

# Índices para estimar las eficiencias de absorción y uso de fósforo en genotipos de trigo

Cogliatti, D. H; V. T. Manfreda y J. A. Cardozo

## RESUMEN

Con el objetivo de evaluar distintos índices de absorción y uso de P se realizó un experimento con dos genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L) cultivados en macetas con suelo, en un amplio rango de disponibilidades de P. Los genotipos mostraron diferencias en la biomasa seca y en el contenido de P, pero una similar tasa específica de absorción de P (TAEP). Para analizar simultáneamente la absorción de P en diferentes dosis, se propuso un índice de disponibilidad efectiva de P (IDEP). Para bajos valores de IDEP, este índice se relaciona linealmente con el contenido de P en planta. Esta relación fue la misma para ambos genotipos y cosechas. Para valores altos, el contenido de P en las plantas fue menor al esperado a partir de la relación anterior. Esta desviación se atribuye a una represión de la absorción de P. Dependiendo del estimador elegido, se encontraron algunas diferencias genotípicas en la eficiencia de uso de P. Se discute la relevancia de estos estimadores en relación con el estado nutricional de las plantas. Se concluye que para caracterizar la eficiencia nutricional de P en trigo es necesario considerar conjuntamente la eficiencia de uso y absorción de P.

**Palabras clave:** Trigo, genotipos, fósforo, eficiencia de absorción, eficiencia de utilización

Cogliatti, D. H; V. T. Manfreda and J. A. Cardozo, 2004. Parameters to estimate P-uptake and P-use efficiency in wheat genotypes. Agriscientia XXI (1): 1-12

## SUMMARY

To evaluate different phosphorus uptake and P-use efficiency parameters, an experiment was performed using two spring wheat (*Triticum aestivum* L) genotypes grown in soil filled pots under a wide range of P-supply. Genotypes showed dif-

---

Fecha de recepción: 17/11/03; fecha de aceptación: 18/08/04

ferences in dry biomass and plant P-content, but a similar P-specific absorption rate. An index of effective P-availability was proposed to analyse P-absorption at different P-levels simultaneously. At low values of this index, it was linearly related with plant P-content. This relationship was common for both genotypes and harvests. At high values of effective P-availability index, plant P-contents were lower than those expected from the former relationship. This was attributed to a hypothetical repression of P-uptake by plant roots. Some genetic differences in P-use efficiency were also found depending on the efficiency estimator used. The relevance of these estimators in relation to plant P-nutrition was discussed. It was concluded that, to characterise the nutritional efficiency of wheat genotypes, both P-uptake and P-use efficiencies should be analysed simultaneously.

**Key words:** Wheat, genotypes, phosphorus, uptake efficiency, use efficiency

*D. H. Cogliatti, J. A. Cardozo y V. T. Manfreda. Facultad de Agronomía de Azul, UNCPBA, República de Italia 780, 7300 Azul, Buenos Aires, Argentina. (dhc@faa.unicen.edu.ar).*

**Abreviaturas:** BO, cv. Buck Ombú; PF, cv. ProINTA Federal; QP, Contenido de P; TAEP, Tasa de absorción específica de P; IDEP, Índice de disponibilidad efectiva de P; INP, Índice de nutrición fosforada; CUP, Cociente de utilización de P; IUP, Índice de utilización de P; UPC, Utilización de P para el crecimiento; CCP, Concentración Crítica de P.

## INTRODUCCIÓN

En los últimos años el interés de los fitomejoradores se ha dirigido a comprender la variación genética de la eficiencia nutricional de los cultivos, y entre los nutrientes más estudiados se encuentra el fósforo (P). Son múltiples las razones que justifican este interés, entre ellas se pueden mencionar el aumento del precio de los fertilizantes fosforados, el endurecimiento de la legislación para prevenir la eutroficación de aguas superficiales y la expansión de la agricultura hacia áreas marginales.

Un dado genotipo es definido como de alta eficiencia nutricional si, en condiciones de suministro subóptimo del nutriente estudiado, rinde más que el promedio obtenido de un conjunto de genotipos (Graham, 1984).

Sattelmacher *et al.* (1994) dividieron los componentes de la eficiencia nutricional entre aquellos que determinan la absorción y aquellos que afectan el uso del nutriente por las plantas. En la absorción de P influyen factores tales como el tamaño y arquitectura del sistema radical y la capacidad intrínseca de adquirir P por unidad de raíz (ya sea de peso, longitud o superficie) (Barber, 1984); mientras que la eficiencia de uso de P está relacionada con la par-

tición del P dentro de la planta, con su removilización, con la concentración del elemento en ciertos órganos y finalmente con la eficiencia de uso al nivel celular (Sattelmacher *et al.*, 1994).

Usualmente la variación genética de la eficiencia de uso de P ha sido evaluada a campo con uno o pocos niveles de fertilización de P. Por otro lado, la selección genética en criaderos se realiza normalmente con niveles de fertilización similares a los empleados en las regiones de destino de los cultivares. Tales métodos pueden subvalorar aquellos genotipos que alcanzan sus máximos rendimientos con niveles de P en el suelo no utilizados en la evaluación (Batten *et al.*, 1984).

Jones *et al.* (1992) desarrollaron un método alternativo (aproximación funcional) para seleccionar genotipos de trigo con alta eficiencia de uso de P. Este método se basa en medir la eficiencia de uso de P a diferentes dosis de fertilización y en diferentes momentos del ciclo del cultivo.

Actualmente son múltiples los criterios utilizados para definir la eficiencia de absorción y de uso de un nutriente. La eficiencia de absorción de P ha sido definida por algunos investigadores como la cantidad de P en toda la planta (o en la porción aérea) en un momento dado (Contenido de P, QP) o la cantidad de P absorbida en un determinado período (Absorción de P), mientras que otros prefieren dividir la absorción de P por el tamaño del sistema radical y la llaman tasa de absorción específica de P (TAEP).

Se puede encontrar una diversidad aún mayor en la definición de la eficiencia de uso de nutrientes.

Éstas pueden ser divididas dentro de dos categorías: agronómicas y fisiológicas (Ahmad *et al.*, 2001). La eficiencia agronómica de uso ha sido definida como la producción de biomasa total (o la del producto cosechado) por unidad de nutriente aplicado (Caradus, 1991a), mientras que la eficiencia fisiológica de uso lo hace con respecto a la del nutriente absorbido por las plantas.

Entre los estimadores de la eficiencia fisiológica del uso de P encontramos: (i) Cociente de Utilización de P (CUP), calculada como la biomasa por unidad de P absorbido y es la inversa de la concentración de P en la planta entera (Lipsett, 1963); (ii) Índice de Utilización de P (IUP), que es la biomasa acumulada por unidad de concentración de nutriente en las plantas (Siddiqui & Glass, 1981); y (iii) Utilización de P para el crecimiento (UPC), calculado como la tasa absoluta de crecimiento por unidad de concentración de P en las plantas (Barrow, 1978).

