Cuadro 15).

La actividad fosfatasa en suelo adyacente a la raíz de maíz, presentó valores entre 4 y 6 veces mayor en los tres suelos en los que se realizó el cultivo en comparación a sus testigos absolutos (suelos sin cultivo). En suelo cultivado adyacente a la raíz de trigo y triticale, la actividad fosfatasa del suelo fue mayor que en sus respectivos testigos con diferencia significativa para estos cereales en los tres suelos.

La contribución del cultivo de trigo y triticale a la actividad de la fosfatasa ácida en suelo adyacente a la rizósfera en los tres suelos fue muy similar y no presentó diferencia estadística significativa, aunque el efecto de cultivo de triticale fue mayor en el Andisol de Villa Victoria y en el Nitosol de Reforma.

Fue notorio que en los suelos utilizados como testigos (mismo manejo pero sin plantas) la actividad de la enzima fosfatasa fue mucho menor que la que se presentó en los tres suelos

después de ser cultivados y en los valores que se encontraron, si hubo diferencia estadística significativa.

Bergstrom y Monreal (1998), en resultados semejantes a los aquí encontrados, reportaron que después del desarrollo de cultivos, aumenta en el suelo la actividad las fosfatasas y otras exoenzimas. El incremento, por ellos observado en la actividad de dichas enzimas, fue atribuido al abundante crecimiento de raíces que presentaron los cereales y también a la alta concentración de materia orgánica de los suelos que se usaron.

En los suelos utilizados en ésta investigación, en el Andisol de Villa Victoria, Méx. y el Nitosol de Reforma, Chiapas con el más alto y más bajo porcentaje de MOS respectivamente (Cuadro 14), se encontró la mayor y menor actividad fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera al comparar los suelos entre sí (Cuadro 15), lo cual es una evidencia de que la MOS sí pudo ser la propiedad del suelo que promovió la actividad de las exoenzimas en el suelo, según lo reportaron también Bergstrom y Monreal (1998).

Al considerar la actividad de la fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera promovida por los genotipos más y menos eficientes (+E y -E respectivamente) de cada especie, se encontró que para maíz, el genotipo V-23 (+E) respecto al Negro (-E), promovió mayor actividad de la fosfatasa ácida en el Andisol de Villa Victoria, Méx. y en el Nitosol de Reforma, Chis., pero menor en el Andisol de Pátzcuaro (Cuadro 16).

Cuadro 16. Actividad fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera promovida por la condición de eficiencia de los genotipos de maíz, trigo y triticale.

	Maíz		Trigo		Triticale	
	V-23 +E	Negro -E	San Cayetano +E	Berros -E	Lamb-2 +E	Secano -E
	$\mu\text{mol p-NP g suelo}^{-1} \text{ h}^{-1}$					
Andisol Villa Victoria	0.071	0.060	0.080	0.066	0.060	0.057
Andisol Pátzcuaro.	0.021	0.082	0.038	0.081	0.053	0.084
Nitosol Reforma	0.051	0.040	0.030	0.128	0.043	0.038

En el caso del trigo, sólo en el Andisol de Villa Victoria, el desarrollo del genotipo +E (San Cayetano) pudo promover, respecto al genotipo menos eficiente, mayor actividad fosfatasa ácida en el suelo adyacente a la rizósfera, pues en el Andisol de Pátzcuaro y el Nitosol de Reforma, el genotipo -E (Berros), promovió mayor actividad de la enzima en suelo adyacente a la rizósfera.

En el caso de triticales su tendencia, respecto a la relación entre variaciones de actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera y la eficiencia en uso de N y P de los genotipos estudiados, fue similar a la que presentó el maíz; es decir, el genotipo +E (Lamb-2), promovió en el Andisol de Villa Victoria, Méx. y en el Nitosol de Reforma, Chis., mayor actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera y el genotipo -E (Secano) promovió mayor actividad de esta enzima en el Andisol de Pátzcuaro.

En los tres suelos, la actividad de la fosfatasa fue considerablemente mas alta en suelo adyacente a la rizósfera en comparación a la matriz del suelo como también lo reporta Marschner (1995) quien mencionó que el incremento en actividad de la fosfatasa puede deberse a la actividad de las raíces de las plantas y de la microflora del suelo o a ambas.

Otra influencia indirecta que tienen las plantas sobre la actividad enzimática del suelo, es su capacidad de incrementar el número de microorganismos presentes en el litter o humus (efecto rizósfera) el cual a su vez aumenta la actividad de las enzimas del suelo a través del desarrollo de sus procesos metabólicos (Bolton *et al.*, 1993; Rao *et al.*, 1999).

Al considerar el efecto del contenido de materia orgánica del suelo sobre la actividad de la enzima se encontró que en el Andisol de Villa Victoria con alto porcentaje de materia orgánica del suelo (6.69%), se presentó la menor actividad fosfatásica en la condición testigo pero con el cultivo de los tres cereales, se presentó la mayor actividad de la enzima, por lo que se infiere que la mayor contribución a la actividad de la fosfatasa en este suelo (Andisol de Villa Victoria) se pudo deber a la actividad radical de las plantas en respuesta al alto contenido de MOS, fuente de fósforo orgánico al que hidrolizan las fosfatasas.

Yun y Kaepler (2001), mencionaron que las fosfatasas son secretadas por varias especies de plantas cultivadas cuando éstas se desarrollan en condiciones de estrés por deficiencia de P. En los suelos que se utilizaron en esta investigación, el P-disponible puede limitar el crecimiento

de las plantas, por lo que todos los genotipos de maíz, trigo y triticale promovieron, con su desarrollo, mayor actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera, pero esta tendencia fue mas marcada en los genotipos +E en referencia a los -E.

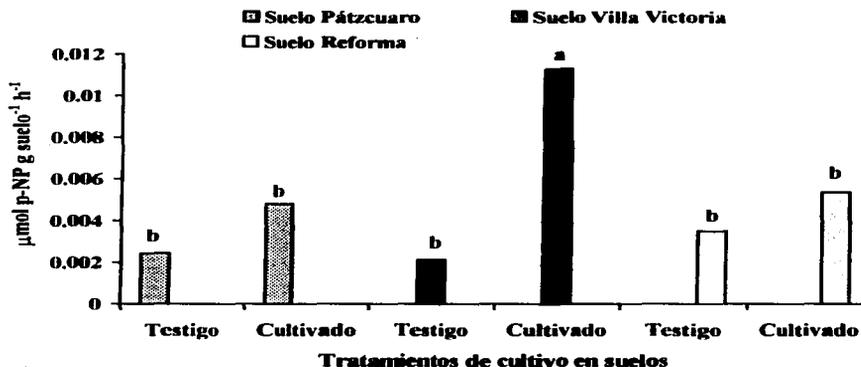


Figura 20. Actividad fosfatasa ácida en Andisoles y en un Nitosol, después del crecimiento en ellos de maíz, trigo y triticale.

En el gráfico, cada dato de suelo cultivado representa el promedio de 72 unidades experimentales que incluyen: dos genotipos, tres especies, cuatro dosis N-P suministradas y tres repeticiones. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DSI) a $P \leq 0.05$.

Los resultados encontrados indican que en los genotipos dentro de especie, la condición de mayor eficiencia en uso de N y P, pudo promover en el suelo mayor actividad fosfatasa en el suelo adyacente a la rizósfera, pero las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo pueden alterar el comportamiento que se ha indicado, lo cual quedó de manifiesto con los resultados que se encontraron en el Andisol de Pátzcuaro.

En este suelo, contrario a lo planteado en la hipótesis de trabajo, los genotipos con menor eficiencia en uso de N y P, promovieron una mayor actividad fosfatasa en suelo adyacente a la rizósfera. Tabatabai y Fu, (1992) citados en Salam *et al.*, (2001), mencionaron que las enzimas del suelo pueden estar presentes en el suelo en forma soluble o adsorbidas a coloides así las formas solubles pueden percolar con el agua de lluvia o de riego pero las entidades enzimáticas

adsorbidas pueden permanecer firmemente ligadas al suelo y sólo se pueden mover con las partículas de suelo en el proceso erosivo. En el caso de los suelos estudiados, los de la región de Pátzcuaro, quizá el de mayor grado de erosión observada en campo, presentan mayor contenido de sales, un pH menos ácido y la menor actividad fosfatasa en su suelo testigo, por lo que el desarrollo de las plantas pudo promover la mayor actividad fosfatasa al suelo adyacente a la rizósfera, que el Andisol de Villa Victoria y el Nitosol de Reforma, lo cual podría explicar el comportamiento de los genotipos en este suelo.

En el Andisol de Pátzcuaro, el valor de actividad fosfatásica de suelo testigo fue de $2.43 \times 10^{-3} \mu\text{mol p-NP g suelo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ mientras que en el suelo cultivado adyacente a la rizósfera, fue cerca de 100% mayor y, a pesar de esta gran diferencia, no se observó diferencia significativa.

En el suelo cultivado adyacente a la rizósfera de Villa Victoria (Andisol), la diferencia de actividad fosfatasa del suelo, respecto a la de su testigo, fue aún mayor (cercana a 500%) que la que observada en el suelo de Pátzcuaro y entre estos tratamientos si hubo diferencia significativa.

En el Nitosol de Reforma la mayor actividad fosfatásica se tuvo en el suelo cultivado adyacente a la rizósfera, su diferencia con su suelo testigo, fue poco menor a 100% e igual que en el Andisol de Pátzcuaro, no hubo diferencia significativa entre suelo cultivado y testigo.

Existen varios reportes que indican que la actividad fosfatásica del suelo, se incrementa con la deficiencia de fósforo disponible principalmente en la zona de la rizósfera (Rao *et al.*, 1995; Yun *et al.*, 2001). Con este estudio, se confirmó lo anterior pues los resultados mostraron, en los suelos en estudio, que al que presentó menos fósforo disponible (Nitosol de Reforma, P-disponible = 1.93 ppm), le correspondió la mayor actividad de la enzima ($3.5 \mu\text{mol p-NP g suelo}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en la condición de suelo sin cultivar (testigo).

Al comparar en los suelos cultivados con maíz, trigo y triticale, el efecto de tratamientos con y sin suministro de fertilización (+N+P, 400-200 ppm; -N-P, 0-0 ppm respectivamente), se observó que al suministrar N y P, la actividad de la fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera disminuyó tanto en el suelo de Pátzcuaro como en el de Reforma pero no en el de Villa Victoria (Figura 21). Existió efecto significativo por efecto de suministro de fertilización nitrofosfatada en la actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera, aunque la actividad de la enzima responde a la presencia del fósforo orgánico y no a la de fósforo inorgánico.

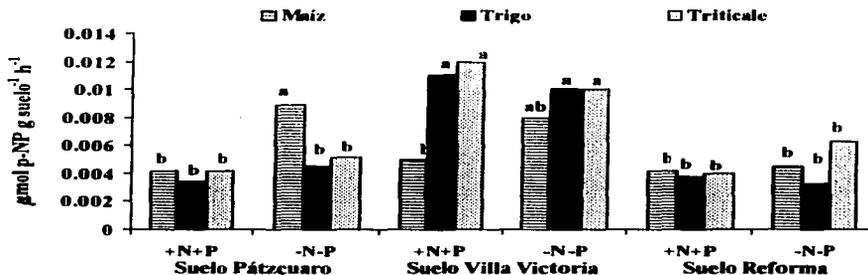


Figura 21. Efecto de suministro de N y P (+N+P = 400-200 ppm; -N-P = 0-0 ppm) sobre actividad fosfatásica ácida adyacente al suelos de la rizósfera de maíz, trigo y triticale en Andisoles (Suelos Pátzcuaro y Villa Victoria) y un Nitosol (Suelo Reforma).

Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DSH) a $P \leq 0.05$.

El maíz y el triticale fueron los cultivos más consistente en su comportamiento de actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera, pues en los tres suelos (Pátzcuaro, Villa Victoria y Reforma), el maíz y en dos de ellos (Pátzcuaro y Reforma), el triticale, manifestaron una tendencia a la disminución de la actividad fosfatasa en suelo adyacente a la rizósfera cuando se suministró N y P.

El trigo al parecer no respondió en actividad fosfatasa de suelo adyacente a la rizósfera ante el suministro de N y P por lo que su contribución a la actividad de esta enzima en el suelo parece ser independiente de la dosis de N y P suministrados. Como en ésta investigación con tres especies, comparadas en un estudio de Haussling y Marschner (Marschner 1995), se encontró que el trigo hizo ligera contribución a la actividad fosfatasa del suelo siendo menor que la de la colza (planta forrajera) pero mayor que el trébol rojo.

En la determinación de biomasa seca, del maíz, trigo y triticale, obtenida en los tres suelos ácidos y con el suministro de fertilización, se observó que el maíz V-23 (variedad mejorada proveniente de INIFAP Toluca) produjo mayor cantidad de biomasa que el maíz Negro (Criollo

de San Cayetano municipio de Villa de Allende, México sin que se presentaran diferencias significativas entre ellos (Figura 22). Con esto se comprobó que el maíz V-23 puede ser mas eficiente en uso de N y P ya que en este estudio como en el de evaluación de eficiencia nutrimental (Cruz-Flores *et al.*, 2001), superó entre otros, al maíz Negro.

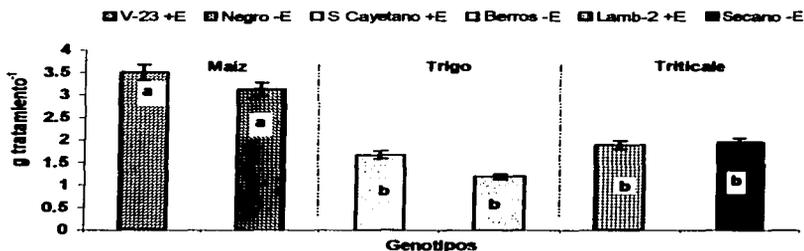


Figura 22. Producción de biomasa de genotipos de maíz, trigo y triticale pre clasificados como +Eficientes y -Eficientes.

En el gráfico, cada dato representa el promedio de 36 unidades experimentales que incluyen: tres suelos, cuatro dosis nitrógeno-fósforo suministradas y tres repeticiones; $r=0.77$.

Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DSH) a $P \leq 0.05$.

En el trigo, como en el maíz, el genotipo considerado como +Eficiente (San Cayetano) produjo mayor biomasa que el -Eficiente (Berros), y entre triticales, el genotipo Secano que fue considerado -Eficiente, superó ligeramente al genotipo Lamb-2 que en condiciones de hidroponia había sido mas productivo. Tanto en trigos como entre triticales no se presentaron diferencias significativas en producción de biomasa, sin embargo entre las tres especies, si hay diferencias estadística en la producción de biomasa, con la mayor en maíz y triticale y trigo sin diferencia significativa.

