

Una escala alternativa para cuantificar la intensidad de la deficiencia de P en trigo

Manfreda, V.T. y D.H. Cogliatti

RESUMEN

Se estudiaron 16 variables relacionadas con el crecimiento según su respuesta a la concentración interna de fósforo (P) en plantas de trigo, con el propósito de establecer las bases para una calificación objetiva del grado de deficiencia de P. Se realizaron dos experimentos con plantas cultivadas en macetas con suelo, uno al aire libre y otro en invernáculo. En un experimento se usaron dos genotipos de trigo y se realizaron dos cosechas a los 27 y 32 días de la germinación (DDG), mientras que en el otro se utilizó una sola variedad y se realizaron 18 cosechas entre los 14 y los 30 DDG. Para cada variable se estimó el nivel crítico de P (NC) mediante ajuste a una función. Las variables se ordenaron según: 1) el NC relativo al estimado para la biomasa de planta entera (NCrel), y 2) la biomasa seca producida a ese NC, como porcentaje de la obtenida en niveles de P no limitantes para el crecimiento (BSp%). Ambos criterios condujeron a un ordenamiento similar de las variables según su sensibilidad a la deficiencia de P; sobre la base de ellos se propone una escala de intensidad de deficiencia de P.

Palabras clave: deficiencia de P, estado nutricional, trigo.

Manfreda, V.T. and D.H. Cogliatti, 2006. An alternative scale to evaluate intensity of P deficiency in wheat. *Agriscientia* XXIII (2): 67-75

SUMMARY

The response of sixteen growth variables to internal P concentration were examined in wheat plants with the aim to establish the basis for an objective qualification of P-deficiency intensity. Two experiments were carried out with wheat plants grown in pots under outdoor and greenhouse conditions. In a first experiment, two wheat genotypes were used and the variables were determined at two harvest times (27 and 32 days after germination, DDG). In a second, only one genotype was used and 18 harvests were performed between 14 and 30 DDG. Critical P levels (NC) were estimated by mathematical fitting of each variable to the whole plant P-concentration. Variables were ordered by 1) standardized NC, calculated as the variable NC divided by NC for whole plant biomass (NCrel), and 2) dry biomass obtained at each NC as the percentage of the dry biomass achieved at

Fecha de recepción: 21/04/06; fecha de aceptación: 27/11/06

non limiting P doses (BSp%). Both criteria arrived at similar variable ranks in terms of sensibility to P-stress, supporting a proposed P-stress intensity scale.

Key words: P-deficiency, nutritional status, wheat.

V.T. Manfreda y D. H. Cogliatti. Facultad de Agronomía de Azul, UNCP-BA, República de Italia 780, 7300 Azul, Buenos Aires, Argentina. vmanfred@faa.unicen.edu.ar

Abreviaturas: P, fósforo; TC, tasa de crecimiento; TCR, tasa relativa de crecimiento; TAN, tasa de asimilación neta; I. Haun, índice de Haun; BS, biomasa seca; FBS, fracción de biomasa seca; CAF, cociente de área foliar, AF área foliar; v, vástago; p, planta, vp vástago principal, m macollo, r, raíz; DDG, días desde la germinación.

INTRODUCCION

Existen numerosos parámetros factibles de ser medidos en plantas enteras que se modifican con el estrés nutricional (Greenwood, 1976). Según este autor, cada parámetro de crecimiento tiene su propia relación funcional con la deficiencia, por tanto se puede decir que la definición del estado nutricional de una planta depende del parámetro estudiado.

Estudios más recientes se orientaron hacia mejorar los métodos de diagnóstico, buscando estimadores confiables, sensibles y específicos para cada tipo de deficiencia (Bouma, 1983). Un resultado colateral fue que la respuesta conjunta de diferentes parámetros frente a un estrés ha sido escasamente estudiada (Elliot *et al.*, 1997a), a pesar de que este conocimiento resultaría de utilidad en la formulación de modelos de crecimiento de plantas, en la comparación de los mecanismos presentados por las plantas frente a las deficiencias minerales y en la comparación de resultados obtenidos en distintos experimentos con pocos niveles de suministro del nutriente en estudio. En este último caso, una de las justificaciones más comunes esgrimidas para explicar discrepancias obtenidas entre distintos experimentos se fundamenta en diferencias en el grado de estrés sufrido por las plantas.