Desde el punto de vista agronómico, es importante que todas las eficiencias mencionadas sean interpretadas en relación con el nivel de fertilización en el que han crecido las plantas. Como ejemplo, cuando el suministro de P limita el crecimiento, las plantas con mayor estrés presentan también el mayor CUP. Por tanto el CUP no parece ser una buena medida para estimar la eficiencia de uso, ya que no permite distinguir entre un uso eficiente del recurso y una deficiencia de P.

Debido a que el IUP incluye en su cálculo la producción de biomasa, aparentemente supera este inconveniente. Sin embargo, debido a que la producción de biomasa en suministros de P limitantes para el crecimiento está fuertemente relacionada con la cantidad de P absorbido, el IUP no es una medida pura de la eficiencia de uso de P. Además, al calcularse con la biomasa total, el valor del IUP es el resultado de la historia previa de las plantas y no informa sobre el crecimiento actual de éstas. El uso del índice UPC parece superar este inconveniente.

Finalmente, cuando las plantas crecen con alta disponibilidad de P, plantas con consumo de lujo de P, una alta eficiencia de uso de P refleja un buen control de la absorción de P independientemente del tipo de estimador usado.

El objetivo de este trabajo fue examinar, durante la etapa vegetativa de dos cultivares de trigo, la relevancia de diferentes índices para estimar la capacidad de adquirir el P desde el suelo y la eficiencia para usarlo en la producción de biomasa.

## MATERIALES Y METODOS

### Material utilizado

Se utilizaron plantas de trigo (*Triticum aestivum*) cv. Buck Ombú (BO) y ProINTA Federal (PF) cultivadas en macetas plásticas de 750 ml de capacidad, que contenían un suelo del horizonte A<sub>p</sub> deficiente en P. Los cariopses se hicieron germinar en papel de filtro húmedo a 20 °C antes de transplantarlos en las macetas. El suelo fue un Argiudol típico (Soil Taxonomy, 1975), serie Mar del Plata (INTA Cartas de Suelos, 1992) (arcillas: 23,1%, limo: 35,8%, arena fina (100-250 μm): 39,4% y arena media (250-500 μm): 1,7%) con 6,93% de materia orgánica, pH (H<sub>2</sub>O): 5,9 y 3,8 mg P kg<sup>-1</sup> de P extractable (Bray & Kurtz, 1945).

Los tratamientos de P consistieron en diez dosis: 0; 10; 20; 40; 60; 80; 100; 150; 200 y 250 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, aplicado como KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>. El fosfato, convenientemente disuelto en agua, fue cuidadosamente mezclado con el suelo una semana antes del trasplante. El P extractable (Bray & Kurtz, 1945) al momento del trasplante fue de: 3,8; 5,4; 7,7; 14,2; 19,6; 25,0; 30,3; 43,8; 56,7 y 70,6 mg P kg<sup>-1</sup>, en orden ascendente para cada dosis.

Todos los tratamientos recibieron, además, 200 mg N kg<sup>-1</sup> de suelo agregado como una mezcla de urea y KNO<sub>3</sub> (1:1). Debido a la alta disponibilidad de K<sup>+</sup> nativo del suelo, y teniendo en cuenta la cantidad agregada con el nitrato, no se compensaron las diferencias en este elemento provenientes de las distintas dosis de P.

La experiencia fue conducida en un invernáculo con una temperatura media de 22 ± 10 °C. Las macetas fueron diariamente regadas hasta capacidad de campo con agua desmineralizada. Una semana después del trasplante se ralearon las plantas dejando 5 por maceta.

### Variables medidas

A los 27 y 34 días de la germinación se cosecharon las plantas de 4 macetas por cada dosis de P. Luego de lavar cuidadosamente las raíces para remover las partículas de suelo, los vástagos y raíces fueron separados y secadas a 60 °C durante una semana. Posteriormente las muestras se pesaron y digirieron con mezcla nítrico-perclórico (3:2 V/V) a 150 °C. La concentración de P en los digestos se determinó colorimétricamente por el método del amarillo de vanado-molibdico (Jackson, 1964).

La tasa de absorción específica de P (TAEP) se determinó entre cosechas por el método de Caus-ton (1991), aplicando (previa corroboración de una

correlación lineal entre el contenido de P de las plantas y la biomasa seca de las raíces) la siguiente ecuación:

$$SARP = \frac{(QP_2 - QP_1)(\ln MSr_2 - \ln MSr_1)}{(t_2 - t_1)(MSr_2 - MSr_1)}$$

Donde MSr es el peso seco de las raíces y QP es el contenido de P por planta. Los subíndices indican las cosechas 1 y 2, a los 27 y 34 días desde la germinación respectivamente.

La eficiencia de uso fue calculada como: (i) Coeficiente de utilización de P (CUP): la inversa de la concentración de P de la planta entera; (ii) Índice de utilización de P (IUP): el producto entre el CUP y la biomasa por planta; y (iii) Utilización del P para el crecimiento (UPC): la tasa de crecimiento absoluto dividida por la concentración de P promedio entre cosechas.

Se definió un índice de nutrición fosforada (INP), similar al propuesto por Justes *et al* (1994) para el nitrógeno, calculado como la proporción entre la concentración de P de los vástagos dividida por la concentración crítica de P en el mismo órgano (CPC).

El índice de disponibilidad efectiva de P (IDEP) se definió como la concentración de fósforo extractable en el suelo multiplicada por la biomasa de las raíces.

### Diseño experimental y análisis estadístico

El diseño experimental fue un factorial totalmente aleatorizado (10 dosis x 2 genotipos x 2 cosechas) con cuatro repeticiones. Los resultados fueron analizados usando ANOVA y las diferencias entre medias comparadas con la prueba de comparaciones múltiples LSD.

Los genotipos fueron también comparados por contraste ortogonal agrupados en dos categorías: dosis de P limitantes para el crecimiento y dosis que no lo limitan. En todos los casos el nivel de significancia usado fue de 0,05.

## RESULTADOS

### Biomasa de planta y de raíces.

La biomasa seca de las plantas aumentó con las dosis hasta los 40 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, en la que alcanzaron el máximo valor en ambas cosechas. No se observó una interacción entre genotipo-dosis ( $\alpha=0,05$ ). Los contrastes ortogonales mostraron que,

tanto en las dosis de P limitantes como en las no limitantes para el crecimiento, el cultivar BO produjo una biomasa seca significativamente superior a la de PF ( $\alpha=0,05$ ) (Tabla 1).