En el estudio realizado sobre evaluación de la eficiencia nutrimental (capítulo 5.1) se concluyó que, entre los triticales, por la amplia base genética que poseen, la separación o clasificación de genotipos +Eficientes y -Eficientes no es muy clara, a diferencia de lo que se observó en trigos y maíces, que son especies en las que parece ser mas fácil realizar la separación de genotipos +Eficientes de los -Eficientes.

5. 3. 5. 2 Variaciones de pH en suelo adyacente a la rizósfera

Para el análisis de las modificaciones de pH en suelo adyacente a la rizósfera, se consideró que la variación de pH del suelo adyacente a la rizósfera (ΔpH) representa la diferencia entre el pH final y el inicial ($\Delta\text{pH} = \text{pH}_{\text{final}} - \text{pH}_{\text{inicial}}$) a 30 y 90 días. La Figura 23, muestra que los cultivos de maíz (A), trigo (B) y triticale (C), manifestaron una actividad de raíz que modificó la condición del pH del suelo adyacente a la rizósfera. La modificación en condición de pH, consistió en acidificación con valores negativos y tendencia a la neutralidad cuando éstos, fueron positivos.

Se observó que las tres especies, a los treinta días, mostraron mayor tendencia acidificante en el Andisol de Villa Victoria, suelo con mayor cantidad de materia orgánica. El maíz indujo cambios de pH en suelo adyacente a la rizósfera que tuvieron una magnitud entre 1 y 2 unidades. En el trigo el cambio fue aproximadamente de 1 unidad, mientras que el triticale indujo cambios en el pH que alcanzaron hasta 3 unidades con tendencia a la acidificación. Así el triticale fue la especie que acidificó en mayor intensidad el pH del suelo adyacente a la rizósfera en el Andisol de Villa Victoria. Hinsinger (2001), mencionó que las raíces de las plantas son responsables de cambios en el pH de la rizósfera principalmente por liberación de H^+ o $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ en la tendencia a conservar un balance iónico entre cationes y aniones.

No se debe excluir la posibilidad de que en los casos en los que se presentó tendencia a la acidez, (ΔpH negativo), estos pueden deberse a efectos del fertilizante, aunque se debe considerar también que en general se incluyó una combinación de dosis de suministro nitrofosfatado que permite hacer la separación del efecto de fertilización.

En el suelo con menor cantidad de materia orgánica (Nitrosol de Reforma), los cambios de pH del suelo adyacente a la rizósfera fueron menores a los otros suelos. En este suelo los valores de cambio de pH de suelo adyacente a la rizósfera fueron menores a 0.75, 0.7 y 1 unidades en el maíz, trigo y triticale respectivamente. Marschner (1995) y Rao *et al.*, (2000), en datos obtenidos con ayuda de microelectrodos, encontraron variaciones de pH que se van desde 0.5 hasta 2 unidades de pH en la rizósfera. Los datos reportados por estos autores, le dan cierto apoyo al método utilizado en la presente investigación, pues los resultados obtenidos permitieron observar variaciones de pH del suelo adyacente a la raíz, mayores a 2.5 unidad de pH, respecto a la matriz de suelo, a reserva de que con este método no se controlan, algunas variables como temperatura y aireación por la naturaleza de la determinación "in situ" (Figura 23).

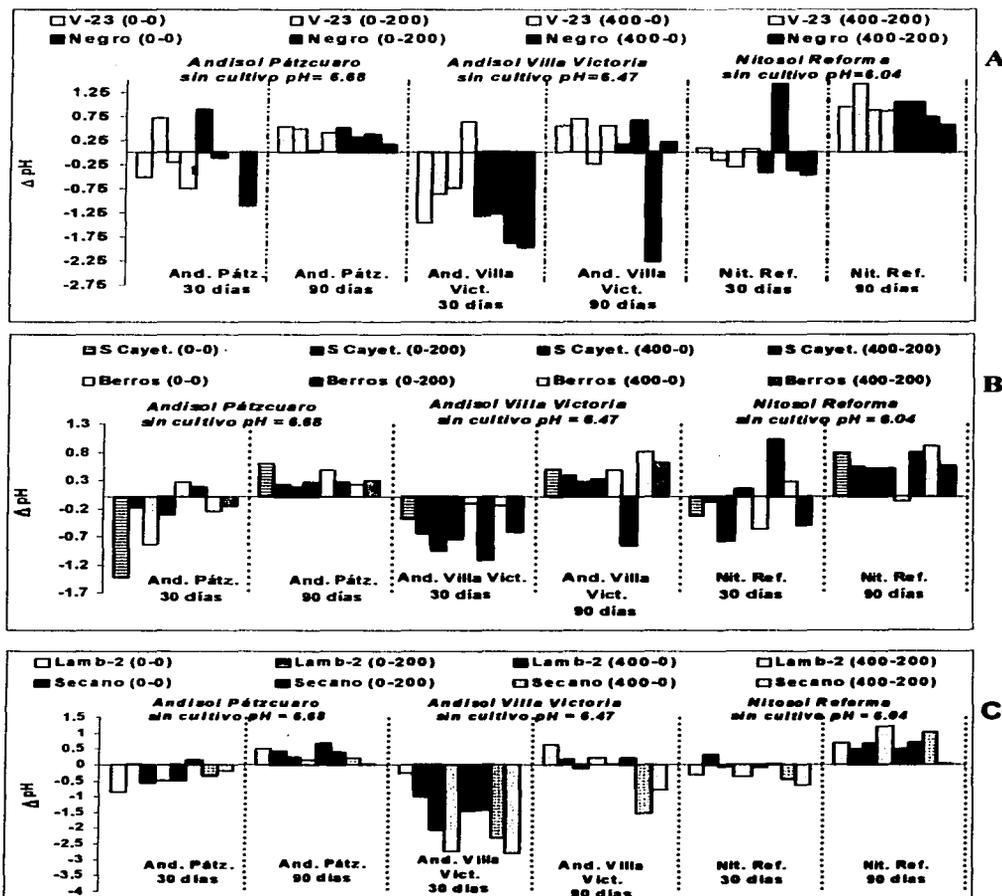


Figura 23. Variación del pH de suelo adyacente a la rizósfera inducida, a 30 y 90 días de edad, por actividad radical de maíz (A), trigo (B) y triticale (C).

*Evaluada "in situ" en tres suelo ácidos (Andisoles de Pátzcuaro, Mich. y Villa Victoria, Méx. y un Nitosol de Reforma, Chiapas).

El ΔpH mostrado representa la diferencia del pH final y el pH inicial ($\Delta\text{pH} = \text{pH}_{\text{final}} - \text{pH}_{\text{inicial}}$) en 30 y 90 días. Cada valor es promedio de cuatro repeticiones por tratamiento.

A los 90 días los valores de pH de suelo adyacente a la rizósfera, aumentaron en una tendencia hacia la neutralidad ya que en las tres especies y en los tres suelos predominaron, con pocas excepciones, valores positivos. Esta tendencia fue mas marcada en los genotipos V- 23, San Cayetano y Lamb-2 (maíz, trigo y triticale, +Eficientes).

En el estudio realizado en soluciones nutritivas (Capítulo 5.1), se observó también que estos genotipos pueden poseer un sistema *buffer* mas apropiado que el maíz Negro, trigo Berros y triticale Secano (genotipos -Eficientes) que tienen una tendencia a la neutralidad del pH, mas lenta que los genotipos +Eficientes.

El Andisol de Páztcuaro utilizado como testigo tuvo pH de 6.68, determinado "in situ" con el método descrito. En el maíz se observó a treinta días que el genotipo V-23, en tres de cuatro combinaciones de suministro de NP (0-0, 400-0 y 400-200), presentó acidificación (valores negativos) en el suelo adyacente a la rizósfera con valores entre 0.25 y 0.75, a diferencia del maíz Negro (-Eficiente) en el que sólo en dos tratamientos acidificó el pH de suelo adyacente a la rizósfera lo que supone una disminuida actividad radical, posible razón que explica la menor eficiencia en uso de N y P de este genotipo respecto a V-23 (Figura 23 A). En los trigos el genotipo San Cayetano, acidificó el pH de suelo adyacente a la rizósfera mas que el genotipo Berros después de 30 días, y su sistema de amortiguamiento fue mas eficaz ya que a los 90 días su tendencia a la neutralidad fue mayor también respecto a Berros (Figura 23 B). En triticales se observó un comportamiento muy semejante al descrito para trigo (Figura 23 C), en los triticales el genotipo +Eficiente (Lamb-2) tuvo mayor actividad radical en cuanto a la modificación de los valores de pH de suelo adyacente a la rizósfera por lo que los genotipos eficientes tuvieron un sistema amortiguador mas eficaz para adecuar el pH del suelo adyacente a la rizósfera a las necesidades de la planta.

En el Andisol de Villa Victoria, ambos genotipos de maíz tuvieron tendencia similar a la acidificación del suelo adyacente a la rizósfera a 30 días, pero el sistema de amortiguamiento del V-23 fue mas rápido pues a 90 días en el tratamiento 400-0 no hubo respuesta del genotipo Negro por lo que se mantuvo en un pH menos favorable (Figura 23 A). Para el trigo hubo una condición similar pues el genotipo Berros (-E) tuvo un sistema amortiguador poco adecuado pues a 90 días en el tratamiento (0-200) el pH de suelo adyacente a la rizósfera fue menos favorable que el que presentó el trigo San Cayetano con igual suministro nutrimental (Figura 23 B). Respecto a los triticales, el genotipo Secano (-E) en los tratamientos 400-0 y 400-200 mostró respuesta lenta en

variaciones del pH del suelo adyacente a la rizósfera, respecto al Lamb-2 que tiene un sistema amortiguador de pH mas eficaz pues tuvo una mayor acidificación a 30 días pero le correspondió una neutralización mas rápida a 90 días lo que puede ser una causa de su mayor eficiencia nutrimental (Figura 23 C).

En el Nitosol de Reforma, las variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera de maíz en los dos genotipos fueron semejantes independientemente de su condición de eficiencia pero en trigo y triticale los genotipos +Eficientes, mostraron mayor actividad radical. Respecto a este suelo, en el que los efectos de acidificación y neutralización del pH del suelo adyacente a la rizósfera inducidos por crecimiento de los tres especies (maíz, trigo y triticale), fueron menos marcados que los que se presentaron en Andisoles quizá por su menor aporte nutrimental, pues aunque el suministro de UREA y SFT fue el mismo en los tres suelos, de manera natural, este suelo presentó menor contenido de materia orgánica, nitrógeno total y fósforo disponible (Cuadro 14).

Jaillard *et al.*, 2001, citados en Hinsinger 2001, mencionan que a la inducción de cambios de pH de la rizósfera, contribuyen diversas fuentes como exudación de ácidos orgánicos, mantenimiento del balance cationes/aniones, liberación de H^+ , variaciones del potencial redox, producción de CO_2 por respiración de la raíz y microorganismos rizosféricos además, de la absorción preferencial de NH_4^+ o de NO_3^- , relacionada con las especies y con la edad de ellas; por lo que, las variaciones en pH de suelo adyacente a la rizósfera encontradas tuvieron alguna de estas causas, pero independiente de ellas, la capacidad de amortiguación observada en los +E fue más adecuada que los genotipos -E en los tres suelos.

Estos resultados aportan elementos que podrían confirmar la hipótesis de que las variaciones de pH son consecuencia de una diferencial actividad radical entre especie y entre genotipo y que el sistema amortiguador de los genotipos +Eficientes puede ser más eficaz respecto a otros, pero no se satisface la incertidumbre de ¿qué tan cercano a la rizósfera se encuentra el suelo al que se le midió el pH?. Por ello la hipótesis planteada queda abierta sobre todo por que hubo efecto en las variaciones provocadas por el suministro de N y P.

5. 3. 6 CONCLUSIONES

En suelos testigos la actividad de la fosfatasa ácida fue entre 100 y 500% menor que la de los suelos adyacentes a la rizósfera con diferencia estadística significativa.

Las actividad de la fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera, en las tres especies, fue mayor en genotipos +E respecto a los -E en el Andisol de Villa Victoria y el Nitosol de Reforma, no así en el Andisol de Pátzcuaro

El suministro de ambos nutrimentos (pe, tratamiento +N+P = 400-200 ppm) indujo una actividad de la fosfatasa ácida del suelo adyacente a la rizósfera menor en el Andisol de Pátzcuaro y en el Nitosol de Reforma pero no en el de Villa Victoria, el cual presentó mayor contenido de MOS.

Los cambios de pH en el suelo adyacente a la rizósfera, respecto al pH de la matriz del suelo, variaron de entre 1 y 2 unidades en maíz; en trigo, de 1 unidad y en triticale, hasta 3 unidades, con tendencia a la acidificación.

Hay mayor tendencia a la neutralidad en los genotipos V- 23, San Cayetano y Lamb-2 (maíz, trigo y triticale +Eficientes), lo que indicó, que estos pueden poseer un sistema amortiguador mas apropiado que el maíz Negro, trigo Berros y triticale Secano (-Eficientes) cuya tendencia a la neutralidad en valor de pH fue mas lenta que los genotipos mas eficientes.

Agradecimientos:

A la Carrera de Biología de la FES Zaragoza por las facilidades para la utilización del Internadero, a la Biól Selene Fragoso Iñiguez por su cooperación para el desarrollo del trabajo y a la Lic. Beatriz E. Cruz F. por la traducción al Inglés del resumen.

5. 3. 7 LITERATURA CITADA

- Atlas R. and R. Bartha, 1998. Microbial ecology. Fundamentals and applications. Fourth ed. Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park, California, USA
- Bergstrom A. K. and C. Monreal M. 1998. Increased soil enzyme under two row crops. Soil Sci. Soc. Am. J. 62: 1229-1301.
- Bolton H. J., J. K. Fredickson, and E. Lloid F. 1993. Microbial ecology of rhizosphere. In Soil microbial ecology. Applications in agricultural and environmental management. F. Blaine Meeting, Jr. Ed. Marcel Dekker, inc. New York, USA.