Como indicadores del nivel de estrés se utiliza la disminución de biomasa con respecto a plantas no estresadas y/o la presencia-ausencia de síntomas

de deficiencia. La presencia o no de tales síntomas es de dudoso valor ya que no son inequívocos (Elliot *et al.*, 1997a) y aun pueden ser pasajeros (Glimskar & Ericsson, 1999). En cuanto a la reducción porcentual de la biomasa, parece una alternativa viable, aunque puede objetarse su alta dependencia del resto de variables ambientales (Greenwood, 1976) y quedaría por comprobar cuán comparable es entre diferentes estados de desarrollo, especies, etc.

Otra posibilidad para definir el estado nutricional podría basarse en la proporción entre la concentración del nutriente en la planta y el nivel crítico (NC), definido como la concentración necesaria para producir un crecimiento del 90% del máximo (Le Bot *et al.*, 1998). Sin embargo, para que su aplicación sea factible, es necesario conocer el nivel crítico de ese nutriente en el genotipo y estado ontogénico de las plantas bajo estudio, dato que no siempre está disponible.

Alternativamente, de comprobarse la existencia de un patrón de respuesta de un conjunto de variables a la concentración interna de un nutriente, este patrón podría ser de utilidad en la caracterización del grado de estrés sufrido. Como consecuencia se podría prescindir del conocimiento del valor del NC para el caso particular (nutriente, genotipo y edad) y de la presencia o no de síntomas de deficiencia. Existen evidencias alentadoras para suponer que en el caso de la deficiencia de P tal patrón existe (Elliot *et al.*, 1997a; Hammond *et al.*, 2004). La multiplicidad de respuestas de diferentes parámetros en las plantas puede ser la clave, tanto para caracterizar el estado nutricional a nivel de organización planta o cultivo, como para el modelado de la secuencia en el tiempo de las variables afectadas por la deficiencia.

El objetivo de este trabajo fue contribuir a la for-

malización de una escala de intensidad del estrés nutricional de P para plantas de trigo en etapas tempranas del ciclo, mediante el uso de algunas variables de medición sencilla que se estiman frecuentemente en los experimentos.

MATERIALES Y METODOS

Se realizaron dos ensayos con plantas de trigo (*Triticum aestivum*) cultivadas en macetas con suelo del horizonte A_p perteneciente a un Argiudol típico (Soil Taxonomy, 1975), serie Mar del Plata (INTA Cartas de Suelos, 1992) con baja disponibilidad de P (3,8 mg P kg⁻¹ de P extractable por Bray & Kurtz, 1945). La composición granulométrica de la fracción de suelo empleada fue la siguiente: 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 y un pH (H₂O) de 5,9. Todos los tratamientos recibieron 200 mg N kg⁻¹ de suelo, agregado como una mezcla de urea y KNO₃ (1:1). En cada maceta se sembraron 10 cariopses germinados, una semana después se eliminó la mitad dejando 5 plántulas normales y de tamaño uniforme. En ambos experimentos las macetas se regaron diariamente hasta capacidad de campo con agua desmineralizada.