Por otro lado, la biomasa seca de raíces mostró el mismo patrón general que el de la biomasa seca de planta entera, pero alcanzó su máximo en una dosis de P menor (20 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo) en ambas cosechas. Los contrastes ortogonales mostraron que el cultivar BO produjo mayor biomasa seca de raíces que PF, excepto en las dosis de P limitantes para el crecimiento en la segunda cosecha ( $\alpha=0,05$ ) (Figura 1).

### P total absorbido

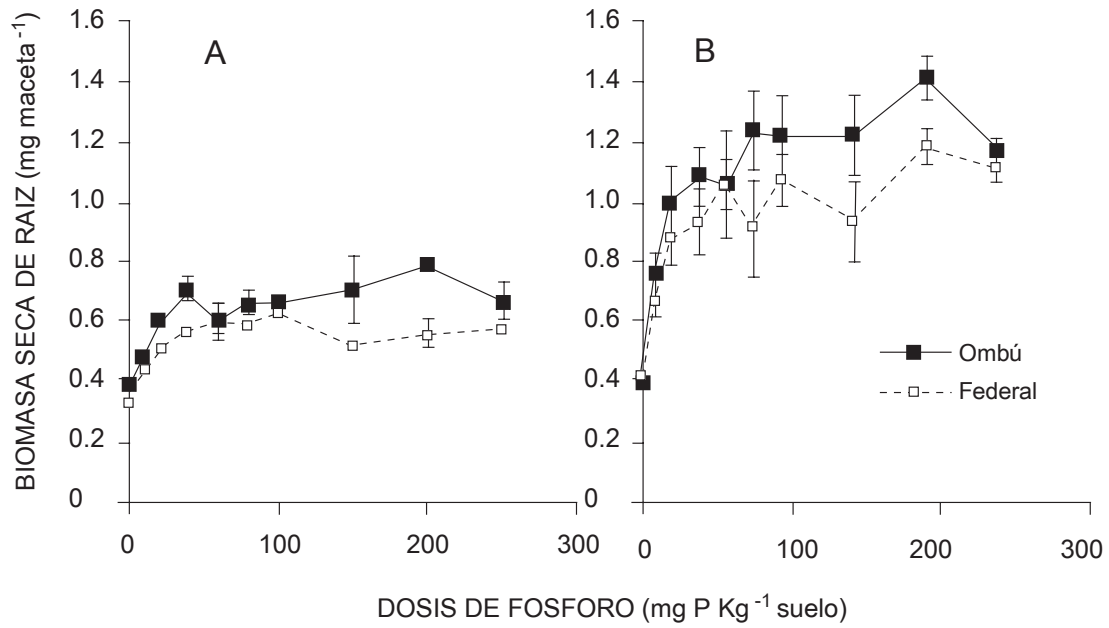
La respuesta del contenido de P en las plantas (QP) a la dosis aplicada se puede dividir en dos fases: una primera hasta 80 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, donde el QP aumenta linealmente con la dosis, con una pendiente alta; y una segunda para las dosis superiores, donde el QP también aumenta pero con menor pendiente (Figura 2).

No se observó una interacción significativa entre genotipo-dosis, y los contrastes ortogonales mostraron que, en ambos rangos de dosis y cosechas, el QP de BO fue significativamente mayor que el de PF ( $\alpha=0,05$ ) (Figura 2).

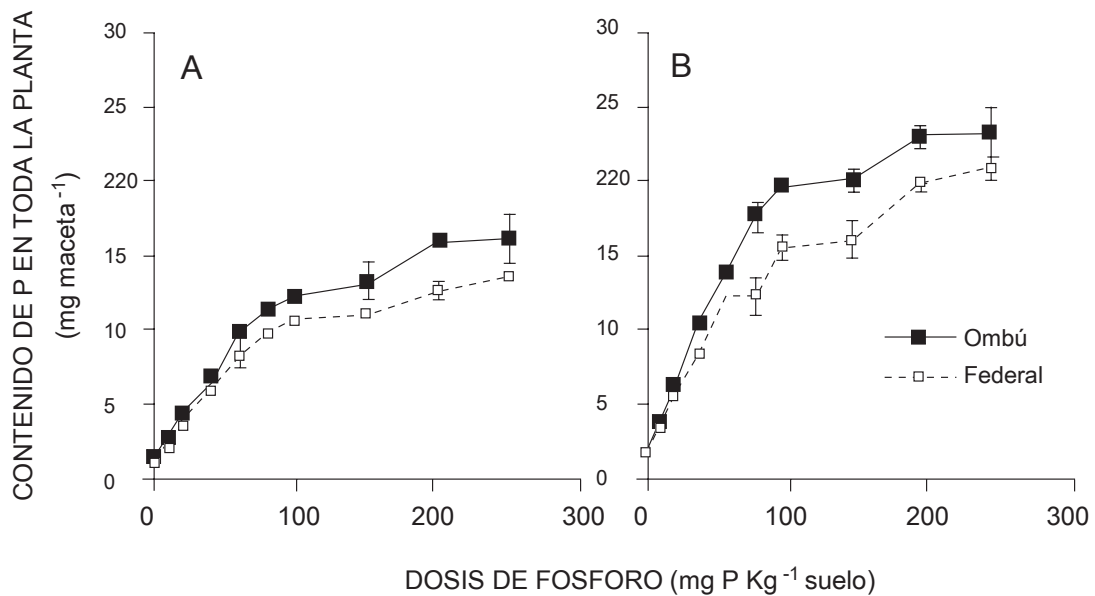
Por otro lado, se encontró una relación lineal, común para los dos genotipos, entre el QP y la disponibilidad efectiva de P en el suelo (IDEP) dentro del rango de dosis que va desde 0 a 80 y entre 0 y 60 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, para la primera y segunda cosecha respectivamente ( $QP = 0,8813 + 0,5858 IDEP$ ;

**Tabla 1:** Efecto de la dosis de fósforo (mg P kg<sup>-1</sup> suelo) sobre la materia seca de la planta entera a los 27 y 34 después de la germinación. Los valores son promedios de cuatro repeticiones. Dentro de cada columna las medias seguidas de letras diferentes difieren estadísticamente entre sí ( $\alpha=0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre genotipos ( $\alpha=0,05$ ).