- Cruz-Flores, G., J. L. Tirado T., G. Alcántar G. y J. A. Santizo R. 2001. Eficiencia de uso de fósforo en triticale y trigo en dos suelos con diferente capacidad de fijación de fósforo. *TERRA* 19: 47-54.
- Dinkelaker B. and H. Marschner. 1992. In vivo demon-stration of acid phosphatase activity in the rhizosphere of soil-grown plant. *Plant and Soil* 144: 199-205.
- Gollany, H. T. and T. Scumacher E. 1993. Combined use of colorimetric and microelectrode methods for evaluating rhizosphere pH. *Plant and Soil*. 154: 151-159.
- Häu Bling M. and Marschner H. 1989. Organic and inorganic soil phosphatases and acid phosphatase activity in the rhizosphere of 80-years old norway spruce (*Picea abies* L. Karts.) trees. *Biol. Fertil. Soils* 8: 128-133.
- Hinsinger, P. 1998. How do plants roots acquire mineral nutrients?. Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv. Agron.* 64: 225-265.
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237: 173-195.
- Kang, H. and Ch. Freeman, 1999. Phosphatase and arilsulphatase activities in wetland soil: annual variation and controlling factors. *Soil Biol. Biochem.* 22: 449-454
- Marschner, H. (1995) "Mineral nutrition of higher plants". Second ed. Academic. Press. London, England.
- Naseby, D. C., Y. Moënné-Locooz and J. Powell, 1998. Soil enzyme activities in the rhizosphere of field-grown sugarbeet inoculated with the biocontrol agent *Pseudomonas fluorescens* F. *Biol. Fertil. Soils* 27: 39-43

- O'Connell A. M. and 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.
- Rao M. A., L. Gianfreda, F. Palmiero and A. Violante. 1996. Interactions of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-minerals complexes. *Soil Sci.* 161: 751-760.
- Rao, I. M., M. A. Ayarza. and R Garcia. 1995. Adaptive attributes of tropical forage species to acid soils I. Differences in plant growth, nutrient acquisition and nutrient utilization among C4 grasses and C3 legumes. *J. Plant Nutr.* 18: 2135-2155.
- Rao, I. M., V, Borrero. J. Ricaurte and R. Garcia. 1999. Adaptive attributes of tropical forage species to acid soils v. Differences in phosphorus acquisition from less available inorganic and organic sources of phosphate. *J. Plant Nutr.* 22: 1175-1196.
- Rao, T. P., Y. Katsuya, A. Yamauchi and J. Tatsumi. 2000. Rhizosphere pH changes induced by exposure of shoot to light. *Plant Prod. Sci.* 3: 101-107.
- Salam A. K., A.Sriyani N. And M. Kimura. 2001. Soil enzymatic activities in a Hilly coffee plantation in Lampung province, South Sumatra, Indonesia, under plant cover management. *Soil Sci. Plant Nutr.* 45: 695-702.
- SAS Institute. 1985. *SAS Users Guide: Statistics.* Statistical Analysis System Institute, Cray, NC.
- Sneider K., M-B. Turron and J-F. Gallardo. 2000. Modified method for measuring acid phosphatase activities in forest soils with high organic matter content. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31: 3077-3088.
- Seeling B. and 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.

Speir T. W. and D. Ross J. 1978. Soil phosphatases and sulphatases. pp 197-249. In Soil enzymes. R. G. Burns, Ed. Academic Press, New York.

Tabatabai, M. A. 1994. Soil enzymes. pp 775-833 In Methods of soil analysis. Part 2. Microbiological and biochemical properties. Weaver, R. W., A. Scott, P. Bottomley, D. Bezdicek, S. Smith, A. Tabatabai and A. Wollum, Eds., No. 5 Soil Sci Soc. Am Book Series. SSSA, Inc. Winconsin, USA.

Yun, S. J. and S. Kaepler M. 2001. Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation. Plant and Soil 237: 109-115.

5. 4. COLONIZACIÓN MICORRÍZICA ARBUSCULAR, VARIACIÓN DE pH DE SUELO ADYACENTE A LA RIZOSFERA Y FERTILIZACIÓN MINERAL DE GENOTIPOS DE MAÍZ Y TRIGO CULTIVADOS EN UN ANDISOL*

Arbuscular Mycorrhizal Colonization, Soil pH Adjacent Rhizosphere Variations and Mineral Fertilization of Corn and Wheat Genotypes Cultivated in an Andisol

5. 4. 1 RESUMEN

En este estudio se evaluó, la colonización micorrizica arbuscular nativa de dos genotipos de maíz (Negro y V-23) y dos de trigo (Berros y San Cayetano) caracterizados como menos eficiente y más eficiente - en uso de nitrógeno y fósforo (N y P)- respectivamente así como, cada 30 días, las variaciones de pH de suelo adyacente a la rizósfera promovidas por el desarrollo de las raíces de ellos. Los genotipos fueron cultivados en un Andisol en el ciclo primavera-verano de 1998, con 4 dosis de fertilización nitrofosfatada (N+P), con el objetivo de evaluar el efecto de la interacción micorriza-fertilización mineral, sobre la eficiencia de utilización en N y P y la relación de ésta, con las variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera. A partir del suministro del fertilizante y hasta la floración, se tomaron muestras de raíces en tres edades. Estas se tiñeron por el método de Phillips y Hayman (1970) y se determinó el porcentaje de longitud radical colonizada por el método de las intersecciones. Se encontró que los genotipos con baja eficiencia nutrimental, para ambas especies, presentaron mayor colonización de micorriza arbuscular, con 75% para el maíz y 71% para el trigo, mientras que este porcentaje fue significativamente menor en los genotipos más eficientes, 64% y 55% respectivamente. El porcentaje de colonización micorrizica disminuyó, significativamente en ambas especies, con mayor suministro de N+P respondiendo a la aplicación de ellos; sin embargo mientras que en maíz, el porcentaje de colonización disminuyó al aumentar la edad de la planta, (menor micorrización en la floración), en trigo la colonización micorrizica aumentó con la edad por lo que posiblemente está colonización puede estar relacionada con la ruta metabólica (C₃ o C₄). Los resultados encontrados muestran que la colonización por micorriza arbuscular, depende de la

* La información sobre colonización micorrizica arbuscular fue publicada en TERRA, Vol. 19 No.4, 2001 pp 337-344.
Biología FES Zaragoza

disponibilidad de nutrimentos, principalmente del P y que la tendencia a la colonización micorrizica puede considerarse como una opción para la selección de genotipos eficientes en condiciones de campo y con ello incidir en la reducción del uso de fertilizantes minerales. Así mismo, los resultados mostraron que las variaciones de pH inducidas por actividad radical fueron mayores por los genotipos +Eficientes respecto a los -Eficientes, aunque este efecto pudo ser enmascarado por los efectos que la adición de fertilizantes tienen sobre el balance cationes: aniones en el entorno adyacente a las raíces.

Palabras clave: *Micorriza arbuscular, agricultura sostenible, cereales, nutrición vegetal, suelos ácidos.*

5. 4. 2 SUMMARY

In this study the arbuscular mycorrhizal indigenous colonization, and soil pH adjacent rhizosphere of two genotypes of corn (Negro and V-23) and two of wheat (Berros and San Cayetano), characterized previously as less efficient and more efficient -in nitrogen and phosphorus use (N and P) - respectively were evaluated. Those genotypes were cultivated in Andisol during the spring-summer cycle of 1998 and undergoing 4 doses of nitrophosphated (N+P) fertilization in the order to achieve the mineral mycorrhizal-fertilization effect related to the N and P use efficiency in of each genotype. Three root samples were collected from each treatment starting when the fertilizer was applied and finishing with the flowering of the plants. These they were stained using the Phillips and Hayman (1970) method to determine the arbuscular mycorrhizal colonization percentage using the intersections method. We obtained that in both species, the low nutrimental efficiency genotypes, showed the major dependence to the arbuscular mycorrhizal, with 75% of colonization for corn and 71% for wheat. The percentages were significantly smaller for the most efficient genotypes with 64% and 55% respectively. The colonization percentage diminishes, significantly in both species, when the supply of N+P was increased responding to the application of phosphorus, however while in corn genotypes, the colonization percentage diminishes when increasing the age of the plant, (smaller mycorrhization in the anthesis), in wheat genotypes the opposite was observed. This results suggest that the MA colonization is related with the nutrient availability, mainly P content and possibly with the metabolic route (C3 or C4). In consequence these parameters should be considered as an alternative in efficient genotypes selection under field conditions and in the reduction in the use

of mineral fertilizers. Likewise it was observed that the pH variations induced by radical activity are bigger in genotypes +Efficients although this effect can be masked by the addition of fertilizers with influence in the balance, cations: anions in the near environment to the roots.

Index words: Arbuscular mycorrhizal, sustainable agriculture, cereals, plant nutrition, acid soils.

5. 4. 3 INTRODUCCIÓN

Una causa importante que influye sobre el deterioro de los recursos naturales, es el cambio de uso del suelo, es decir, la transformación de ecosistemas naturales como los matorrales, la selva o el bosque de pino-encino a pastizales, a potreros o a terrenos de uso agrícola. De esta manera en México, extensas áreas de suelo, que originalmente habían estado cubiertas por bosques o praderas, se transformaron en áreas en las que actualmente se cultivan cereales básicos para la alimentación, como el maíz, trigo y avena. Este cambio de uso del suelo a través de los años ha propiciado un descenso significativo en la producción agrícola a grado tal que, el maíz por ejemplo, hoy se importa.

En México, un caso interesante son los suelos agrícolas del orden Andisol que se originan de afloramientos de cenizas volcánicas, en los que predominan complejos alófono-húmicos y que estuvieron cubiertos por bosques o praderas. Estos suelos tienen como principal factor limitante para el desarrollo de las plantas cultivadas, la acidez (pH ácido igual a 6.5 o menor) que puede afectar la disponibilidad de nutrimentos esenciales como el P y el N, cuyas formas iónicas, solubilidad y capacidad de liberación a partir de las partículas del suelo o de la materia orgánica dependen del pH del mismo suelo. Ésta condición edáfica, cuando es adversa, propicia un suelo con baja fertilidad (Hesterberg, 1993; Baligar *et al.*, 1997).

En suelos de baja fertilidad, las plantas cultivadas desarrollan estrategias de tolerancia y evasión que les permiten adaptarse a esta condición edáfica anómala, con base en su eficiencia en adquisición de nutrimentos.

Entre las estrategias se encuentran, por un lado, su eficiencia nutrimental, definida como la capacidad de una planta para producir la mayor cantidad de biomasa seca por unidad de nutrimento suministrado y, por otro, la relación entre los hongos del suelo y las raíces de las plantas, que forman una asociación simbiótica llamada micorriza arbuscular (MA) (Azcón y

Barea, 1980; Harley, 1989; Marschner, 1991, 1995; Barea, 1998; Portilla *et al.*, 1998). Esta asociación tiene una importancia en un 92% de las plantas, incluidos los cereales, y consiste en: intensificar la obtención de nutrimentos poco móviles como el P; incrementar la biomasa aérea y radical; aumentar la cantidad de agua obtenida (Abbott y Robson, 1991; Sieverding, 1991; Jasper y Davy, 1993; Allen, 1995); modificar las interacciones competitivas y dar estructura a las comunidades vegetales (Gange *et al.*, 1993; Francis y Read, 1994), que favorecen el desarrollo y producción de los cereales.

Además de la simbiosis micorrizica, mecanismo adaptativo promotor de incremento en absorción de nutrimentos y agua, las variaciones de pH en rizósfera inducidas por la actividad de las raíces de las plantas, son otro de los mecanismos utilizados por ellas para modificar su ambiente edáfico (Capítulo 5.3) e influir de manera importante sobre la solubilidad para la absorción de nutrimentos (Hinsinger, 1998). Dichos cambios en suelo adyacente en la rizósfera de plantas jóvenes puede ser hasta de 2 o mas unidades de pH, respecto a la matriz del suelo. La fuente de suministro de fertilizantes, que influyen en el balance cationes: aniones, es una de las causas que inducen variaciones en pH de la rizósfera o suelo muy cercano a las raíces.

Esta problemática señala y exige un conocimiento profundo de las dosis de fertilizantes más convenientes para obtener un buen rendimiento en función de la eficiencia nutrimental de la especie o genotipo cultivada(o) y de la adquisición de nutrimentos a partir de estrategias biológicas como la simbiosis con hongos micorrizicos arbusculares asociados a la adaptabilidad de los cereales, para aprovechar de forma eficiente los nutrimentos suministrados en la fertilización, bajo el manejo sostenible del recurso suelo como punto de partida para disminuir y regular el uso de fertilizantes en la agricultura mediante la exploración y selección de genotipos eficientes y su relación con las alternativas.

Este trabajo tuvo como objetivo, determinar si hay relación de la colonización micorrizica arbuscular (MA) y de la inducción de variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera, con la eficiencia en uso de N y P, entre genotipos de maíz y trigo con diferente eficiencia en uso de N y P, cultivados en un Andisol durante un ciclo agrícola y con cuatro dosis de fertilización mineral nitrofosfatada.

5. 4. 4 MATERIALES Y MÉTODOS

5. 4. 4. 1 Zona de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el ejido Mesas de Zacango del pueblo de San Ildefonso, municipio de San José de Villa de Allende, distrito de Valle de Bravo en el estado de México. El ejido se ubica entre las coordenadas 19°21' N y 100° 05' O, con una altitud promedio de 2450 m. En la zona se encuentran áreas agrícolas (con problemas de fertilidad por la acidez del suelo), forestales y pecuarias. El ejido Mesas de Zacango se localiza dentro de la subprovincia fisiográfica de mil cumbres que es una región accidentada, con una gran diversidad de geformas (lomeríos, mesetas, colinas redondeadas); con afloramientos de rocas triásicas y sedimentarias cálcicas del terciario y cuaternario.

Los suelos son Andisoles con acidez de moderada a fuerte (pH de 4.6 a 5.2), con una profundidad promedio de 35 cm aproximadamente, presentan un horizonte A mólico y son carentes de propiedades sálicas (C.E. 0.0862 dS m⁻¹). La acumulación de materia orgánica (MO) es alta en los primeros 15 cm (5.58%) con baja tasa de mineralización afectada por el pH ácido, moderada capacidad de intercambio catiónico (CIC) (15 cmol_c kg⁻¹) y las cantidades de P disponible (6.6 mg kg⁻¹) y de N total (0.62%) son consideradas como bajas en relación con las concentraciones establecidas para suelos fértiles.

El clima según Köppen modificado por García (1978), corresponde a un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (CW); los meses más fríos son diciembre, enero y febrero, en los que se registran fuertes heladas; las temperaturas mínimas oscilan de -3 a -5 °C mientras que las máximas alcanzan hasta 24 °C.

La vegetación de acuerdo con Rzedowski (1994), corresponde a un bosque de pino-encino; son regiones donde predominan gramíneas, arbustos, herbáceas y árboles; pero que fueron transformados en claros o zonas agrícolas en donde se cultivan hoy en día cereales básicos como el triticale, avena, trigo y maíz, aunque el rendimiento de cosecha no es rentable económicamente.

5. 4. 4. 2 Método

Se eligieron dos genotipos de maíz (*Zea mays* L.): Negro y V-23 y dos genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.): Berros y San Cayetano, previamente seleccionados en condiciones de invernadero como ineficientes y como eficientes en el uso de P y N, respectivamente (Capítulo

5.1). Estos genotipos, se sembraron (en el mes de abril 1998 los de maíz y, en junio del mismo año, los de trigo) en un Andisol en condiciones de campo. Para ello, se diseñaron parcelas experimentales que, en el caso del maíz, constaron de 8 surcos de 8 m de longitud, con 1 metro de separación entre cada unidad experimental para disminuir los efectos de borde. En el caso del trigo, las parcelas fueron de 6 m² (2 m x 3 m) con un 1 m² central de parcela útil. Para ambas especies, se utilizó un arreglo factorial de los tratamientos y un diseño experimental completamente al azar. El experimento consistió en aplicar a dos genotipos de cada especie cuatro tratamientos (P-N) con cuatro repeticiones, lo que dio un total de 32 parcelas o unidades experimentales para cada especie.