Experimento 1: Se utilizó un diseño factorial consistente en dos variedades de trigo, Buck Ombú (B.O.) y Pro INTA Federal (P.F.), combinado con 10 dosis de fertilización fosforada (0; 10; 20; 40; 60; 80; 100; 150; 200 y 250 mg P kg⁻¹ de suelo). Estas dosis fueron obtenidas mezclando homogéneamente la cantidad adecuada de KH₂PO₄ con el suelo una semana antes de la siembra. La experiencia fue conducida en un invernáculo con una temperatura media de 22 ± 10 °C (agosto y septiembre de 1996). A los 27 y 34 días de la germinación (DDG) se cosecharon las plantas de 4 macetas por cada dosis de P y variedad. Se determinó el Índice de Haun (número de hojas en el vástago principal) de cada planta y con un medidor laser de área foliar (CID, Inc modelo CI-203) se midió la superficie de las láminas foliares (AF) del vástago principal y de los macollos. El material vegetal, separado en raíces y vástagos, fue pesado luego de secarlo a 60 °C por 72 h; luego se lo digirió con mezcla de ácidos nítrico-perclórico (3:2 V/V). La concentración de P en los digestos se determinó colorimétricamente por el método del amarillo-vanado-molibdico (Jackson, 1964).

Experimento 2: Se cultivaron plantas de trigo (cv Buck Ombú) con siete dosis de P (0; 5; 10; 20; 30; 50 y 200 mg P. Kg⁻¹ de suelo). La fertilización fue realizada como en el experimento 1. El cultivo se realizó al aire libre durante los meses de noviembre

y diciembre de 1999, durante los que se registró una temperatura promedio de 17 ± 4 °C. Se muestrearon 18 macetas de cada dosis de P entre los 11 y los 32 días desde la germinación, de a una maceta por vez. El material vegetal fue separado en distintas fracciones (raíces, vainas y láminas de hojas del vástago principal y de los macollos) y procesado como en el experimento 1 para obtener la biomasa seca, el área foliar y la concentración de P.

Estimación de variables y niveles críticos: Con las variables medidas en forma directa en cada cosecha, por ejemplo el área foliar (AF) y la biomasa seca (BS) de cada órgano, se estimaron otras como la fracción de biomasa seca de raíces (FBS raíz) y la proporción entre el área foliar y la biomasa seca de los vástagos (CAF). Además, se calculó la tasa de crecimiento absoluta (TC) y la relativa (TCR) de las plantas enteras, vástagos y raíces, como así también la tasa de asimilación neta (TAN). En el experimento 1 el cálculo de las tasas se realizó con las funciones y metodología descripta por Causton (1991), mientras que en el experimento 2 se realizó por medio del ajuste de las variables medidas en cada nivel de fertilización a funciones dependientes del tiempo.

Para la estimación del nivel crítico de P (NC) se ajustaron los valores de cada una de las variables estudiadas (Var) a la concentración de P de la planta ([P]) según un modelo de regresión no lineal. La función empleada (Bollons & Barraclough, 1997) fue de la forma:

$$Var = a \cdot (1 - b \cdot e^{-c \cdot [P]})$$

Donde **Var** representa los valores de cada variable calculada o medida; **[P]** es la concentración de P en planta; **a** es el valor asintótico (máximo o mínimo) al que tiende la variable con el aumento de [P]; **c** es un coeficiente de curvatura y **b** es una constante.

El nivel crítico para cada variable fue calculado como la concentración de P en la planta en la que se alcanza el 90% del valor máximo (cuando la variable tiende asintóticamente a un máximo) o al 110% del valor mínimo (cuando la variable tiende asintóticamente a un mínimo).

Con el fin de definir diferentes grados de deficiencia de P, las distintas variables relacionadas con el crecimiento de las plantas se ordenaron en función de: 1) sus niveles críticos relativos y 2) la biomasa seca porcentual producida por las plantas.

El nivel crítico relativo de cada variable se definió como la proporción entre su NC y el correspondiente a la biomasa seca de la planta entera. Por otro lado, la biomasa seca porcentual

Tabla 1. Niveles críticos de P de 16 variables (NC, expresado como %) estimados en plantas de trigo a dos tiempos desde la siembra. En el experimento 1 se utilizaron dos genotipos de trigo: Buck Ombú (B.O.) y ProINTA Federal (P.F.). Entre paréntesis se consigna la varianza de la variable explicada por la función de ajuste (ver Materiales y Métodos). Para el nombre de las variables ver sección abreviaturas.