Dosis de fósforo	Materia seca de la planta entera (g maceta <sup>-1</sup> )			
	Día 27		Día 34	
	Ombú	Federal	Ombú	Federal
0	1,00 a *	0,78 a	1,21 a	1,08 a
10	1,40 b	1,26 b	2,66 b *	2,26 b
20	1,75 c *	1,52 c	3,70 c *	2,98 c
40	2,40 d *	1,94 d	4,62 d *	3,49 d
60	2,26 d	2,05 d	4,56 d	4,04 de
80	2,45 de *	2,07 d	4,73 d *	3,92 de
100	2,45 de *	2,15 d	4,82 d *	4,15 e
150	2,34 de *	1,91 d	4,78 d *	4,13 e
200	2,65 de *	1,97 d	5,06 d *	4,25 e
250	2,33 e	2,07 d	4,66 d	4,36 e



**Figura 1:** Efecto de la dosis de P sobre la materia seca de las raíces de dos cultivares de trigo a los 27 (A) y 34 (B) días desde la germinación. Los símbolos son las medias de cuatro repeticiones y las barras representan los errores estándar.



**Figura 2:** Efecto de la dosis de P sobre el contenido de P en la planta entera (QP) de dos cultivares de trigo a los 27 (A) y 34 (B) días desde la germinación. Los símbolos son las medias de cuatro repeticiones y las barras representan los errores estándar.

coeficiente de correlación=0,96;  $n=84$ ;  $\alpha < 10^{-5}$ ) (Figura 3). En las dosis mayores a estos rangos el QP fue mucho menor que el esperado para dicha correlación (Figura 3).

De acuerdo con las ideas de Lee (1982), puede asumirse que las diferencias entre el QP medido y el estimado por la correlación lineal (Figura 3) son el resultado de un mecanismo de represión de la absorción de P. En la Figura 4, tal represión del mecanismo de absorción se graficó en función del índice de nutrición fosforada (INP). Puede observarse que la represión es prácticamente nula cuando las plantas presentan deficiencia de P (INP menor a 1), pero en plantas suficientes en P (INP mayor que 1), cuanto mayor es el INP mayor es la represión. Además, las plantas suficientes en P de PF muestran una mayor represión del sistema de absorción que las de BO.

### Tasa de absorción específica de P (TAEP)

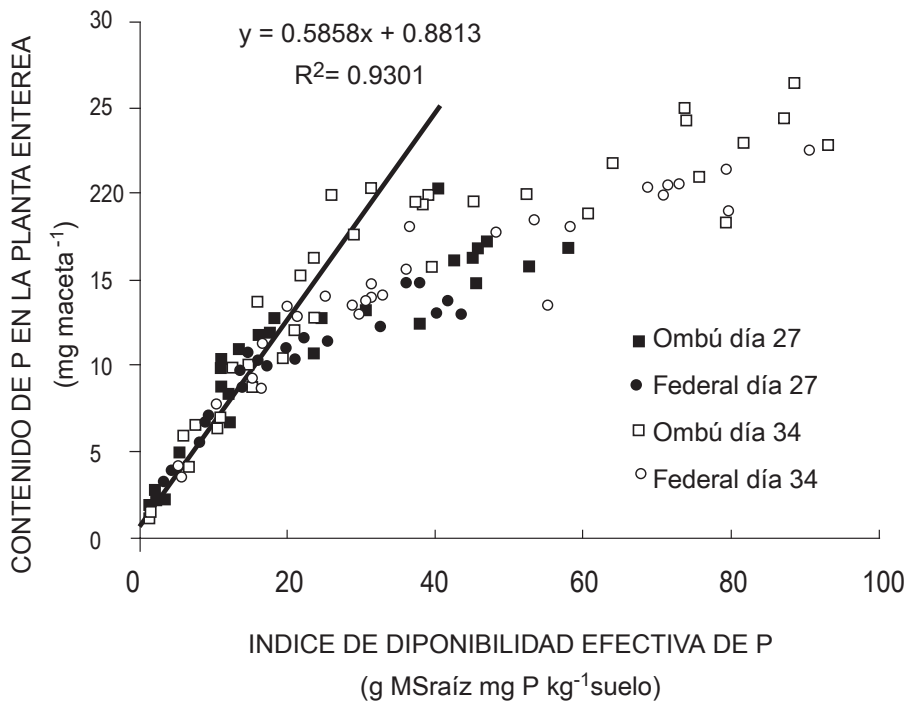
La TAEP aumentó marcadamente con la dosis de P aplicada al suelo (Tabla 2). Por otro lado, la TAEP fue significativamente diferente entre los genotipos únicamente a 0; 80 y 100 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, y fue

mayor para el cultivar BO que para PF solamente a 80 y 100 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo ( $\alpha = 0,05$ ). Los cultivares mostraron un diferente patrón en la relación entre la TAEP y la dosis de P. Para BO la SARP aumentó linealmente hasta la dosis 80 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo y luego mostró una saturación, mientras que para PF la TAEP aumentó linealmente hasta la dosis 150 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo (Tabla 2).

### Eficiencias de uso de P

El cociente de utilización de P (CUP) disminuyó linealmente en correspondencia con el logaritmo de la dosis,  $r^2$  entre 0,94 y 0,97 en ambos cultivares y cosechas (Tabla 3). Si bien se encontraron algunas diferencias significativas en el CUP entre genotipos, éstas no se repitieron en las mismas dosis en ambas cosechas.

A pesar de que el IUP se relacionó con la dosis de P de una forma diferente a la del CUP, ambos estimadores de la eficiencia de uso del P mostraron ser significativamente mayores en la segunda que en la primera cosecha ( $\alpha = 0,05$ ) (Tabla 3). En ambas cosechas el IUP mostró los mayores valores en el rango entre 10 y 40 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo.



**Figura 3:** Relación entre el contenido de P en la planta entera (QP) y el índice de disponibilidad efectiva de P (IDEP) en dos cultivares de trigo. El IDEP es el producto entre la materia seca de las raíces y el fósforo extractable del suelo. La línea recta representa la correlación entre ambos parámetros determinada entre las dosis 0-80 mg P kg<sup>-1</sup> suelo, para la primera cosecha, y entre 0-60 mg P kg<sup>-1</sup> suelo, para la segunda.

**Tabla 2:** Efecto de la dosis de fósforo ( $\text{mg P kg}^{-1}$  suelo) sobre la tasa de absorción específica de P (TAEP). Los valores son promedios de cuatro repeticiones. Dentro de cada columna las medias seguidas de letras diferentes difieren estadísticamente entre sí ( $\alpha=0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre genotipos ( $\alpha=0,05$ ).

Dosis de fósforo	TAEP ( $\text{mg P g}^{-1}\text{MSraíz d}^{-1}$ )	
	Ombú	Federal
0	-0,047 a	* 0,121 a
10	0,194 ab	0,258 ab
20	0,363 bc	0,352 abc
40	0,539 cd	0,428 abc
60	0,701 de	0,641 bcd
80	0,942 ef	* 0,527 cd
100	1,269 efg	* 0,772 de
150	1,109 fg	0,967 ef
200	0,906 g	1,213 f
250	1,107 g	1,263 f

En general el cultivar BO mostró una mayor IUP que PF, pero estas diferencias fueron estadísticamente significativas únicamente en las dosis 0; 40; 150 y 200  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo, en la primera cosecha, y a las dosis de 0; 10; 20; 40 y 200  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo en la segunda cosecha ( $\alpha=0,05$ ) (Tabla 3).