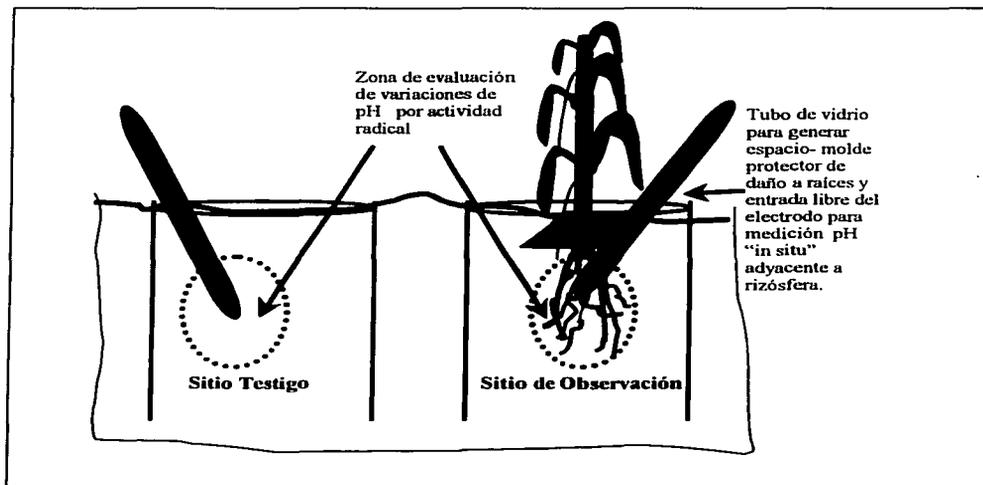
Los tratamientos en cada especie estuvieron en función de cuatro dosis de fertilización N(urea)-P(superfosfato triple); se aplicaron dos dosis. Para el maíz, el N fue de 60 a 120 kg ha⁻¹ y el P de 40 a 80 kg ha⁻¹ por lo que las combinaciones fueron; 1 (60-40), 2 (120-40), 3 (60-80) y 4 (120-80), en donde la dosis más alta se utilizó como testigo porque es la aplicada comúnmente en la región. El suministro de estas dosis se realizó en dos aplicaciones (50% c/u) a 52 días de emergencia y en el momento de la escarda. Para el caso de los genotipos de trigo, el nivel bajo que se consideró como testigo fue 0-0 kg ha⁻¹ de N-P y una dosis alta de 90-80 kg ha⁻¹ de N-P, a partir de las cuales se obtuvieron las combinaciones N-P 1 (0-0), 2 (90-0), 3 (0-80), 4 (90-80); en este caso, se aplicaron todos en el momento de la siembra.

El muestreo de raíces para evaluar la colonización micorrizica se realizó al azar dentro del área útil de cada parcela y en cada repetición y con tres épocas de muestreo para cada especie. En los genotipos de maíz, el primero fue a 52 días de emergencia (sin dosis de fertilización), el segundo a 98 días (después de la aplicación del fertilizante, antes de la floración) y el tercero a 180 días después de la floración (formación de la inflorescencia "jiloteo"). Para el caso del trigo, la toma de muestras de raíces se hizo a los 30, 60 y 90 días posteriores a la emergencia. Las raíces fueron fijadas en alcohol al 40% y se tiñeron por el método de Phillips y Hayman (1970) modificado por Manske (Portilla *et al.*, 1998), y se procesaron por el método de las intersecciones propuesto por Tennant (1976) (véase Giovannetti y Mosse, 1980 y Ferrera-Cerrato *et al.*, 1993).

Con la finalidad de evaluar la acumulación de P y N en planta, en el momento de la floración, en cada especie se tomaron muestras foliares al azar por cada tratamiento, se colectaron las hojas opuestas a la inflorescencia (jilote) en los genotipos de maíz y las hojas banderilla o inmediatas anteriores a la espiga en el caso del trigo. En la cuantificación de P y N, se siguió el

método de vanadato-molibdato y semimicro-kjeldahl respectivamente. Se relacionó la acumulación de N y P con la eficiencia de uso de estos nutrientes y con su rendimiento (semilla) y producción total (biomasa seca más semilla).

Con el método de evaluación "in situ" de pH de suelo adyacente a la rizósfera propuesto en el apartado anterior (Capítulo 5.3), se evaluaron (para maíz a los 30, 60, 90 y 120 y para trigo a los 30 y 60 días), las variaciones de la reacción del suelo por actividad radical. Para realizar lo anterior en cada unidad experimental se introdujo, desde la siembra, en una sección de suelo en la cercanía de las raíces un tubo de vidrio para propiciar la formación de un molde tendiente a evitar daño a las raíces al momento de introducir el electrodo de medición de pH en las diferentes edades de desarrollo del cultivo. Como referencia para los tratamientos estudiados, se introdujeron al suelo varios tubos alejados de las unidades experimentales para utilizarlos como testigo (ver siguiente esquema).



El procedimiento seguido en la evaluación de las variaciones de pH (ΔpH) en suelo adyacente a la rizósfera fue el siguiente:

1. Se adicionaron 50 mL de agua destilada en torno del tubo generador del molde para reblandecer el suelo y mediante giros lentos, retirar cuidadosamente dicho tubo.
2. Se introdujo, en el espacio dejado por el tubo retirado, el electrodo de medición de pH de un potenciómetro previamente calibrado.
3. Se agregaron 50 mL de agua destilada para tener un medio acuoso y para eliminación de interferencia por gases durante la medición.
4. Se permite una espera de 60 s y se registra la lectura del pH así como la temperatura del sistema durante la medición.

El ΔpH de suelo adyacente a la rizósfera, fue medido con referencia a la variación de pH inducida por la raíz, respecto al pH de la matriz del suelo sin plantas (testigo). Así, el ΔpH se calculó mediante una diferencia; $\Delta\text{pH} = \text{pH}_{\text{SAR}} - \text{pH}_{\text{MS}}$, donde pH_{SAR} es el valor de pH de suelo adyacente a la rizósfera y pH_{MS} es el pH de la matriz del suelo; con este criterio, si ΔpH , tiene signo negativo, el suelo se acidificó, o bien, tiende a la alcalinización, si ΔpH presenta signo positivo.

Los análisis de los datos fueron realizados con un ANDEVA para cada una de las variables, con un modelo de dos factores: genotipos y nivel de fertilización y una prueba de comparación múltiple (Tukey DHS, $P \leq 0.05$), con el paquete estadístico SAS (SAS, 1985; Salgado, 1992).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. 4. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados muestran que los genotipos menos eficientes en el uso de N y P tanto de maíz como de trigo presentaron un porcentaje de longitud radical colonizada (% LRC) por hongos micorrizico arbusculares (HMA) significativamente mayor respecto al genotipo más eficiente.

El genotipo de maíz Negro (menos eficiente = Negro-), es el cultivado en la zona (criollo), lo que podría justificar que esta simbiosis se presente en una mayor proporción y el genotipo Berros (menos eficiente = Berros-), también criollo de la región, mostró mayor porcentaje de longitud radical colonizada por HMA, lo que explica que la colonización de las raíces por HMA responde, en ambas especies, a una menor eficiencia de los genotipos en el uso de nutrimentos y no a compatibilidad de las especies con los HMA nativos (Cuadro 15).

Cuadro 17. Valores promedio de rendimiento, producción, acumulación de N y P y porcentaje de longitud radical colonizada (% LRC) por micorrizas arbusculares (MA) en los genotipos de maíz y trigo.

Especie	Genotipos	Rendimiento (semilla)	Producción total (biomasa seca más semilla)	Acumulación		LRC Por HMA %
				N	P	
Maíz (<i>Zea mays</i> L.)	Negro (-E) [*]	2.1a	4.6a	119.02a	14.85b	75 [*]
	V-23 (+E)	3.0a	6.4a	152.83a	17.45b	64b
Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	Berros (-E)	0.7b	3.0b	6.69b	4.90a	71 [*]
	San Cayetano (+E)	1.9c	5.7c	95.35c	13.88c	55b

^{*} - = menor eficiencia nutrimental, + = mayor eficiencia nutrimental.

Letras diferentes en columna indican diferencias estadísticas significativas Tukey (DHS) a $P \leq 0.05$.

En los genotipos de maíz el % LRC en tres tiempos de crecimiento de la planta (LRC1 = 52 días, LRC2 = 98 días (después de la aplicación total de fertilizante) y LRC3 = 180 días (al momento de la floración) disminuye respecto al tiempo (Figura 24).

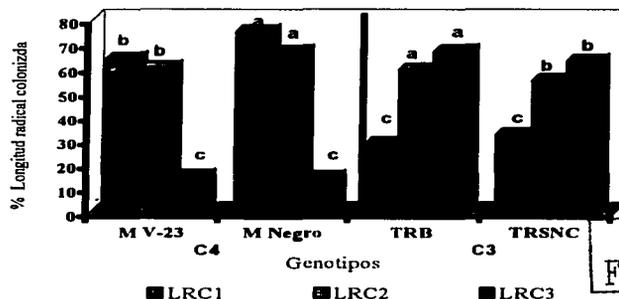


Figura 24. Longitud radical colonizada (% LRC) a diferentes edades (LRC1, LRC2, LRC3) en los genotipos de maíz Negro(-), maíz V-23(+), trigo Berros (TRB)(-) y trigo San Cayetano (TRSNC)(+).

(-) menos eficiente (+) más eficiente. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de tukey (DSH) a $P \leq 0.05$.

C3 y C4 representa la vía de asimilación o ruta metabólica de la especie.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La toma de muestras para determinar la LRC1 se hizo en el momento de la aplicación de fertilizante, por lo que no hay efecto del fertilizante y así el efecto de fertilización se refleja hasta la LRC2 y LRC3. En las dosis más altas de P, en las cuales hay un menor porcentaje de colonización por HMA, la diferencia significativa se debe al incremento en edad de la planta y al efecto de incremento en la dosis de fertilizante.

Puede asumirse que la disminución en LRC3, en ambos genotipos de maíz, se debe a que estos, en la fase de antesis, sólo requieren traslocar los nutrimentos ya absorbidos hacia la inflorescencia para utilizarlos en la formación de fruto y semilla, de tal manera que el porcentaje de colonización por HMA disminuye, ya que si bien la obtención de nutrimentos, especialmente P, es una de las funciones de ésta, dicha función tiende a reducirse al suministrar a la planta el nutrimento mineral mediante fertilización (Hayman, 1982; Abbott y Robson, 1991). Una mayor disponibilidad de nutrimento mineral para la planta implica una adquisición con un menor costo energético, sobre todo para el genotipo con mayor eficiencia en el uso de estos nutrimentos, por lo que disminuye la simbiosis con los HMA que es una vía en la que se asume un mayor costo energético para la obtención de nutrimentos pero ecológicamente mas favorable (Figura 25).

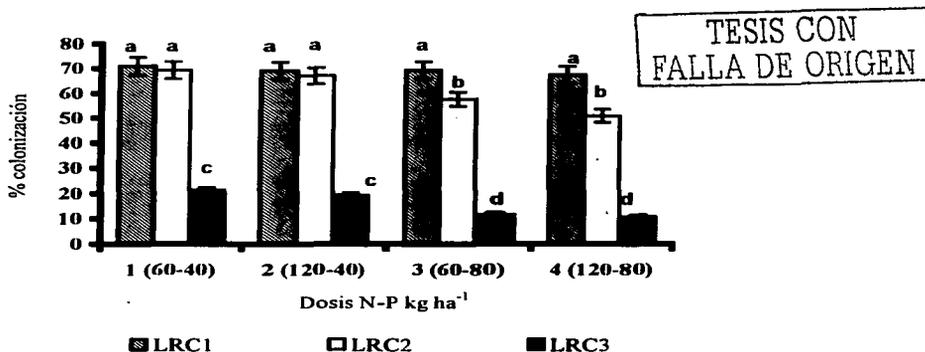


Figura 25. Efecto de la fertilización sobre el porcentaje de longitud radical colonizada (% LRC) por micorrizas arbusculares (MA) nativas en ambos genotipos de maíz. LRC1, LRC2 y LRC3; 52, 98 y 180 días de edad respectivamente. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DSH) a $P \leq 0.05$.

Por otra parte, de manera contraria a lo observado en el maíz, en el comportamiento de los genotipos de trigo, el % LRC se incrementó conforme a la edad hasta un máximo detectado en el momento de la floración (Figura 24). Dicha tendencia no sorprende, ya que estas especies tienen rutas metabólicas diferentes, es decir, mientras que el maíz es una planta C4, el trigo es una planta C3, por lo que el mecanismo de asimilación, acumulación y utilización de los nutrimentos es diferente (Baligar *et al.*, 1997). En efecto, una característica relacionada con la acumulación de nutrimentos es la diferencia de biomasa seca entre una planta de maíz y una de trigo; esta diferencia favorece en el maíz una mayor acumulación y un proceso de traslocación de nutrimentos en la floración; sin embargo, en el trigo, la traslocación no es favorecida y la planta, aún en la etapa de floración, requiere de la absorción de nutrimentos.

El efecto de las dosis nitrofosfatadas (N+P), aplicadas a los genotipos, tanto de maíz como de trigo, sobre la LRC por MA no presentó diferencias significativas entre los genotipos más eficientes y los menos eficientes. Es decir, a pesar de que los genotipos tienen diferente capacidad de uso de N y P, el suministro de la dosis de fertilizante, disminuyó la LRC con micorrizas arbusculares al aumentar de la dosis de P.

El efecto de la fertilización de nitrofosfatadas sobre el % de LRC por especie, se evaluó en el maíz a 98 días (LRC2). El maíz mostró una ligera disminución en el % LRC que no fue significativa a dosis bajas de P ($P = 40 \text{ kg ha}^{-1}$) ni al variar la dosis de N (de 60 a 120 kg ha^{-1}), lo que sugiere que a menor dosis de P el % LRC por HMA no es afectado por incremento en suministro de N; mientras que a un mayor suministro en P ($P = 80 \text{ kg ha}^{-1}$) con variación de las mismas concentraciones en la dosis de N, se registró un marcado efecto sobre el % LRC2 y % LRC3, los cuales disminuyen significativamente con aumento de la edad de la planta y en el momento de la floración, de manera que: a mayor dosis de fertilizante, la funcionalidad de la micorriza se abate de 45 hasta 69 en el % de LRC con respecto a LRC1 (Figura 25). En el trigo, el efecto de la aplicación de la fertilización se evaluó a 30 días posteriores a la emergencia, y se encontró el mayor % LRC (74%) en el tratamiento con presencia de N y ausencia de P (90-0 kg ha^{-1} de N+P), también se observó un aumento de LRC con la edad hasta el momento de la floración. La dosis que contiene ambos nutrimentos afecta ligeramente el % LRC, mientras que la dosis que solo contiene P, disminuye significativamente el % LRC, lo que sugiere que en la presencia de P o a mayor concentración de éste, la funcionalidad de la micorriza se inhibe al igual que en el maíz. Sin embargo, el % LRC se incrementa (respecto al testigo 0-0 kg ha^{-1} N+P)

significativamente ante la presencia de N y ausencia de P, esto se asocia a que la aplicación o suministro de N sin adicionar P acentúa en la planta la necesidad de adquirir el nutrimento no suministrado, por lo que el % LRC tiende a ser mayor. De acuerdo con lo anterior, se considera que la dosis adecuada a emplear, la que permitirá reducir el fertilizante aplicado y aprovechar la función biológica de las micorrizas sin reducir su función ecológica, es la que contiene una baja cantidad de N y no contiene P (dosis 0-0 y 60-40, Figuras 24 y 25). En producción y rendimiento, en los genotipos maíz V-23+ y trigo San Cayetano+ se obtuvieron los valores más altos respecto a los genotipos menos eficientes. En el caso del trigo, el genotipo San Cayetano+ presentó una mayor eficiencia en el uso de N+P al presentar una acumulación significativamente mayor de estos.