	Experimento 1				Experimento 2	
	DDS 27		DDS 34		DDS 20	DDS 27
	B.O.	P.F.	B.O.	P.F.	B.O.	B.O.
TCR v	0,16 (88)	0,16 (81)	0,11 (88)	0,14 (81)	0,27 (98)	0,22 (97)
TAN	0,17 (95)	0,15 (71)	0,13 (94)	0,13 (71)	0,22 (94)	0,21 (90)
TCR p	0,18 (97)	0,18 (79)	0,13 (97)	0,14 (80)	0,29 (99)	0,23 (97)
I.Ham	0,21 (98)	0,20 (99)	0,13 (96)	0,15 (98)	0,27 (98)	0,21 (92)
TCR r	0,27 (88)	0,12 (43)	0,16 (86)	0,12 (71)	0,33 (96)	0,24 (94)
BS r	0,25 (71)	0,23 (88)	0,23 (91)	0,22 (90)	0,22 (82)	0,23 (88)
CAF	0,22 (91)	0,19 (86)	0,10 (53)	0,12 (91)	0,27 (94)	0,21 (75)
FBS r	0,30 (86)	0,26 (86)	0,13 (73)	0,14 (84)	0,41 (99)	0,25 (95)
AF vp	0,31 (97)	0,24 (99)	0,14 (83)	0,20 (97)	0,36 (98)	0,23 (92)
AF p	0,38 (97)	0,30 (99)	0,19 (98)	0,23 (97)	0,48 (98)	0,39 (95)
TC v	0,27 (96)	0,35 (96)	0,19 (97)	0,24 (93)	0,50 (99)	0,41 (97)
TC p	0,29 (99)	0,37 (94)	0,20 (99)	0,25 (91)	0,48 (99)	0,41 (97)
BS p	0,33 (91)	0,30 (96)	0,21 (99)	0,25 (97)	0,42 (97)	0,38 (96)
BS v	0,35 (93)	0,32 (97)	0,21 (99)	0,26 (97)	0,48 (99)	0,39 (96)
AF m	0,46 (96)	0,41 (97)	0,24 (98)	0,26 (97)	0,63 (97)	0,44 (97)
TC r	0,42 (84)	0,69 (81)	0,32 (83)	0,81 (81)	0,30 (90)	0,39 (88)

muestra para cada variable la biomasa producida por las plantas en su NC expresada como porcentaje de la biomasa de las plantas que no sufrieron deficiencia de P (cultivadas con las dosis mayores de fertilización).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En general todas las variables presentaron un buen ajuste a la concentración interna de P según la función escogida (ver varianza explicada, valores entre paréntesis, en Tabla 1). Todas las variables aumentaron conjuntamente con la [P] hasta alcanzar un máximo, a excepción de la fracción de biomasa seca de raíces (FBSraíz) que disminuyó hasta un mínimo.

En el experimento 1 los niveles críticos de P oscilaron en un amplio rango de valores, dependiendo del valor de la variable estudiada, del genotipo y de la edad de las plantas (Tabla 1). En ambos genotipos las concentraciones críticas de P de todas las variables fueron menores en la segunda cosecha que en la primera, a excepción de los NC estimados para la BS raíz (Tabla 1). La disminución del NC de la biomasa seca de la porción aérea ha sido frecuentemente observada, siendo atribuida al

llamado efecto de dilución por crecimiento (Le Bot *et al.*, 1998).

Entre los NC con valores más elevados se encontraron los correspondientes a la biomasa seca de la planta entera (BSp). Su comparación entre genotipos mostró que en la primera cosecha el NC de la BSp de BO superó al de PF, mientras que para la segunda el orden entre genotipos se invirtió, debido a que la disminución antes mencionada del NC fue más pronunciada para BO que para PF (Tabla 1). El NC de la biomasa seca de los vástagos (BSv) y el de la superficie de láminas foliares de toda la planta (AFp) mostraron valores y tendencias similares a las de la biomasa de planta entera. Resulta interesante comparar el NC del área foliar de los macollos (AFm) y del vástago principal (AFvp), ya que presentaron diferencias importantes. Los NC obtenidos para el AFm fueron superiores a los de la BSp, especialmente en la fecha más temprana, mientras que los NC correspondientes al AFvp fueron ligeramente más bajos. Esto parece indicar que el área foliar de los macollos es más sensible a la deficiencia de P que la biomasa seca de planta, hecho que no se observa para el área foliar del vástago principal.