Por otro lado, la eficiencia de utilización de P para el crecimiento (UPC) mostró, en general, un patrón similar al IUP, con la excepción de que las plantas severamente deficientes (correspondientes a la dosis 0  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo) mostraron un valor significativamente menor que el de aquellas con deficiencia moderada (Tabla 3). BO mostró, en general, un mayor UPC que PF, pero ellos fueron significativamente diferentes sólo en las dosis 10 y 40  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo.

#### Relación entre el contenido de P y la biomasa de las plantas

El contenido de P (QP) se relacionó linealmente con la biomasa de las plantas hasta un valor de 1,7 y de 3 g de MS por maceta, a la primera y segunda cosecha respectivamente. Las correlaciones lineales fueron altamente significativas y no difirieron significativamente entre los genotipos en ninguna de las cosechas ( $\alpha=0,05$ ) (Fig. 5). Para mayores valores de biomasa, el contenido de P aumentó marcadamente, pero en ninguna de las cosechas este aumento del QP fue acompañado por un incremento proporcional de la biomasa seca. Bajo estas últimas condiciones el cultivar BO produjo una mayor biomasa que el cultivar PF para el mismo QP (Fig. 5).

## DISCUSION

Existen en la actualidad varios parámetros propuestos para describir la eficiencia de la absorción y utilización de nutrientes (Caradus, 1991b; Sattelmacher *et al.*, 1994). Estos parámetros son interdependientes y responden a los factores ambientales. Este hecho hace que su uso por los fitomejoradores sea una tarea engorrosa.

Un ejemplo de esto es que la eficiencia de absorción de P depende fuertemente del nivel de fertilidad de los suelos en los que las plantas fueron cultivadas. Resulta claro entonces que la comparación de la eficiencia de absorción entre genotipos sólo puede ser realizada al mismo nivel de disponibilidad de P.

Por otro lado, sería ideal obtener un indicador de la eficiencia de uso de P que no respondiera a la disponibilidad de P en el suelo. La utilización del CUP, inversa de la concentración de P en la planta (Lipsett, 1963), no cubre este requerimiento ya que es claramente dependiente de la disponibilidad de P y además cambia con la edad de las plantas. Más aún, es difícil comparar con este índice genotipos con diferente producción de biomasa, aun cuando los datos hayan sido obtenidos en un mismo experimento, debido a los efectos de dilución (Justes *et al.*, 1994; Elliott *et al.*, 1997).

A partir de estas consideraciones en el análisis de los resultados se deberían tener en cuenta los siguientes aspectos: (i) la respuesta de la biomasa seca de las plantas al P disponible y (ii) la respuesta del QP al P disponible. Para los dos genotipos estudiados aquí, hay un rango de dosis (0-40  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo) en el que la biomasa seca de las plantas depende linealmente del nivel de P aplicado (Tabla 1). Por encima de este rango, la biomasa seca producida es independiente de la disponibilidad de P. En estas últimas dosis el QP tampoco se correlaciona con la biomasa (Figura 3).

Por todo lo expuesto, en la discusión de este trabajo se analizarán por separado los resultados obtenidos en dosis que limitan el crecimiento de las plantas (menores o iguales a 40  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo) de aquellos obtenidos en dosis que no lo limitan (dosis superiores a 40  $\text{mg P kg}^{-1}$  de suelo).

#### Eficiencia de absorción y uso de P en dosis que limitan el crecimiento

##### Eficiencia de absorción de P

El cultivar BO mostró un mayor contenido de P (QP) en las plantas que el cultivar PF (Figura 2).

Ya que las plantas fueron cultivadas en el mismo

suelo, las diferencias genotípicas dentro de cada una de las dosis de P, en el fósforo total absorbido (QP) son el resultado de dos factores: a) la tasa específica de absorción del P (TAEP) y/o b) el tamaño del sistema radical.

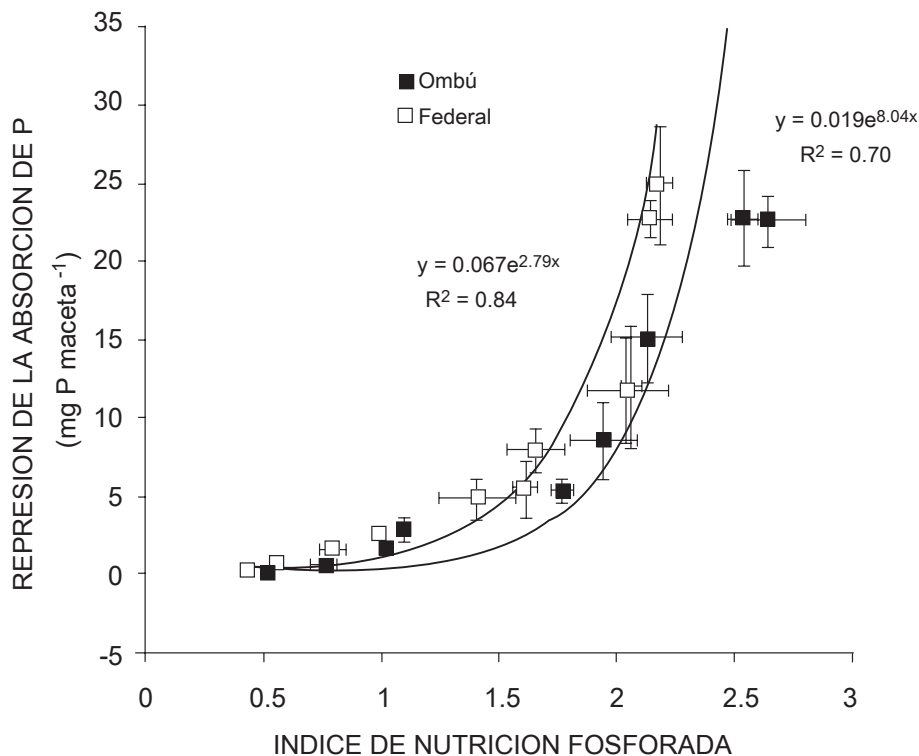
Las estimaciones de la TAEP en el período entre cosechas muestran que ambos genotipos tienen TAEP similares (Tabla 2), pero el genotipo BO muestra, al menos en la primera cosecha, una mayor biomasa seca de raíces que PF (Figura 1). Es probable que ésta sea la razón de su mayor QP. En consonancia con esta suposición se ha informado que para muchas variedades de trigo el P absorbido se correlaciona con el peso seco de las raíces (Jessop *et al.*, 1983) y con la densidad del largo de raíces en el suelo (Manske *et al.*, 2000). Esta correlación se manifiesta tanto en baja como en alta disponibilidad de P. Sin embargo para el primer caso la pendiente de correlación suele ser mayor.