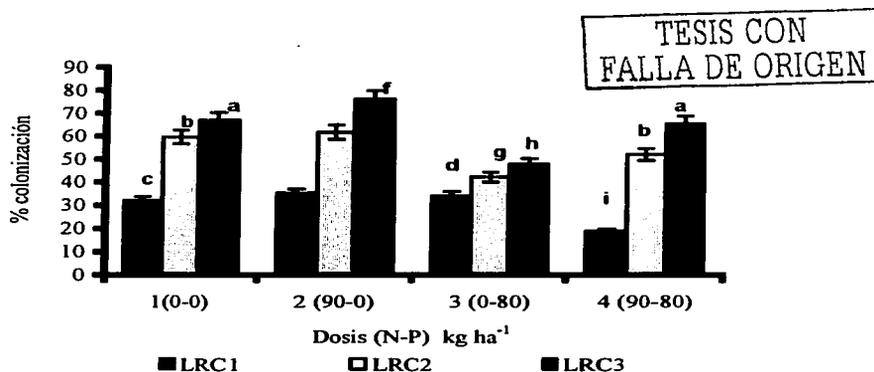


Figura 26. Efecto de la fertilización sobre el porcentaje de longitud radical colonizada (%LRC) por micorrizas arbusculares (MA) nativas en ambos genotipos de trigo. LRC1, LRC2 y LRC3; 30, 60 y 90 días de edad respectivamente. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas con prueba de Tukey (DSH) a $P \leq 0.05$.

En el caso del maíz, no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos en cuanto a rendimiento, producción y acumulación de N+P, a pesar de ser evidente la mayor producción de biomasa fresca (Rastrojo más mazorca) y grano que tuvo el genotipo V-23 (más eficiente) en comparación con el genotipo Negro-. La razón por la cual no fue posible detectar diferencias estadísticas respecto a dichos parámetros, es que el experimento se afectó por pérdida de plantas, debida a la sequía que se presentó en las primeras etapas del experimento y a las altas

temperaturas (superiores a 40 °C). Sin embargo, a pesar de lo anterior, los datos de producción y rendimiento que se presentan, si son económicamente rentables para un productor de la región, por lo que estas variables se tomaron en cuenta y se relacionaron con el % LRC por HMA. Se encontró que la colonización por HMA, como mecanismo biológico para la adquisición de nutrimentos por la planta, tanto en maíz como en trigo considerando sus diferentes rutas metabólicas de asimilación de nutrimentos, sólo es un proceso simbiótico complementario de la eficiencia nutrimental fisiológica de cada genotipo (Koide, 1991; Marchner, 1995).

En la acumulación de P y N en plantas de maíz por hectárea, no fue posible detectar diferencias estadísticas entre los genotipos, pero la absorción de estos nutrimentos por planta si mostraron diferencias significativas entre el genotipo más eficiente y el menos eficiente. En los genotipos de trigo se detectaron diferencias significativas, en donde el genotipo menos eficiente Berros, fue quien acumuló menor cantidad de estos nutrimentos con respecto al más eficiente San Cayetano e incluso respecto a los de maíz, debido posiblemente la ruta metabólica que involucra una diferente forma de movilización y uso de nutrimentos por la planta y a la cantidad de biomasa involucrada (Cuadro 15). Es necesario indicar que, en ambas especies, los genotipos con menor porcentaje de acumulación de nutrimentos, presentaron el mayor porcentaje de colonización por MA, lo que ratifica una vez más que, a menor eficiencia nutrimental, la simbiosis micorrizica arbuscular juega un papel ecológico funcional importante en el mantenimiento de las plantas de maíz y trigo y en su evasión al estrés nutrimental por carencia de P.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. 4. 5. 1 Δ pH del suelo adyacente a la rizósfera

Como mecanismo natural para aumentar la disponibilidad de nutrimentos; la inducción de cambios de pH en el suelo adyacente a la rizósfera, que aquí se expresaran como Δ pH, pudo ser eficaz para las tres especies o al menos, ser parte del comportamiento, radical de las especies en crecimiento. En referencia a los valores de pH determinados con el método propuesto en la matriz del suelo en comparación con los valores de pH en suelo adyacente a la raíz, hubo variaciones de hasta dos unidades que concuerdan con las que se han reportado por Hinsinger, (2001).

La variación de pH (ΔpH) del suelo adyacente a la rizósfera inducida por maíz respecto al testigo, fue significativamente diferente ($P \leq 0.05$) a los 30 días en ambos genotipos. Entre genotipos no hubo diferencia significativa a los 60, 90 y 120 ($P \geq 0.05$) días respecto al testigo, sin embargo se observó, que el genotipo más eficiente (V-23), indujo mayores variaciones de pH respecto al maíz Negro (menos eficiente). En ambos genotipos, se observó que con el incremento en crecimiento de la planta (de 30 a 60 días) los valores positivos de ΔpH tuvieron una disminución, lo que mostró primero un proceso de acidificación del suelo adyacente a la rizósfera, tendiente a disminuir hasta los 90 días. (Figura 27). Dada la variación observada en la primera etapa del desarrollo de las plantas (cerca a 2 unidades de pH), se puede plantear la hipótesis de que en los primeros 30 días sí se manifestó una actividad radical importante.

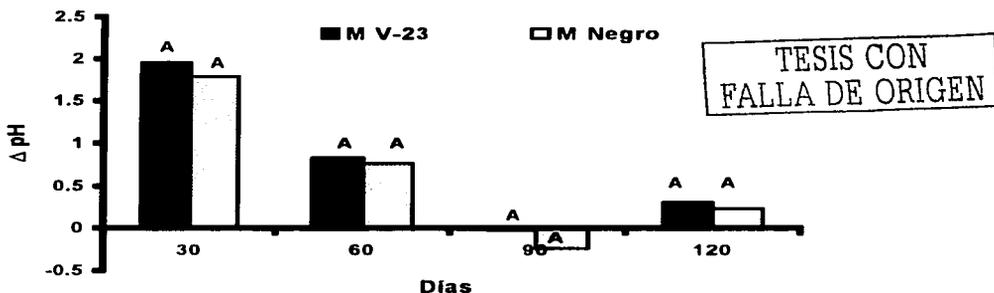


Figura 27. Variación de pH (ΔpH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo en los dos genotipos de maíz.

El pH de suelo, usado como referencia y medido con el método propuesto, fue 5.2. Las letras y los* diferentes indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey.

El genotipo V-23 fue el que indujo mayores modificaciones en el pH del suelo adyacente a la rizósfera, esto como posible estrategia para mejorar la reacción del suelo en la cercanía a la raíz y así obtener mayor cantidad de nutrientes. De esta manera el genotipo más eficiente V-23, además de tener adecuado porcentaje de micorrización, con la inducción de

variaciones en el pH del suelo adyacente a su rizósfera, podría emplear, al menos, dos mecanismos biológico-adaptativos que aumentan su eficiencia. Lo anterior se pudo reflejar en que tuvo mayor productividad y rendimiento en comparación al genotipo menos eficiente (Negro) que aunque presentó mayor porcentaje de micorrización, su ΔpH detectado fue menor.

En los trigos se observó que tuvieron un comportamiento radical mas activo, en comparación al maíz, relacionado a la inducción de variaciones en el valor de pH en suelo adyacente a la raíz, pues en menos tiempo provocaron rápidas variaciones tendientes a disminuir la acidez (VARpH1, 30 días) y luego a incrementarla (VARpH2, 60 días). A pesar de las variaciones observadas de hasta dos unidades de pH, no hubo diferencia significativa entre genotipos a pesar de ser uno más eficiente en el uso de nutrientes con respecto al otro genotipo (Figura 28).

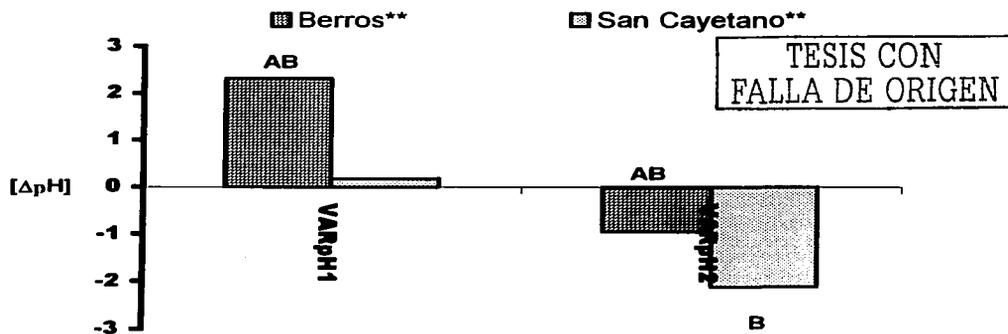


Figura 28 . Variación promedio de pH (ΔpH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo (VARpH1, 30 días; VARpH2, 60 días).

El pH de suelo, usado como referencia y medido con el método propuesto, fue 5.2.
Las letras y los * diferentes indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey.

El genotipo menos eficiente Berros (TRB) presentó mayor variación tanto para disminuir la acidez en las primeras etapas de su crecimiento (VarpH1), como para incrementar la misma al momento de espigar (VarpH2), lo cual de acuerdo a lo establecido por Tisdale (1982) es en las primeras etapas del crecimiento de una planta donde se pueden detectar la mayor variación de pH en suelo adyacente a la rizósfera.

Las variaciones en pH se pudieron generar por la aplicación de urea, fertilizante que genera de inicio una alcalinización al suelo y una posterior regresión hacia la acidez. El genotipo eficiente San Cayetano (TRSNC) presentó valores de variación con una tendencia mucho mayor que el genotipo Berros a acidificar el suelo que rodea a la rizósfera.

5. 4. 6 CONCLUSIONES

Los genotipos menos eficientes tanto de maíz como de trigo (maíz Negro y trigo Berros), presentaron el mayor porcentaje de LRC por MA, mientras los genotipos más eficientes (maíz V-23+ y trigo San Cayetano+) una menor LCR y, con ello, quizá, menor dependencia a las micorrizas arbusculares para obtención de los nutrimentos estudiados; sin embargo, estos últimos mostraron valores mayores de producción total (biomasa aérea más semilla), rendimiento (semilla) y acumulación de N y P, lo que implica una eficiencia fisiológica beneficiada y complementada por mecanismos biológicos como la simbiosis MA para la adquisición y absorción de nutrimentos.

Este estudio sugiere la hipótesis siguiente: “la fenología y el estado de desarrollo y crecimiento de las plantas hospedante (maíz y trigo), afectan la formación de las micorrizas arbusculares de acuerdo con la ruta metabólica de la planta”. En este sentido, en plantas C₄ como el maíz, la colonización micorrizica arbuscular disminuye con la edad hasta la floración, de tal manera, que la aportación de nutrimentos de estas micorrizas también desciende. En cambio, en plantas de trigo que presentan una ruta metabólica C₃, la simbiosis micorrizica arbuscular aumenta su presencia y, con ello, su contribución al suministro de nutrimento, con la edad de la planta, aún en la floración, para después disminuir. Esta hipótesis debe abordarse para diferentes especies de plantas y probarse en condiciones controladas y en relación con la cantidad de esporas presentes en el suelo, ya que de acuerdo con Giovannetti (1985), el número de esporas

puede aumentar conforme la planta madura o después de la floración, lo que ratificaría lo que se plantea respecto al comportamiento detectado en cada especie de este estudio.

El efecto del suministro de fertilización sobre el % LRC, permite inferir que las dosis bajas en concentración de P son las que favorecen la simbiosis micorrizica arbuscular en ambas especies. Esto fundamenta la importancia y utilidad de las MA como un mecanismo biológico ideal para que las plantas de maíz o trigo aumenten la absorción de P presente en la solución del suelo ante la presencia o ausencia de N y P mineral, lo que permite minimizar las dosis de fertilizante aplicadas en la región.

La colonización por HMA, al estar en ambas especies directamente relacionadas con la captación de nutrimentos, principalmente P, puede ser consideradas como una alternativa a explorar en la selección de genotipos eficientes de estas especies, de manera que la eficiencia nutrimental y el mecanismo biológico de la simbiosis de HMA en genotipos de diferente eficiencia nutrimental son alternativas que pueden contribuir con respuestas concretas, especialmente en suelos de baja fertilidad, a la crisis agrícola y alimentaria del país de manera sostenible.

Respecto a las diferencias de pH en suelo adyacente a la rizósfera; en maíz el genotipo más eficiente (V-23), indujo mayores variaciones en valores de pH respecto al menos eficiente (Negro). Así el maíz eficiente V-23 además de que tuvo alto porcentaje de micorrización pudo modificar el pH del suelo adyacente a su rizósfera, por lo que pudo emplear tanto la colonización de HMA y la inducción de pH en el suelo adyacente a su rizósfera como mecanismos biológico-adaptativos para aumentar su eficiencia nutrimental respecto al menos eficiente (Negro) que aunque presentó mayor porcentaje de micorrización su Δ pH detectado fue menor.

Aunque en trigo la diferencia en variación de pH fue menos marcada entre genotipos, en el genotipo eficiente San Cayetano (TRSNC), se presentaron valores con una tendencia mucho mayor que en el genotipo Berros a acidificar el suelo que rodea a la rizósfera.

5. 4. 7 LITERATURA CITADA

Abbott, L. K. and A. D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 35: 124-150.