A los 27 días de la germinación los NC de la

biomasa seca de la raíz (BSr) fueron notoriamente más bajos que los estimados para la planta entera y vástagos (BSp y BSv respectivamente), mientras que a los 34 DDG estas diferencias fueron mucho menos marcadas, especialmente en la variedad BO. Este resultado indica que, al menos en plantas de las edades estudiadas, la biomasa de las raíces es menos afectada por la deficiencia de P que la biomasa de los vástagos.

En ambos genotipos, los NC para las tasas relativas de crecimiento de la biomasa seca de vástagos (TCRv) y de planta entera (TCRp) son mayores que los correspondientes a la tasa de asimilación neta (TAN) y al número de hojas emergidas (I. Haun), pero las cuatro variables presentaron los NC más pequeños del conjunto. Estos resultados permiten suponer que solamente cuando la deficiencia es severa el valor de estas variables se diferencia del de plantas bien nutridas.

Es de destacar que las variables en cuya estimación está implicado el tiempo presentaron frecuentemente bajas varianzas explicadas en la función de ajuste con la concentración de P interna (Tabla 1) y una alta variabilidad interna (datos no mostrados) que puede atribuirse, en parte, al método de estimación (sólo dos cosechas y con un

número de repeticiones posiblemente menor al necesario). Para mejorar la estimación de las tasas de crecimiento se realizó el experimento 2 con un mayor número de cosechas distribuidas en el tiempo.

En el experimento 2 también se encontró una fuerte relación entre las variables y la [P] (alta varianza de las variables explicada por la [P]), en especial en las plantas de 20 días (Tabla 1). Las varianzas de las tasas de crecimiento absolutas y relativas explicadas por la [P] fueron en este experimento tan altas como las de las variables estimadas en forma directa, debido probablemente a que el diseño de este experimento es más adecuado para evaluar las tasas de crecimiento. Para la mayor parte de variables se verifica una disminución de los valores de los NC con el tiempo. Al igual que en el experimento anterior, los NC para la BSp se encontraron entre los más altos, aunque fueron superados por los del AFm, mientras que los del AFvp fueron inferiores, y las tasas de crecimiento relativas, el TAN y el I. Haun mostraron bajos valores de NC.

Por lo expuesto, es evidente que los dos experimentos muestran que el ordenamiento de las variables, al menos según sus NC, resultan en un patrón coincidente. A fin de facilitar la visualización de este