El índice de disponibilidad efectiva de P (IDEP) combina el tamaño del sistema radical con la disponibilidad de P en el suelo. La ventaja del uso de este índice es que permite comparar el contenido de P en plantas que no sólo difieren en el tamaño de raíces sino que también crecieron con diferente dis-

ponibilidad de P en el suelo.

En la Figura 3 se puede observar que existe una única relación lineal entre el contenido de P en las plantas y el IDEP para ambos genotipos y cosechas a niveles bajos y medios de disponibilidad de P. Esta correlación única sugiere fuertemente que los principales factores que determinan el QP son la disponibilidad de P en el suelo y el tamaño de las raíces, siendo la TAEP menos importante en determinar las diferencias encontradas entre los dos genotipos de trigo estudiados. Además, esta correlación permite una comparación más holística de la eficiencia de absorción de P entre genotipos, ya que integra la descripción del contenido de P de un dado genotipo para el rango entero de niveles subóptimos de P.

Por último, esta correlación podría ser una herramienta útil para predecir matemáticamente la absorción de P de trigo en niveles bajos e intermedios de fertilidad fosforada, al menos durante los estadios tempranos del crecimiento del cultivo. Para ello sería necesario contar con la estimación de la disponibilidad de P en el suelo (obtenida por un análisis del suelo) y con una estimación de la biomasa seca de raíces.



**Figura 4:** Relación entre el índice de nutrición fosforada (INP) y la represión de la absorción de P. Los símbolos son las medias de cuatro repeticiones y las barras representan los errores estándar.



**Tabla 3:** Efecto de la dosis de fósforo ( $\text{mg P kg}^{-1}$  suelo) sobre las eficiencias de uso de P CUP y IUP a los 27 y 34 días después de la germinación y UPC en el período entre cosechas. Los valores son promedios de cuatro repeticiones. Dentro de cada columna las medias seguidas de letras diferentes difieren estadísticamente entre sí ( $\alpha=0,05$ ). Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre genotipos ( $\alpha=0,05$ ).

Cosecha	Dosis de P	Cociente de utilización de P (CUP)				Índice de eficiencia de uso de P (IUP)				Eficiencia de uso de P para el crecimiento (UPC)						
		gMS g <sup>-1</sup> P		g <sup>2</sup> MS g <sup>-1</sup> P		g <sup>2</sup> MS g <sup>-1</sup> P		g <sup>2</sup> MS d <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> P								
		Ombú	Federal	Ombú	Federal	Ombú	Federal	Ombú	Federal							
Día 27	0	739	a	770	a	737	a	*	602	a	24	a	34	a		
	10	531	b	*	603	b	743	a		760	b	112	e	*	94	d
	20	407	c		426	c	714	a		647	b	135	ef		101	e
	40	358	d		337	d	866	a	*	653	b	128	ef	*	84	d
	60	233	e		241	e	528	b		490	c	91	d		79	cd
	80	215	ef		207	ef	532	b		442	c	78	cd		67	bc
	100	199	f		203	f	487	b		439	c	73	bc		66	bc
	150	194	f	*	165	g	453	b	*	317	d	70	bc		63	bc
	200	166	g		156	g	442	b	*	308	d	65	bc		59	b
	250	146	h		153	g	368	c		318	d	56	b		58	b
Día 34	0	974	a	*	821	a	1167	c	*	886	e					
	10	764	b		737	a	2034	a	*	1650	a					
	20	595	c		566	b	2210	a	*	1672	a					
	40	460	d		439	c	2137	a	*	1541	ab					
	60	339	e		338	d	1550	b		1366	bc					
	80	274	f	*	311	d	1295	bc		1218	cd					
	100	232	g	*	272	e	1123	cd		1129	d					
	150	240	g		249	e	1149	c		1030	de					
	200	222	gh		216	f	1127	c	*	919	e					
	250	201	h		210	f	935	d		920	e					

Aun cuando son necesarios otros experimentos que abarquen un mayor número de genotipos y de tipo de suelos, el IDEP y su correlación con el QP parece ser de utilidad para describir la absorción de nutrientes en cereales.

#### Eficiencia de uso de P

La eficiencia de absorción y la eficiencia fisiológica de uso de P deben ser consideradas conjuntamente para decidir cuál conduce a que un genotipo presente una mayor productividad bajo suministro limitante de P. Los resultados mostrados en el presente trabajo no permiten concluir si alguno de los dos genotipos presenta una mayor eficiencia de uso de P que el otro. Sin embargo algunas diferencias en la eficiencia de uso de P fueron observadas entre los genotipos, dependiendo del estimador y de la dosis.

El primer índice propuesto para estimar la eficiencia de uso fue el cociente de utilización de P (CUP), el cual a pesar de ser el más frecuentemente utilizado ha sido también objeto de muchas críticas (Sidqi & Glass, 1981; Caradus, 1991b). Los resultados

mostrados en la Tabla 3, indican que el CUP disminuye con el aumento de la dosis de P y aumenta con la edad de las plantas. Estos resultados sugieren fuertemente que este índice no sólo refleja el uso metabólico de P sino que es también afectado por el grado de deficiencia de P que presentan las plantas y por el efecto de dilución debido al crecimiento.

Aun cuando se observaron algunas diferencias significativas, los genotipos parecen no ser muy diferentes en su CUP.

Teniendo en cuenta que el CUP es afectado por el efecto de dilución del crecimiento, para hacer comparaciones entre genotipos, es preferible analizar la cantidad de P necesario para producir la misma cantidad de biomasa seca en todos los genotipos comparados, en cada cosecha. Los resultados muestran que, en dosis de P que limitan el crecimiento, ambos genotipos requieren la misma cantidad de P por unidad de materia seca (Figura 5), confirmando la idea de que tienen similares CUP.

Además, dado que dos genotipos con la misma concentración de P tienen el mismo CUP, y que és-

te no informa sobre cómo es su producción de biomasa seca, y considerando que el CUP aumenta con el incremento de la deficiencia de P, este índice "premia" a las plantas más deficientes.

Por otro lado, la inversa de la concentración crítica de P (CCP) es un buen parámetro para estimar la eficiencia de uso de P. La ventaja de usar la CCP, es que queda definido claramente el estado nutricional de P en el que se realizan las comparaciones.