- Alcantar, G. G. y M. Sandoval V., 1999. Manual de análisis químico de tejido vegetal. Guía de muestreo, preparación, análisis e interpretación. Publicación especial 10. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. Chapíngo, México.
- Allen, B. E. 1995. Patterns and regulation of Mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*. 170: 447- 462.
- Azcón-G, C. y J. M. Barea. 1980. Micorrizas. *Investigación y Ciencia* 47: 8-16.
- Baligar, V. C.; G. V. Pitta; E. E. Gama; R. E. Schaffert; A. F. y R. B. Clark. 1997. Soil acidity effects on nutrient use efficiency in exotic maize genotypes. *Plant and Soil* 192: 9-13.
- Ferrera, C. R.; Ma. C. A. González y Ma. N. Rodríguez M. 1993. *Manual de Agromicrobiología*. Trillas. México, D. F. 141 pp.
- Francis, R. and D. J. Read. 1994. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* 159: 11-25.
- Gange A. C.; K. K. Brown and G. S. Sinclair. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* 7: 616-622.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática Köeppen. 2ª ed. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- Giovannetti, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and Endogonaceus spores in a maritime sand dune. *Transactions of British Mycology Society* 84: 679-684.
- Giovannetti, M. y Mosse, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84: 489-500.

- Harley, J. L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.* 92:129-139.
- Hayman, D. S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Phytopathology.* 72: 1119-1125.
- Hesterberg, D. 1993. Effects of stopping on abandoned agricultural land. *Land Degradation & Rehabilitation* 4: 257-267.
- Hinsinger, P. 1998. How do plants roots acquire mineral nutrients?. Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv. Agron.* 64: 225-265.
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* 237: 173-195.
- Jasper, A. y J. A. Davy. 1993. Root characteristics of native plant species in relation to the benefit of mycorrhizal colonization for phosphorus uptake. *Plant and Soil* 155/156:281-284.
- Koide, T. R. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to infection Mycorrhizal. *New Phytol.* 117:365-386.
- Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil* 134: 1-20.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second ed. Academic Press London England.
- Phillips, J.M. y D. S. Hayman 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55:158-160.
- Portilla C. I., E. Molina, G. Cruz-Flores G., Ortiz-Monasterio I. y Manske g.g.b. 1998. Colonización micorrizica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. *Terra* 16: 55-61.

Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.

Salgado, U. I. H. 1992. El análisis exploratorio de datos biológicos: fundamentos y aplicaciones. Ediciones Marc. México. 1ª. Ed., FES Zaragoza UNAM 243 pp.

SAS Institute, Inc. 1985. SAS/stat user's guide, release 6.03 de. SAS. NC., USA.

Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Technical Cooperation Eschborn. Federal Republic of Germany 17-69.

Tennant, D. 1968. A test of a modified line intersect method of estimating root length. Journal of Ecology 63:995-1001.

Tisdale S. L. y W. L. Nelson 1982. Fertilidad de suelos y fertilizantes. Montaner y Simon, S. A. Barcelona.

5. 5. COLONIZACIÓN MICORRIZICA ARBUSCULAR, VARIACIÓN DE pH DE SUELO ADYACENTE A LA RIZOSFERA Y SU RELACIÓN CON LA EFICIENCIA DE USO DE FÓSFORO Y NITRÓGENO EN TRITICALE

Arbuscular Mycorrhizal Colonization, Soil pH Adjacent Rhizosphere Variations it Relationships with Phosphorus and Nitrogen Use Efficiency in Triticale

5. 5. 1 RESUMEN

Este trabajo se realizó con el objetivo de conocer la relación entre, eficiencia en uso (EU) de N y P, con colonización micorrizica arbuscular CMA y con las variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera (SAR) que, dos triticales, presentaron al cultivarse en un Andisol, durante 1998, suministrando 4 dosis de fertilización nitrofosfatada (N-P). Se evaluó CMA y las variaciones de pH en SAR, e influencia de ambos fenómenos sobre EU en N y P. Posterior a la emergencia y hasta la antesis, entre los 30 , 60 y 90 días, fueron tomadas muestras de raíces; se fijaron en alcohol al 40% y tiñeron (Phillips y Hayman, 1970). Con el método de intersecciones, se determinó porcentaje de longitud radical colonizada. La evaluación de variaciones de pH en SAR, se realizaron con el método descrito en la sección 5.4 de éste capítulo. Los resultados mostraron que entre genotipos la CMA nativa es semejante y no hubo diferencias significativas. La CMA nativa, aumentó con la edad desde, 20% a los treinta días, hasta más de 55% a los noventa. Como para porcentaje de CMA, al determinar rendimiento (semilla) y productividad (forraje más semilla), no se encontraron diferencias significativas entre genotipos. Las variaciones de pH de SAR en ambos triticales fue semejante y tendiente a acidificación a 60 días de desarrollo. La CMA nativa en triticale, quizá no pueda ser considerada como alternativa para la selección de genotipos eficientes pero, sí podría incidir contribuyendo a reducir el uso de fertilizantes en su cultivo.

Palabras clave: *Micorriza arbuscular, triticale, eficiencia nutrimental.*

5. 5. 2 SUMMARY

This experiment was carried out in order to knowing the relationship among, N and P use efficiency (UE) with arbuscular mycorrhizal colonization (AMC) that, two triticales, presented

when were cultivated in an Andisol, during 1998, with supply of 4 dose of fertilization nitrophosphate (N-P); It was evaluated, AMC and the pH adjacent soil to the rhizosphere (ASR) variations and its possible influence on N and P UE. To emergency until the anthesis stage among the 30, 60 and 90 days, samples of roots were taken, fixed in 40% alcohol and dyed with (Phillips and Hayman, 1970) and it was determined the percentage of colonized radical longitude with intersections method. The evaluation of pH variations in ASR were carried out with the method described in the section 5.4 of this chapter. The results showed that native AMC is similar and there were not significant differences among genotypes with different N and P UE. The AMC, increased with the age of the plant from 20% to thirty days, up to 55% ninety days. As well as percentage of AMC, it was determinated the yield (seed) and productivity (forage more seed), and there were not significant differences among genotypes. The pH of ASR variations in both triticales was similar with tendency to acidification to 60 days of its development. Its probably that the native AMC in triticale, cannot be considered as an option for the selection of efficient genotypes but it could impact on the reduction of use mineral fertilizers in their cultivation.

Index words: Arbuscular mycorrhizal, triticale, nutrient efficiency.

5. 5. 3 INTRODUCCIÓN

En México, extensas áreas de suelo, originalmente cubiertas por bosques o praderas, se transformaron en tierras de cultivo de cereales básicos para la alimentación humana y del ganado doméstico pero, a cambio de ello, los suelos expuestos temporal o permanentemente pierden gradualmente su fertilidad natural. Además de corregir el problema de baja fertilidad edáfica con aplicación de fertilizantes y abonos, lo cual tiene riesgos de contaminación por excesivas tasas de aplicación (Sharpley *et al.*, 2000), se ha propuesto, como alternativa para sostener altos rendimientos sin contaminar el ambiente, la utilización de especies o genotipos con alta eficiencia nutrimental, es decir que produzcan altos rendimientos con menor suministro de fertilizantes (Zhu *et al.*, 2001). En algunas regiones del norte y centro del país se ha cultivado, con buenos rendimientos, al triticale tanto en suelos salinos como ácidos (Cruz-Flores *et al.*, 1998). De los suelos ácidos del país, los Andisoles tienen amplia distribución a lo largo del Eje Neovolcánico; se originan a partir de cenizas y ejectas volcánicas; son suelos jóvenes con horizontes AC, con horizonte (A) mólico o úmbrico posiblemente situado sobre un (B) cámbico o con un (A) órico.

No tienen otro horizonte de diagnóstico. En Andisoles sus propiedades están fuertemente determinadas por la naturaleza de su fracción coloidal; su pH va de neutro a fuertemente ácido (6.5 o menor); el complejo de intercambio es dominado por alofano, imogolita, ferrihidrita e hisingerita (material mineral amorfo) asociados con material húmico; son de color oscuro y con frecuencia, ricos en materia orgánica; son de texturas francas, baja densidad aparente, estructura granular y su consistencia "tixotrópica" (pegajosa y untuosa al tacto) en húmedo, y pulverulenta en seco, le dan alta permeabilidad. Su principal limitante para las plantas es la baja disponibilidad de fósforo y el alto punto de marchitamiento (USDA, 1998). Las características de estos suelos los hacen presentar de moderada a baja fertilidad (Baligar, *et al.*, 1997) y se ha mencionado en el capítulo II y en los apartados 5.1, 5.2, 5.3 y 5.4 de este capítulo, que ante condiciones de baja fertilidad edáfica, las plantas desarrollan estrategias de tolerancia y evasión que les permiten adaptarse a esta condición anómala. Entre éstas estrategias se encuentran, su eficiencia nutricional, definida como la capacidad para producir alta cantidad de biomasa seca por unidad de nutrimento suministrado y que puede estar influenciada por incremento en actividad de algunas enzimas que intervienen en la utilización de nutrimentos, por la actividad radical expresada como inducción de variaciones en los valores de pH (Hinsinger, 2001) o el establecimiento de relaciones simbióticas de la raíz con organismos de la microflora edáfica como el caso de la asociación simbiótica llamada micorriza arbuscular (MA).

Las MA, simbiosis mutualista entre hongos del orden Glomales (*Zygomycota*) y raíces de aproximadamente 80% de las plantas vasculares terrestres, existen probablemente desde hace 450 millones de años. Las MA, son un factor importante en el desarrollo de los ecosistemas terrestres (Franken y Requena, 2001), su ubicuidad y contribución al crecimiento de las plantas, ha sido reportado por varios autores (Marschner, 1991; Marschner, 1995; Portilla *et al.*, 1998; Barea, 1998; Hodge, 2001; Hirotsuke *et al.*, 2001; Zhu *et al.*, 2001).

Esta asociación incrementa la biomasa radical y aérea de las plantas al aumentar la absorción de nutrimentos poco móviles y la obtención de agua (Jasper y Davy, 1993; Allen, 1995), modifica las interacciones competitivas y da estructura a las comunidades vegetales que, favorecen el desarrollo y producción de los cultivos.

Este trabajo tuvo como objetivo determinar si hay relación de la colonización micorrizica arbuscular (MA) y de la inducción de variaciones de pH del suelo adyacente a la rizósfera, con la eficiencia en uso de N y P, entre genotipos de triticale con diferente eficiencia en uso de N y P,

cultivados en un Andisol durante un ciclo agrícola y con cuatro dosis de fertilización mineral nitrofosfatada.

5. 5. 4 MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el municipio San José de Villa de Allende, Estado de México, ubicado entre las coordenadas 19°21' N y 100° 05' W, y altitud de 2450 msnm. El 95% de la superficie de la región presenta Andisoles (Hernández, 2000). A este lugar le corresponde un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (CW) según Köppen modificado por García (1981).

En un Andisol en parcelas experimentales de 2 m x 3 m y al centro una área útil de 1 m², se sembraron, en junio de 1998, dos genotipos de triticale (*X Triticosecale* Wittmack): Secano y Lamb-2 que fueron previamente caracterizados como menos y más eficientes en uso de P y N (Capítulo 5.1). Se utilizó un arreglo factorial de los tratamientos y un diseño experimental completamente aleatorio. El experimento consistió en aplicar cuatro tratamientos (P-N) con cuatro repeticiones, lo que dio un total de 32 parcelas o unidades experimentales.

Se aplicaron dos dosis de cada nutrimento 0 y 90 kg ha⁻¹ N-urea así como 0 y 80 kg ha⁻¹ P-superfosfato triple, a partir de los cuales se obtuvieron las combinaciones N-P 1(0-0), 2(90-0), 3(0-80), 4(90-80); que fueron aplicadas al momento de la siembra.

En la toma muestras de raíces para evaluar colonización micorrizica se colectaron plantas al azar dentro del área útil de cada unidad experimental en tres edades del cultivo (30, 60 y 90 días posteriores a la emergencia). Las raíces fueron fijadas en alcohol 40% v/v para su traslado al laboratorio; teñidas por el método de Phillips y Hayman (1970) modificado por Manske (Portilla *et al.*, 1998) y procesadas con el método de intersecciones (Tennant, 1968).

Con el método de evaluación "in situ" de pH de suelo adyacente a la rizósfera propuesto en la sección 5.3, fue evaluada la inducción de las variaciones del pH del suelo por actividad radical. Para ello se introdujo desde la siembra, en una sección de suelo cercana a las raíces, un tubo de vidrio para formar un molde que evitaría daño a las raíces al introducir el electrodo de medición de pH a los 30 y 60 días de edad del cultivo; como referencia para los tratamientos estudiados, se introdujeron al suelo varios tubos alejados de las unidades experimentales para utilizarlos como testigo.

Para estimar acumulación de fósforo y nitrógeno, en etapa de anthesis, se tomaron, al azar por cada tratamiento, muestras foliares compuestas formadas por 40 hojas bandera o inmediatas anteriores a la espiga. Para determinar P y N, se utilizaron los métodos de vanadato-molibdato y semimicro-kjeldahl respectivamente (Alcantar y Sandoval, 1999). Para cada variable de estudio se realizó un análisis de varianza con un modelo de dos factores: genotipos y nivel de fertilización y una prueba de comparación múltiple (Tukey DHS, $P \leq 0.05$), con el paquete estadístico SAS (SAS, 1985).

5. 5. 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5. 5. 5. 1 Caracterización física y química del suelo del sitio de estudio

Las propiedades indicadas en el Cuadro 16, señalan que el suelo utilizado es de acidez fuerte a moderada (pH activo de 5.2 y pH potencial de 4.6), lo que puede influir en el porcentaje de materia orgánica (5.58%) por una actividad microbiana disminuida (Clark, 1997). El pH ácido, puede ser causa de reducida liberación de nutrimentos ya sea porque estos, no son disponibles a pH ácidos como el fósforo (6.6 ppm) encontrado en el suelo, o porque se encuentre retenidos en la materia orgánica como el caso del nitrógeno (0.62%).

Cuadro 18. Propiedades físicas y químicas del suelo en estudio.

Limo	Arena	Arcilla	pH 1:2	C. E.	P-Olsen	M.O.	N-t	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	ClCT	
%			H ₂ O	KCl 1 N	dS m ⁻¹	mg kg ⁻¹	%	cmol. kg ⁻¹					
12.7	80.7	6.6	5.2	4.6	0.086	6.6	5.58	0.62	4.36	2.42	5.27	2.95	15

Por otro lado, debido a la baja cantidad de sales, la conductividad del suelo es muy baja, esto está relacionado con la baja concentración encontrada de cationes básicos (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺ y K⁺), con quienes entran en competencia los iones H⁺ que propician la acidez que afectan la absorción de aquellos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. 5. 5. 2 Longitud radical colonizada por micorrizas arbusculares nativas

Los genotipos de triticale tanto el Lamb-2 como Secano, incrementaron su porcentaje de longitud radical colonizada (LRC) conforme aumentó su edad de 30 a 60 días, sin embargo no presentaron alguna variación, en cuanto a aumento o disminución significativa, a los 90 días respecto a la de 60 días. El máximo de colonización (57% y 69%) se tuvo al momento de la floración (Figura 29).