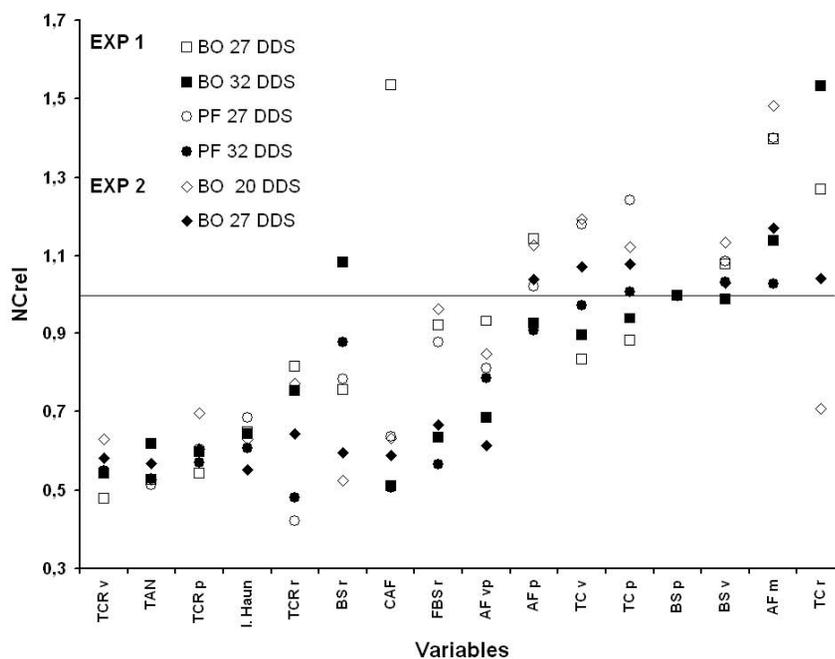


Figura 1. Variables ordenadas según su rango de Nivel Crítico relativo de P (NCrel). Como valor de referencia se utilizó el NC de la biomasa de planta entera correspondiente al genotipo y edad de la planta de cada caso. Para el nombre de las variables ver sección abreviaturas.

patrón reuniendo datos de distintos experimentos, genotipos y edad de las plantas, se expresó el NC de cada variable como su proporción con respecto al NC para la BSp, denominándolos niveles críticos relativos (NCrel). De esta manera un NCrel superior a 1 indica que esa variable es más sensible a la deficiencia de P que la biomasa seca de las plantas, y lo opuesto ocurre con variables que presentan un NCrel menor que 1. En la Figura 1 las variables se han ordenado de acuerdo a su NCrel.

Los resultados muestran que cuando la concentración interna de P es inferior al 50% de la correspondiente al NC de la BSp, prácticamente todas las variables analizadas presentan una reducción con respecto a su valor máximo, incluidos el TAN, TCR para planta entera y el I Haun. Esta condición puede definirse como de deficiencia aguda.

En el otro extremo de valores de NCrel, el correspondiente a la BSp es igual o ligeramente superior a 1, mostrando esta variable similar o más alta sensibilidad a la deficiencia de P que la BSp.

El área foliar de macollos también es una variable de alta sensibilidad a la deficiencia (alto valor de NCrel), aunque presenta una amplia escala de variación relacionada con una pérdida de sensibilidad con la edad de las plantas. Cuando del conjunto de variables analizadas sólo esta variable y/o la BSp son afectadas por el suministro de P, se puede definir a ese estado como de deficiencia leve de P.

Entre estos dos estados nutricionales extremos, la definición de estados intermedios de deficiencia presenta algunas dificultades, ya que el resto de variables utilizadas muestran una importante variación del NCrel, relacionada con la edad de las plantas. Por ejemplo: la reducción del AFvp podría producirse sin estar afectado el TAN, TCR e I. Haun, este estado puede calificarse como de deficiencia moderada de P. Sin embargo, esta combinación parece encontrarse sólo en plantas de pocos días, ya que luego el NCrel del AFvp se hace semejante al de las otras variables mencionadas y por tanto ese estado desaparece.

Debido a que en la mayoría de los ensayos de campo y en muchos de los ensayos en maceta no se cosechan las raíces sino solamente la fracción aérea de las plantas, se ha repetido el análisis de los niveles críticos relativos, pero expresándolos como la concentración crítica de P en los vástagos para la producción de biomasa seca aérea, en vez de en la planta entera. Este análisis muestra esencialmente los mismos resultados que los extraídos de la Figura 1. Las comparaciones de NCrel pueden hacerse indistintamente utilizando como base la

concentración crítica de P en el vástago para la BSp o la planta entera, porque se encontró una relación lineal estrecha entre la concentración de P de los vástagos y la de la planta entera, que no fue diferente ni entre genotipos ni entre cosechas:

$$[P]_{VASTAGO} = 1,065 \cdot [P]_{PLANTA} - 0,003 ; r^2 = 0,99, \text{ para el experimento 1 y}$$

$$[P]_{VASTAGO} = 1,155 \cdot [P]_{PLANTA} - 0,019 ; r^2 = 0,99, \text{ para el experimento 2.}$$

De esta manera la estimación del nivel crítico de P (considerando la biomasa seca y la concentración en los vástagos) ronda entre un 0,22 y 0,53% (B.O. a los 34 y a los 20 DDG respectivamente), rango compatible con los encontrados para trigo por Elliott *et al.* (1997b).