El CCP de la planta entera declina con la edad de las plantas y es similar entre genotipos (0,29% y 0,21% para BO y 0,25 y 0,24 para PF a los 27 y 34 días desde la germinación, respectivamente). La similitud de los CCP entre genotipos también refuerza la semejanza de sus CUP.

Ya que el CCP disminuye con el incremento de la biomasa durante el ciclo del cultivo (efecto de dilución), la comparación entre genotipos debería ser también realizada con biomasa similares.

El segundo estimador de la eficiencia de uso de P fue el índice de utilización de P (IUP) (Siddiqi & Glass, 1981). Cuando se analiza la evolución del IUP con el incremento en la disponibilidad de P, se puede observar que el aumento de la biomasa fue compensado con el incremento de la concentración de P en la planta (Tabla 3). Esta característica hace que el IUP sea menos dependiente de la disponibilidad de P y, por lo tanto, más adecuado para comparar genotipos. Desafortunadamente esta observación

no fue validada por los resultados de otros investigadores (Caradus, 1991a).

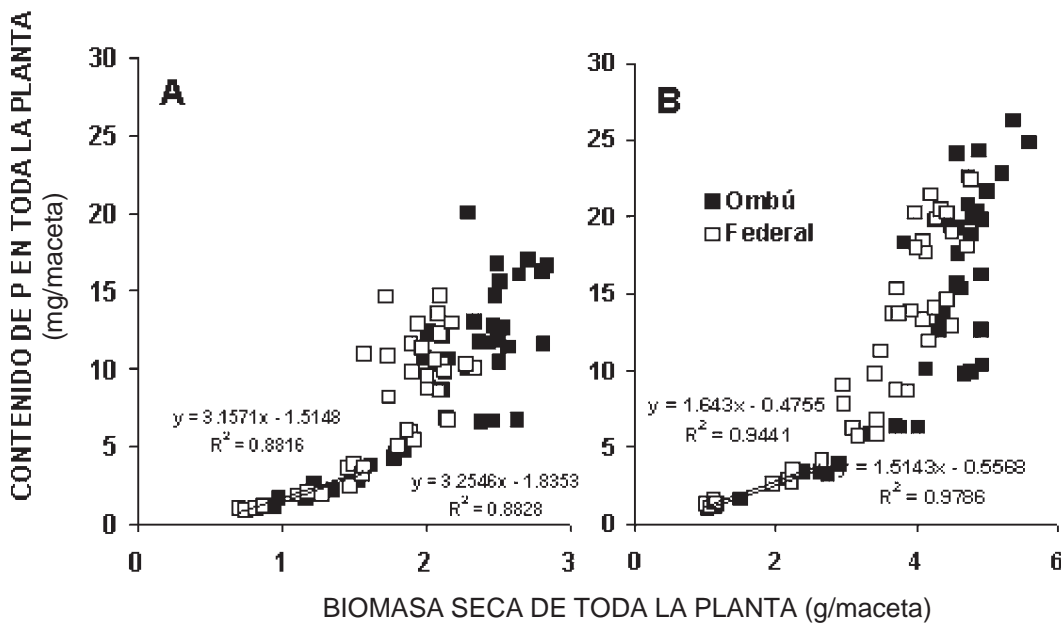
Debido a su alta producción de materia seca el genotipo BO mostró un mayor IUP que PF (Tabla 3).

Es interesante considerar si el IUP es realmente un índice de eficiencia de uso puro, teniendo en cuenta que la materia seca producida por las plantas, cuando la dosis de P es limitante para el crecimiento, se correlaciona con el contenido de P en la planta entera (QP). Desde ese punto de vista el mayor IUP de BO puede simplemente ser el resultado de su mayor eficiencia de absorción de P.

El mismo razonamiento utilizado para discutir el IUP puede ser aplicado al índice de utilización de P para el crecimiento (UPC). Sin embargo, este último presenta la ventaja de discriminar las plantas severamente deficientes del resto. El genotipo BO parece mostrar un UPC levemente mayor al de PF debido a su alta tasa de crecimiento absoluto (Tabla 3).

#### Eficiencia de absorción y uso de P en dosis no limitantes para el crecimiento

En las dosis mayores a 40 mg P kg<sup>-1</sup> de suelo, los procesos involucrados en la producción de la biomasa seca no están limitados por la absorción de P (Figura 5a y b). Bajo estas condiciones la partición de biomasa entre vástagos y raíces fue similar entre las dosis de este rango de fertilización.



**Figura 5:** Relación entre el contenido de P en la planta entera (QP) y la materia seca a los 27 (A) y 34 (B) días desde la germinación.

Como en el caso de plantas cultivadas en dosis de P limitantes para el crecimiento, la absorción de P en suelos con alto nivel de disponibilidad de P también dependió de la materia seca de raíces y del P disponible, aunque el coeficiente de correlación entre el QP y el IDEP fue menor en estas dosis comparado con el obtenido en dosis limitantes para el crecimiento (Figura 3).

De acuerdo con las ideas de Lee (1982), las diferencias entre los valores de QP medidos y la recta de correlación determinada en bajas y medianas dosis de P, pueden ser atribuidas a la represión del sistema de absorción de P en las raíces.

Por otro lado, en experimentos con raíz dividida se ha mostrado tanto en papa (Cogliatti & Clarkson, 1983) como en cebada (Drew & Saker, 1984) que la tasa de absorción se correlaciona mejor con la concentración de P en los vástagos que con la concentración de P en la propia raíz, sugiriendo la participación de los vástagos en la regulación de la absorción de P en las raíces.

En concordancia con los resultados obtenidos por estos autores, la represión de la absorción de P fue mayor cuando la concentración de P en los vástagos superó la concentración crítica para la producción de biomasa aérea (Figura 4).

En trigo, este mecanismo de regulación (represión de la absorción) de P, en plantas que crecen en alta disponibilidad de P, involucra un incremento del eflujo de P (Cogliatti & Santa María, 1990).

Es interesante destacar que la eficiencia de uso de P en dosis que no limitan el crecimiento, es inversamente proporcional a la eficiencia de absorción de P. En otras palabras, en estas condiciones, la eficiencia de uso de P es un estimador de la capacidad de las plantas para reprimir la absorción de P. Como PF reprime más la absorción de P que BO (Figura 4), se encontraron algunas diferencias significativas en el CUP a favor de este genotipo en la segunda cosecha en las dosis mayores (Tabla 3). Por otro lado, BO mostró que, a una misma dosis, una IUP significativamente mayor que la de PF (Tabla 3). Este resultado parece asociarse con el mayor potencial de crecimiento mostrado por BO en comparación con PF (Tabla 1).