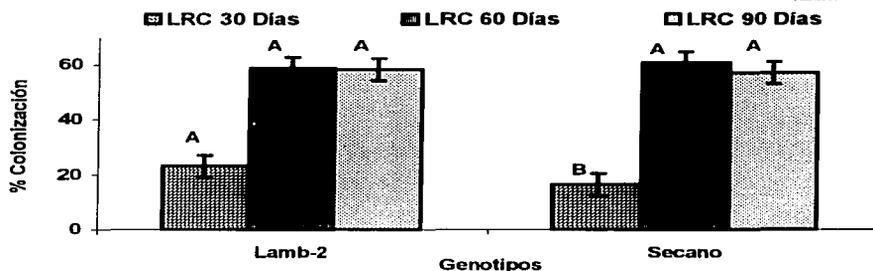


Figura 29. Porcentaje de longitud radical colonizada (LRC) a diferentes edades en los dos genotipos estudiados.

Letras diferentes indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey.

El triticale Lamb-2, genotipo (+E) presentó a los 30 días una mayor longitud de raíz colonizada por MA, pero a los 60 y 90 días de edad, el triticale Secano genotipo (-E), superó ligeramente al genotipo más eficiente, triticale Lamb-2, sin embargo ese incremento no fue estadísticamente significativo ($P \geq 0.05$ Tukey) ni antes de la floración ni al momento de ésta (90 días), incluso en esta etapa se detectó un ligero descenso que no fue significativo (Figura 29), con estos resultados apoyan lo planteado por Zhu *et al.*, 2001, respecto a que la dependencia micorrizica (beneficio en términos de mejoramiento en nutrición con fósforo) disminuye con aumento en la eficiencia de utilización de fósforo. En la sección 5.1, se encontró que la mayor amplitud de base genética de los triticales (híbridos entre trigo y centeno) no permite distinguir, entre ellos, con facilidad el atributo de eficiencia nutrimental ya que la producción de biomasa de los seis triticales que se estudiaron, es muy semejante ante el mismo suministro de N y P.

Zhu *et al.*, (2001), reportaron en un estudio realizado en trigo que cuatro cultivares

modernos, en comparación con dos cultivares viejos, tuvieron menor dependencia micorrizica. Estos resultados podrían apoyar la hipótesis siguiente: “Los genotipos de triticales al ser híbridos intergenéricos, con menor tiempo en su desarrollo evolutivo que el trigo, como uno de sus progenitores, presentan entre ellos similar dependencia micorrizica”.

Sieverding (1991) y Roger y Schereiner (1992), reportaron que la colonización micorrizica en plantas C4, con aumento en la edad, tiene tendencia a disminuir y se vuelve no funcional al momento de la floración, mientras que en plantas C3, como el triticale, cuya demanda de nutrimento es alta durante la floración, la colonización aumenta. Resultados semejantes a los descritos aquí, fueron encontrados para trigo (Capítulo 5.4).

La dosis de fertilización aplicada tuvo efecto significativo sobre el % de LRC. Los mayores porcentajes (64% y 78%) se registraron ante carencia de Ny P (testigo N-P, 0-0 kg ha⁻¹). Las diferencias por el efecto de fertilización sólo se aprecian significativamente ($p \leq 0.05$ Tukey) hasta antes de la floración y no durante ella (Figura 30).

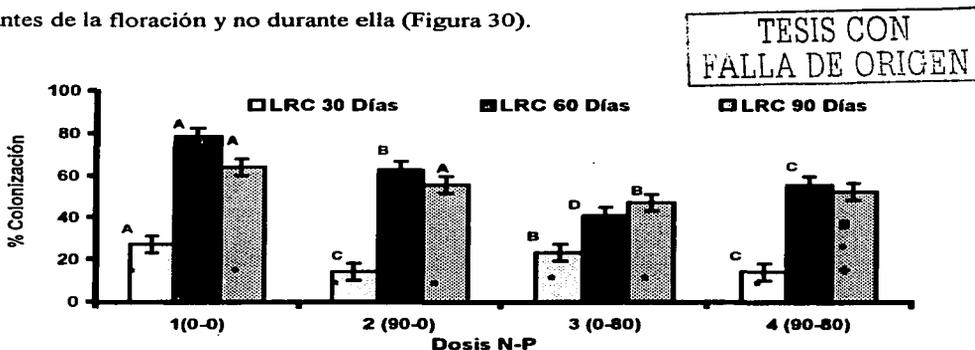


Figura 30. Efecto de la fertilización sobre el % de longitud radical colonizada con micorrizas arbusculares nativas en los genotipos de triticale.

Letras diferentes dentro de edad indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey, y los asteriscos diferencias entre tratamientos.

En el tratamiento con suministro de N y ausencia de P (N-P/90-0 kg ha⁻¹), el % de LRC disminuyó significativamente de 76% a 62% hasta antes de la floración respecto al tratamiento testigo, sin embargo, los valores de LRC aún fueron altos.

En el tratamiento con suministro de P y carencia de N (N-P/ 0-80 kg ha⁻¹), se observó una reducción significativa de 32% de LRC respecto al testigo. Este comportamiento fue similar al

tratamiento con suministro de ambos nutrientes (N-P/ 90-80 kg ha⁻¹), por lo que con estos resultados se puede sugerir que el aumento en % de LRC, depende de la ausencia de P y no de la de N para plantas C3 (Siverding, 1991; Roger y Schreiner, 1992; Jasper & Davy, 1993) como también fue el caso de los trigos que se discutió en el Capítulo 5.4. El tratamiento nitrofosfatado suministrado que no inhibió la colonización micorrizica arbuscular y permitió su funcionalidad en cuanto a adquisición de fósforo del suelo, sin necesidad de aplicarlo como fertilizante fue la dosis N-P/90-0 kg ha⁻¹. Así se puede plantear la hipótesis siguiente: “En Andisoles, se puede suministrar racionalmente N al triticale y las micorrizas arbusculares, regularán la adquisición del P que la planta requiere, vía simbiosis micorrizica.

5. 5. 5. 3 Rendimiento y productividad total de cosecha por genotipo

Ambos triticales tuvieron similar longitud de espiga (LE), número de granos por espiga (GE), contenido de clorofila (unidades SPAD) y alturas de la planta durante cuatro fases de su desarrollo. En la Figura 31, se muestran los valores de cantidad de clorofila y en las tres edades observadas no se presentaron diferencias significativas entre genotipos, aunque Lamb2 (+E) tuvo mayor concentración de clorofila a los 30 y 60 días.

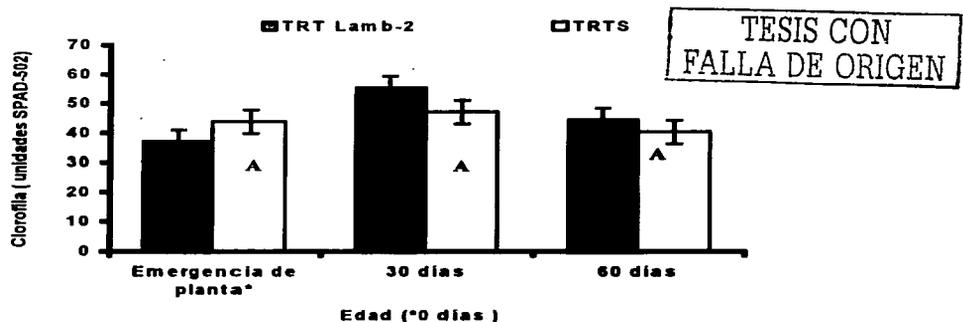


Figura 31. Concentración de clorofila (unidades SPAD) en tres edades para dos genotipos de Triticale.

Letras diferentes dentro de edad indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey, y los asteriscos diferencias entre tratamientos.

En referencia a productividad total y rendimiento de grano, el genotipo mas eficiente Lamb-2, superó, al menos eficiente Secano (Figura 32), con diferencia de 15 y 5% respectivamente, sin diferencia significativa estadísticamente ($P \geq 0.05$ Tukey). Los dos triticales produjeron rendimientos que estuvieron dentro de los intervalos de rendimiento para condiciones de temporal, registrados a nivel nacional y fueron considerados aceptables al compararse con los que se obtienen en trigo con el cual se compararon (1.9 ton ha^{-1} , Aylon y Chávez, 1996).

La producción de grano es significativamente mayor ($P \leq 0.05$ tukey) en comparación al testigo (0-0 kg ha^{-1} N-P), la sola aplicación de P alcanzó producción de grano significativamente mayor respecto al testigo pero sin diferencias significativas con suministro de ambos nutrimentos.

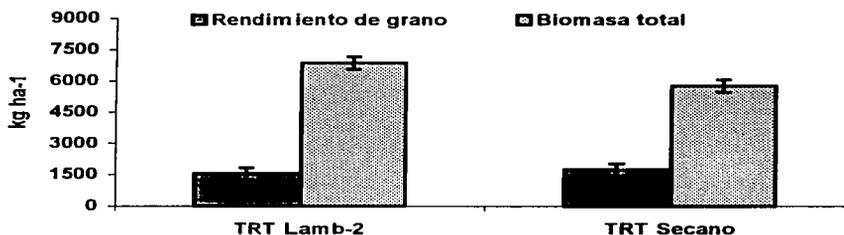


Figura 32. Rendimiento (semilla) y productividad total (biomasa seca más semilla) de los diferentes genotipos en estudio.

La longitud de espiga del genotipo menos eficiente (TRT Secano) tuvo menor tamaño pero produjo mayor número de granos por espiga aunque sin diferencia significativa ($P \leq 0.05$ Tukey) respecto al genotipo eficiente (TRT Lamb-2). El suministro de N-P tuvo efecto significativo en la producción de grano por espiga (Cuadro 17). Como para producción de biomasa total, la producción de grano por espiga y longitud de espiga son variables que señalaron que es el P el nutrimento limitante de rendimiento en suelos ácidos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 19. Rendimiento en función de los granos por espiga y de la longitud de espiga promedio.

Genotipo	Granos por espiga (Número)	Longitud de espiga cm
Lamb-2 (TRT lamb-2)	24.62 A	9.52 A
Secano (TRTS)	28.08 A	8.47 A

Letras diferentes indican diferencias significativas $P \leq 0.05$ Tukey

5. 5. 5. 4 Δ pH del suelo adyacente a la rizósfera

El triticale Lamb-2 (+E), presentó una mayor tendencia a reducir la acidez del suelo adyacente a la rizósfera a los 30 días que el triticale Secano (-E), lo cual también se observó en la sección 5.3 en la que se describe un experimento en suelos ácidos en condiciones de invernadero (Figura 33).

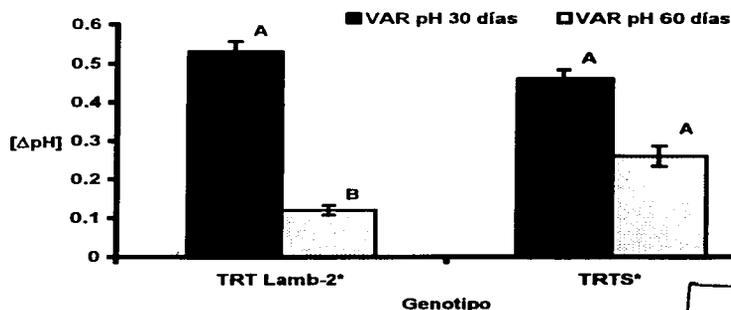


Figura 33. Variación de pH (Δ pH) del suelo adyacente a la rizósfera respecto al tiempo.

El pH de suelo, usado como referencia y medido con el método propuesto, fue 5.2.

Las letras y los * diferentes indican diferencias significativas a $P \leq 0.05$ Tukey.

A los 60 días, la tendencia hacia la acidez original fue mayor en el triticale Lamb-2, respecto al Secano. Los triticales presentaron en este experimento, una ligera inducción a lograr cambios en el pH del suelo adyacente a la rizósfera.

5. 5. 6 CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación mostraron que no se encontró entre triticales, que la menor eficiencia en uso de P y N esté asociada con un mayor %LRC.

A bajas dosis de P se favoreció la simbiosis micorrizica arbuscular, independientemente de la presencia o ausencia de N.

El triticales (+E) tuvo mayor cantidad de producción de biomasa pero no de rendimiento, respecto al (-E).

Ambos genotipos respondieron favorablemente en Andisoles ante suministro de dosis de N-P bajas.

Los triticales presentaron en este experimento, una ligera inducción a lograr cambios en el pH del suelo adyacente a la rizósfera

5. 5. 7 LITERATURA CITADA

Alcantar, G. G. y M. Sandoval V., 1999. Manual de análisis químico de tejido vegetal. Guía de muestreo, preparación, análisis e interpretación. Publicación Especial 10. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. Chapingo, México.

Allen, B. E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*. 170: 447- 462.

Ayllon T. y J. Chavez (1996) México sus recursos naturales y su población. 2ª ed. Limusa. México. pp. 288.

Baligar, V. C.; G. V. Pitta; E. E. Gama; R. E. Schaffert; A. F. and R. B. Clark. 1997. Soil acidity effects on nutrient use efficiency in exotic maize genotypes. *Plant and Soil* 192: 9–13. Netherlands.

Barea, J.M. 1998. Biología de la rizósfera Investigación y ciencia. Enero. Págs. 74-81.

Clark, B. R. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil*. 192:15-22.

- Cruz-Flores, G., Avilés, M. S. y Castelán. 1998. Estudio de adaptabilidad del triticale a diferentes dosis de calcio fósforo en Andisoles. *TERRA* 16: 63-69.
- García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. 2ª ed. Instituto de Geografía. UNAM, México.
- Gourley, J.P.; D.L. Allan, and Russelle. 1993. Defining phosphorus efficiency in plants. *Plant and Soil* 155/156: 289-292.
- Guerloff, G.C. 1976. Plant efficiency in the use of Nitrogen, Phosphorus and Potassium. pp 115-120. In: *Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Proceedings of workshop at the national agricultural Library (1976). Maryland.*
- Franken, P. and N. Requena. 2001. Analysis of gene expression in arbuscular mycorrhizas: new approaches and challenges. *New Phytol.* 150:517-523.
- Hernández C. G., 2000. Levantamiento nutricional del cultivo de maíz, en la subprovincia geográfica de mil cumbres correspondiente al Estado de México. Tesis M. en C. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil.* 173: 173-195.
- Hodge, A. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of, but not plant capture from, glycine patches in soil. *New Phytol.* 151: 725-734.
- Jasper, A. and J. A. Davy. 1993. Root characteristics of native plant species in relation to the benefit of mycorrhizal colonization for phosphorus uptake. *Plant and Soil.* 155/156: 281-284.
- Jungk H, A.; B. Seeling.; J. Gerke. 1993. Mobilization of diferent phosphate fractions in the rhizosphere. *Plant and Soil.* 155/156: 91-94.