El otro criterio propuesto para el ordenamiento de las variables se basó en tomar como referencia no ya la concentración interna de P, sino la biomasa seca producida por las plantas en el NC, expresándola como porcentaje de la producida por las plantas no deficientes (BSp %). Este análisis mostró un orden de las variables similar, pero con una mayor variabilidad entre genotipos y tiempo, lo cual representa una desventaja al momento de aplicar los resultados. Por ejemplo, la TCRv, TCRp, TAN e I. Haun son las cuatro variables con menores valores de NCrel y de BSp% planta; en conjunto se encuentran entre los valores de 0,5 y 0,7 de NCrel y de 40 al 70% de BSp %, representando este último rango una mayor variabilidad relativa. Únicamente se reduce la variabilidad en los BSp% para aquellas variables con valores superiores a 90%, ya que por la propia definición de la BSp % tiene como máximo un 100%. En este rango se encuentran el AF macollos y la TCraíz (salvo un único valor), variables que ocupan una posición relativa similar también según el NCrel (Fig 1 y 2).

Análisis del efecto de la deficiencia de P sobre cada variable en particular

La reducción en el AF de las plantas ha sido invariablemente observada como un efecto de la deficiencia de P en numerosas especies. Son varios los procesos determinantes del área foliar que pueden ser modificados, ya sea en forma directa o indirecta, por el nivel nutricional en P. En trigo tanto el área foliar del vástago principal como la de los macollos son afectadas negativamente. En el primer caso la deficiencia de P conduce a un menor tamaño final de cada hoja individual (esto ocurre a pesar de un aumento en la duración de la expansión y como resultado de una menor tasa de expansión) y a un menor número de hojas emergidas (rela-

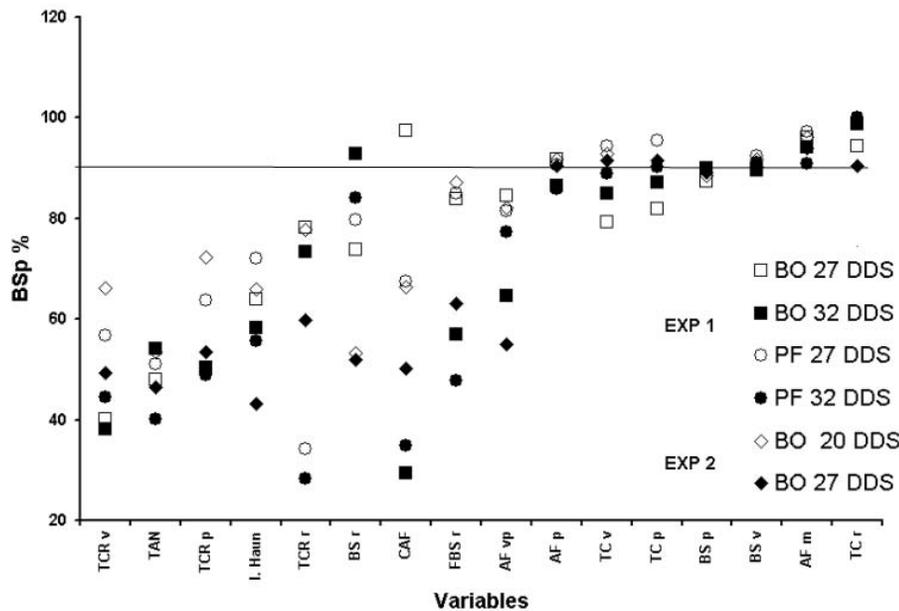


Figura 2. Variables ordenadas como en la Figura 1 pero consignando la biomasa alcanzada a su NC. La biomasa se expresó como porcentaje de la máxima registrada para el genotipo y edad de la planta correspondiente (BSp %). Para el nombre de las variables ver sección abreviaturas.