Gerloff & Gabelman (1983) proponen que un germoplasma con mayor rendimiento bajo deficiencia puede ser catalogado como eficiente únicamente si presenta un rendimiento similar al del material control cuando recibe adecuados suministros del nutriente. Esto no parece ser cierto en este caso para BO, ya que muestra un mayor potencial de crecimiento que PF (Tabla 1).

El hecho que BO siempre presenta un UPC levemente mayor que el de PF, aunque no es significativo estadísticamente, sugiere que la principal diferencia entre los genotipos ocurrió durante estadios de crecimiento más tempranos que el aquí informado.

## CONCLUSIONES

1- El análisis comparativo de las eficiencias de absorción y uso de P entre genotipos debe considerar los resultados teniendo en cuenta si la disponibilidad de P en el suelo limita o no el crecimiento.

2- Para extraer conclusiones sólidas con respecto a la eficiencia nutricional de diferentes genotipos es necesario que las eficiencias de absorción y uso de P sean consideradas en forma conjunta.

3- Los dos genotipos de trigo analizados en este trabajo presentan diferencias en las eficiencias de uso y absorción de P asociadas principalmente con diferencias en la biomasa de las plantas y de sus raíces.

3- El contenido de P de las plantas a disponibilidades bajas o medias de P puede ser estimado por medio del uso de un índice de disponibilidad efectiva de P (producto entre la biomasa seca de raíces y el P extractable del suelo).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Daniel Rodríguez y al Dr. Guillermo Santa María por la lectura crítica del manuscrito y por las adecuadas sugerencias realizadas para mejorarlo. Se agradece al CONICET el financiamiento de este trabajo a través de los cargos de D. Cogliatti y J. Cardozo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ahmad, Z.; M.A. Gill and R.H. Qureshi, 2001. Genotypic variation of phosphorus utilization efficiency of crops. *J. Plant Nutr.* 24(8): 1149-1171.
- Barber, S.A., 1984. Nutrient uptake by roots growing in soil. In *Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach* 1<sup>st</sup>. Ed. John Wiley & Son, Inc.: New York. pp 90-112.
- Batten, G.D.; M. Khan and B.R. Cullis, 1984. Yield responses by modern wheat genotypes to phosphate fertilizer and their implications for breeding. *Euphytica* 33: 81-89.
- Barrow, N.J., 1978. Problems of efficient fertilizer use. In *Plant Nutrition 1978*, N.Z. DSIR Information series n°134, Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Colloquium on Plant Analysis and Fertilizer Problems, Auckland, New Zealand, Aug 28-Sept 1, 1978; Ferguson, A.R., Bielecki, R.L., Ferguson, I.B., Eds.; Government Printer: Wellington. pp 37-52.

- Bray, R.H. and L. Kurtz, 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39-45.
- Caradus, J.R., 1991 a. Mechanism improving nutrient use by crop and herbage legumes. In *Crops as Enhancers of Nutrients Use*. Baligar, V.C.; Duncan R.R. Eds. Academic Press. San Diego CA. pp. 352-373.
- Caradus, J.R., 1991 b. The inadequacy of using tissue phosphorus concentration as an indicator of efficiency of phosphorus use. In *Soil and Plant Testing for nutrient deficiencies and toxicities*, Occasional Report N° 5; White, R. E., Currie, L.D., Eds.; Fertilizer and Lime Research Centre, Massey University, Palmerston North.. pp 33-41.
- Causton, D.R., 1991. The variability of relative growth rate within a sample. *Ann. Bot.* 67: 137-144.
- Cogliatti, D.H. and D.T. Clarkson., 1983 Physiological changes in the phosphate uptake by potato plants during development of, and recovery from phosphate deficiency. *Physiol Plant* 58: 287-294.
- Cogliatti, D.H. and G.E. Santa María, 1990. Influx and efflux of phosphorus in roots of wheat plants in non-growth-limiting concentration of phosphorus. *J. Exp. Bot* 41: 601-607.
- Drew, M.C. and L.R. Saker, 1984. Uptake and long distance transport of phosphate, potassium, and chloride in relation to internal ion concentration in barley: evidence of non-allosteric regulation. *Planta* 160: 500-507.
- Elliott, D.E.; D.J. Reuter; G.D. Reddy and R.J. Abbott, 1997. Phosphorus nutrition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) 4. Calibration of plant phosphorus test criteria from rain-fed field experiments. *Aust. J. Agric. Res.* 48:899-912.
- Gerloff, G.C. and W.H. Gabelman, 1983. Genetic bases of inorganic plant nutrition. In *Encyclopedia of Plant Physiology*; Lauchi, A.; Bielesky, E., Eds. Springer-Verlag: New York. pp. 453-480.
- Graham, R.D., 1984. Breeding for nutritional characteristics in cereals. In *Advances in Plant Nutrition* Tinker, P. B. and Läuchli, A., Eds. 1: 57-102.
- INTA. Cartas de Suelos, 1:50000, 1992. Publicaciones del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de Argentina.
- Jackson, M.L., 1964. Determinaciones del fósforo para suelos. En *Análisis químico de los suelos*. Ed. Omega SA, Barcelona. pp. 190-252.
- Jessop, R.S.; G.P. Jones and G.J. Blair, 1983. Performance of 22 wheat varieties under low and high phosphorus conditions and implications for the selection of P-efficient varieties. In *3<sup>rd</sup> International Congress on Phosphorus compounds proceedings*, Brussels Belgium, Oct 4-6, 1983; Institut Mondial du Phosphate: Morocco. pp. 445-454.
- 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.
- Justes, E.; B. Mary; J.M. Meynard; J.M. Machet and L. Thellier-Huche, 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Ann. Bot.* 74: 397-407.
- Lee, R.B., 1982. Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plants following nutrient deficiency. *Ann. Bot.* 50: 429-449
- Lipsett, J., 1963. The phosphorus content and yield of grains of different wheat varieties in relation to phosphorus deficiency. *Aust. J. Agric. Res.* 15: 1-8.
- Manske, G.G.B.; J.I. Ortiz Monasterio; M. Van Ginkel; R.M. Gonzalez; S. Rajaram; E. Molina and P.L.G. Vlek, 2000. Traits associated with improved P-uptake efficiency in CIMMYT's semidwarf spring bread wheat grown on an acid Andisol in Mexico. *Plant and Soil* 221 (2): 189-204.
- Sattelmacher, B.; W.J. Horst and H.C. Becker, 1994. Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants. *Z. Pflanzenernähr Bodenk* 157: 215-224.
- Siddiqi, M.Y. and A.D.M. Glass, 1981. Utilization index: a modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. *J. Plant Nutr.* 4: 289-302.
- Soil Taxonomy, 1975. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Soil Survey Staff. Soil Conservation Service. U.S. Dep. of Agric.