- Lindsay, L.; G.P. Vlek. and S. H. Chien. 1989. Phosphate minerals. In: Mineral in soil environments. SSSA (ed.) 2ª. ed. Book Series No. 1. 1089-1090.
- Manske, G. 1994. Scientific background of the especial project proposal. utilization of the genotypic variability of MVA symbiosis and root length density. In A breeding program for phosphorus efficient wheat cultivars at CIMMYT.
- Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils Plant and Soil. 134: 1– 20. Netherlands.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second ed. Academic. Press. London, England
- Phillips, J. M. and D. S. Hayman. 1970 Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. Mycol. Soc. 55: 158-160.
- Portilla, C. I., E. Molina, G. Cruz-Flores, I. O. Monasterio y G. G. B. Manske. 1998. Colonización micorrizica arbuscular, actividad fosfatásica y longitud radical como respuesta a estrés de fósforo en trigo y triticale cultivados en un Andisol. Terra 16: 55-61.
- Roger, T. K. and P. Schreiner. 1992. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Plant Physiol 43: 557-581.
- SAS Institute, Inc. 1985. SAS/stat user's guide, release 6.03 de. SAS NC.
- USDA, United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. 1998. Keys to Soil Taxonomy. Soil Survey Staff. Eighth Edition.
- Sharpley A., B. Foy and P. Withers. 2000. Practical and innovative measures for the control of agriculture phosphorus losses to water: An overview. J. Environ. Quality. 29: 1-9.

- Sieverding, E. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza management in tropical agrosystems. Technical Cooperation Eschborn. Federal Republic of Germany. 17-69.
- Tennant, D. 1968. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology*. 63: 995-1001.
- Zhu, Y.-G., S. E. Smith, A. R. Barritt and F. A. Smith. 2001. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. *Plant and Soil*. 237: 249-255

CAPÍTULO VI

6. 1 CONCLUSIONES GENERALES

En el Capítulo 5.1 se encontró que, con el mismo suministro tanto entre especies como entre genotipos, el aprovechamiento de los nutrimentos N y P es diferente, lo cual fue evidencia de que hay genotipos más eficientes y menos eficientes (+E y -E respectivamente), que pueden ser clasificados con base en la cantidad de biomasa seca producida por unidad de nutrimento suministrado.

En trigos se tuvieron grandes diferencias entre genotipos, lo que permitió hacer una clara separación de genotipos +E y -E. Los trigos más eficientes (+E) acumularon hasta 100% más N y P que los menos eficientes (-E).

En triticales la clasificación de más eficientes y menos eficientes en uso de N y P, fue poco distinguible, pues las diferencias entre genotipos, en cuanto a producción de biomasa y acumulación de N y P fueron menor.

En el maíz, los materiales híbridos cuya plasticidad genética ha sido acotada por selección dirigida, tuvieron la menor eficiencia nutrimental, respecto a variedades mejoradas y a variedades criollas de los municipios de Villa Victoria y Villa de Allende.

En plantas C₃ (trigo y triticale) la diferencia en eficiencia en uso de N y P se debió más a la alta producción de biomasa que a los efectos inducidos por la diferente acumulación de N y P (eficiencia interna), mientras que en las C₄ (maíz), la diferencia en eficiencia nutrimental de los genotipos fue dependiente de la acumulación de N y P (eficiencia de acumulación).

En general, se observó que independientemente de su vía o ruta de fijación de CO₂ (plantas C₃ o C₄), los genotipos que presentaron la mayor capacidad amortiguadora del pH en la solución nutritiva en la que se desarrollaron, fueron los mas eficientes: trigo (San Cayetano), los triticales (Lamb-2 y San Lucas) y el maíz (V-23).

Se encontró en el Capítulo 5.2, que la adición de nitratos, incrementó, en los genotipos +E, su actividad reductora en forma más marcada respecto a la actividad que mostraron los -E, lo que apoya la hipótesis de que, los mayores incrementos en la actividad de esta enzima, influyen positivamente en la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN).

Respecto a la actividad de la enzima glutamina sintetasa (GS) radical, los resultados, mostraron que en trigo y triticale (plantas C₃), el suministro de P tuvo mayor influencia que el de

N, sobre un incremento en su actividad, a diferencia del maíz (plantas C₄) en el que, fue, el N quien estimuló una mayor actividad GS, lo cual permite plantear la hipótesis siguiente: la GS de raíz en plantas C₃ es principalmente estimulada por suministro de P y en plantas C₄ por el de N.

La actividad fosfatasa radical, tuvo influencia sobre la eficiencia en uso de P, pues ésta investigación mostró que, dentro de especie, una mayor actividad fosfatasa radical, mejora el uso de P y estimuló una producción de mayor biomasa.

Ante carencia de N, la adición de P indujo una disminución de más de 100 %, en la actividad fosfatasa radical en genotipos +E de los tres cereales (trigo, triticale y maíz). También se encontró en los genotipos -E, que ante carencia de N, la actividad fosfatasa, no se modificó significativamente.

En cambio, con suficiencia de N, la actividad fosfatasa de las raíces tanto de los genotipos +E, como de los -E, en evidente respuesta al estrés por carencia de este elemento, fue 100 % mayor cuando no se suministró P.

En genotipos -E por lo tanto, no se presentaron variaciones importantes de la actividad fosfatasa cuando hay carencia de N independientemente del suministro de P, lo que permite suponer en ellos, una baja respuesta a las variaciones de N y, esto pudo incidir en la baja producción de biomasa que presentaron respecto a los +E.

Respecto a la actividad la fosfatasa ácida de suelo adyacente a la rizósfera se encontró, con los resultados de esta investigación, que en los testigos absolutos de los Andisoles y el Nitosol, la actividad de la fosfatasa ácida fue entre 100 y 500% menor, respecto a la observada en los tres suelos después de ser cultivados.

Al considerar el efecto de suministro de fertilizantes químicos, se encontró que con ambos nutrimentos (tratamiento +N+P, 400-200 ppm), la actividad de la fosfatasa ácida del suelo disminuyó tanto en el Andisol de Pátzcuaro como en el Nitosol de Reforma pero no en el Andisol de Villa Victoria (suelo con mayor cantidad de materia orgánica).

Al considerar la edad de desarrollo de las plantas, en los tres suelos la actividad fosfatasa del suelo aumentó en las tres especies (maíz, trigo y triticale).

Podría asumirse que las variaciones de actividad de la fosfatasa ácida en los tres suelos inducida por las plantas de las tres especies, pudieron deberse a la actividad de las raíces la cual es diferente entre genotipos +Eficientes y -Eficientes. Dicha actividad radical se refleja además, en liberación de exudados que además de estimular a las poblaciones microbianas a contribuir

con aumento de la actividad de la enzima en el suelo, contribuyen a modificar, respecto a la matriz del suelo, el valor de pH de la rizósfera.

En el Capítulo 5.4 y 5.5, se encontró que las diferencias en pH del suelo rizoférico, respecto al de la matriz del suelo, oscilaron entre 1 y 2 unidades en maíz, en trigo de 1 unidad y en triticale hasta 3 unidades, con tendencia a la acidificación a los 30 días pero a los 90 días, en el desarrollo de la planta, tuvieron mayor tendencia a la neutralidad los genotipos V-23, San Cayetano y Lamb-2 (maíz, trigo y triticale +Eficientes), lo que puede indicar que estos presentaron un sistema "amortiguador" mas apropiado que el maíz Negro, trigo Berros y triticale Secano (-Eficientes), cuya tendencia a la neutralidad en valor de pH fue mas lenta que los genotipos mas eficientes.

En los Capítulos 5.4 y 5.5 se encontró que, en los genotipos -E, la colonización micorrízica fue mayor, así se tuvo que los genotipos -Eficientes (maíz *Negro* y trigo *Berros*) presentaron el mayor porcentaje de longitud radical colonizada (LRC) por MA, mientras que los genotipos +Eficientes (maíz *V-23+* y trigo *San Cayetano+*) tuvieron una menor LCR.

En maíz (plantas C₄) la colonización micorrízica arbuscular disminuyó con la edad hasta la floración, de forma que puede suponerse que, la aportación de nutrimentos por contribución de las MA también desciende. En cambio, en plantas de trigo con una ruta metabólica C₃, la colonización MA, se incrementó al aumentar la edad de la planta, aún hasta floración para una posterior disminución.

Con lo anterior se planteó la hipótesis siguiente "La fenología y estado de desarrollo de las plantas hospederas (maíz y trigo), influyen sobre la formación de las micorrizas arbusculares de acuerdo con la ruta metabólica de la planta".

Se encontró que dosis bajas de P, favorecen la simbiosis micorrízica arbuscular en trigo y maíz.

En el Capítulo 5.5 se observó que, a diferencia de maíz y trigo no se encontró entre triticales, que una menor eficiencia en uso de P y N se asocie con mayor % LRC, sin embargo también como para trigo y maíz, el suministro a bajas dosis de fósforo favoreció en triticales la simbiosis micorrízica arbuscular.

Los triticales tuvieron diferente cantidad de producción de biomasa pero no de rendimiento.

En condiciones de campo, ambos genotipos respondieron favorablemente en Andisoles ante suministro de dosis de N-P bajas.

6. 1. 1Comentarios finales

El desarrollo de la civilización humana ha estado muy ligado al uso de los recursos suelo y agua. El esplendor cultural, económico y magnificencia y de antiguas culturas como Egipto y China, por ejemplo, se debió a que sus regiones geográficas estaban irrigadas y fertilizadas de manera natural por aluviones del Nilo y de los ríos Hoang-ho, Yang-Tsé y Si-Kiang, respectivamente. Por otro lado, como sabemos, hacer un suelo productivo a pesar de su infertilidad ha permitido la sobrevivencia de la humanidad, como ejemplo, se tiene la cultura Inca en la región Andina del Perú y Chile en la América precolombina que desarrolló una economía fuerte con base en los cultivos en terrazas, o la cultura Azteca que mediante un efectivo sistema de chinampas, ganaron espacio al lago que circundaba su metrópoli, para producir hortalizas y cereales en abundancia o, en otro ejemplo de la actualidad, a Israel que a pesar de su clima mediterráneo al N y desértico al S y pobreza en su subsuelo; con un uso eficiente del agua a través del fertirriego, producen suficiente trigo, algodón, aceite de oliva y diversos cítricos.

Actualmente, una alta productividad de muchos agroecosistemas aún en regiones naturales poco propicias, se debe al manejo científico y técnico de los recursos suelo y agua. La combinación de la mecánica y la química que generó la revolución agrícola, aumentó la producción de alimento en más de 60 % de la década de los 30's a los 60's. Esta tendencia incluso aumentó en los 70's pero, a pesar de las previsiones sobre el deterioro del ambiente hechas por ecólogos, se sostuvo en países desarrollados y en vías de desarrollo, el uso indiscriminado de agroquímicos y prácticas mecánicas agresivas al suelo y a los ecosistemas que sustenta. La aplicación de la genética vegetal ha contribuido al aumento en rendimientos de cultivo pero el uso de, cada vez mas adelantadas, prácticas mecánicas y nuevos avances de la química aplicadas a la agricultura, ganadería y silvicultura, han acentuado el deterioro ambiental. Con el crecimiento de las poblaciones humanas (Cuadro 20), con el desarrollo en tamaño y complejidad de las sociedades, la demanda de recursos aumenta -hoy- de manera exponencial, mientras que el abastecimiento de ellos -oferta- no crece con la misma proporción.

Cuadro 20. Estimaciones de la población mundial.

Región	Población (millones)			Incremento
	1990	2000	2025	1990-2025
<i>Economías de ingresos bajos y medios.</i>				
Africa (sur del Sahara)	495	668	1229	148
Asia oriental y pacífico	1557	1818	2276	44
Asia del sur	1418	1377	1896	65
Europa	200	217	252	26
Medio oriente y norte de Africa	256	341	615	140
América Latina y Caribe	433	515	699	61
Subtotal	4146	4981	7032	70
<i>Otras economías¹⁾</i>				
Economías de altos ingresos	816	859	915	12
Mundo	5282	6185	8303	57

1) URSS, Cuba, República Popular Democrática de Corea, de las que no se cuenta información confiable. Tomado de Aguilar 1995.

El cuadro 20 muestra que, las tendencias en el crecimiento de la población son mayores en los países de ingresos bajos y medios lo cual implica un reto, de mayor riesgo, para estas regiones que además padecen, de fuertes problemas económicos (deuda externa e interna muy grande) derivados de la globalización que se ha vivido desde finales del siglo XX y que tienden a acentuarse en el inicio del nuevo siglo.

Actualmente, contamos con ciencia y tecnología que pueden ser la herramienta fundamental para lograr un desarrollo sustentable, pero además de ello, se requiere de un profundo sentido de bioética, de respeto al ambiente y de conciencia ecológica para lograrlo. La sustentabilidad, se refiere a la capacidad de un agroecosistema para mantener la productividad a través del tiempo, así como también para enfrentar los limitantes ecológicos y perturbaciones y además las presiones complejas del contexto socioeconómico.

A medida que los recursos naturales son menos abundantes o están presentes en condiciones desfavorables, aumenta la necesidad de implementar sistemas de producción que tiendan a evadir o atenuar limitantes ambientales y por ello, con los resultados de esta investigación se pretende mostrar que una alternativa viable para aumentar la producción agrícola sin agresión severa al ambiente edáfico es la selección de especies y genotipos con alta eficiencia en uso de nutrimentos que a su vez aumenten la eficiencia de los fertilizantes químicos lo que redundará en producción agrícola mas rentable y mas "limpia" al suministrar sólo la cantidad de fertilizante que se requiere.

La selección de genotipos para ambientes determinados realizada por métodos convencionales de cruza y retrocruza en las que se busca la mejora genética para aumentar la resistencia a factores bióticos y abióticos adversos y elevar los rendimientos, requiere de varios años y hasta décadas de trabajo constante lo cual a su vez utiliza gran cantidad de recursos materiales, económicos y humanos. A manera de ejemplo, Malcom *et al.*, 1999, reportaron una investigación en la que se estudiaron caracteres fisiológicos en cultivares de soya que fueron mejoradas a lo largo de 58 años en Canadá.

Para hacer una adecuada selección de especies y genotipos más eficientes para un determinado ambiente climático y edáfico específico en intervalos de tiempo más breves, se requiere de un adecuado estudio para el conocimiento y manejo de atributos morfológicos y fisiológicos que se relacionen con la adquisición, absorción y asimilación de nutrientes por las plantas cultivadas.

Con la propuesta metodológica, dentro de un marco de ética y respeto al ambiente, utilizada en esta investigación, se podrán estudiar en pocos meses, decenas de genotipos de alguna especie de interés agronómico tanto en condiciones de laboratorio e invernadero como en campo y se podrá satisfacer la necesidad de seleccionar más rápidamente aquellas especies y genotipos más favorables para satisfacer la fuerte demanda de alimentos de la población cada vez más creciente,

6. 2. LITERATURA CITADA

Aguilar, S. A. 1995. Retos y oportunidades de la ciencia del suelo al inicio del siglo XXI. *Terra* 13: 3-16.

Malcom J. M., V. D. Harvey and E. R. Cover. 1999. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.* 91: 685-689.