cionado con un mayor filocrono y una menor tasa de producción de primordios foliares) (Rodríguez, 1998; Rodríguez *et al.*, 1998). La observación conjunta de un retardo en la emergencia de hojas en el vástago con un menor número de macollos emergidos, ha sido interpretada como un efecto indirecto del primero sobre el segundo (Elliot *et al.*, 1997a; Rodríguez, 1998). Por otro lado existe un efecto directo de la concentración de P sobre la tasa máxima de producción de macollos y sobre la duración del macollaje (Rodríguez, 1998), que lleva a que el área foliar aportada por los macollos resulte especialmente afectada por la deficiencia de P. Este efecto por su magnitud es asumido como el causal de la disminución del rendimiento de los trigos deficientes en P, independientemente de a qué nivel de nutrición comienza a operar. En este trabajo se observa que la sensibilidad del crecimiento del AF de los macollos es superior a la del vástago principal, en concordancia con los resultados obtenidos por Bollons y Barraclough (1997) que muestran que el NC (de la fracción de P lábil en vástagos) de la biomasa seca de los macollos fue menor al de la porción aérea entera. Los resultados ya comentados por estos autores (obtenidos con la biomasa seca de las hojas) no son extrapolables directamente al AF, ya que el AF específica puede ser más alta en plantas deficientes en P. Sin embargo, sugieren que

el vástago principal conserva más su crecimiento que los vástagos laterales, y que el efecto directo del P sobre el área foliar aportada por los macollos es más importante en deficiencias leves que el producido por retardos en la tasa de aparición de hojas en el vástago principal. Estos resultados son coherentes con el patrón de NC aquí reportado y apoyan indirectamente los bajos valores para el NCrel del I. Haun.

Un concepto clásico en la nutrición de plantas es la existencia de un mecanismo de asignación de recursos que, bajo la deficiencia de P y/o de N, favorece el crecimiento relativo de las raíces respecto del de los vástagos, crecimiento que ayuda a la adecuación de las plantas a la deficiencia (Olivera *et al.*, 2004). El resultado de este mecanismo ha sido analizado evaluando la fracción de la biomasa seca de las raíces con respecto al total de la planta (FBSraíz), la longitud total de las raíces, u otras variantes entre diferentes suministros de P. Se ha evidenciado así una alta variabilidad plástica y/o genotípica en trigo (ver Manske & Vlek, 2002) de alto interés para la selección de genotipos.

Con el nivel de detalle aquí empleado, la relativa insensibilidad de las raíces a la deficiencia de P se observa en los inicios del ciclo de vida y luego se pierde. Esta afectación progresiva del crecimiento

de las raíces, con una simultánea agudización del efecto sobre el crecimiento del vástago, fue observada también por Eliot *et al.* (1997a). Cabe destacar que los resultados del experimento 1 parecen indicar la existencia de diferencias entre los dos genotipos de trigo, al menos en cuanto a la TCR raíz, aunque la comparación entre experimentos muestra un importante efecto no controlado o no atribuible a causas específicas. De estos resultados se puede desprender que existe una fuerte dinámica temporal, por lo que sería conveniente que la consistencia del patrón de NCrel aquí encontrado se ponga a prueba con estudios que abarquen un mayor período de crecimiento y mayor número de genotipos de trigo. Asimismo, dada la importancia que tiene la arquitectura de las raíces en la adquisición de P en trigo (Manske *et al.*, 2001; ver también sus referencias) sería interesante incluir parámetros que la describan para completar este estudio, ya que ésta podría modificarse aún cuando la longitud total del sistema radical no se modifica, tal como se encontró en Arabidopsis (Williamson *et al.*, 2001).

En cuanto a la disminución de la tasa fotosintética por efecto de deficiencias minerales, ha sido considerada como poco importante frente a cambios en la interceptación de la radiación como los producidos por la reducción en la fracción de biomasa de hojas (Poorter & Nagel, 2000). En este sentido, el NC de P encontrado para la velocidad máxima de la fotosíntesis (V_{max}) mostró ser menor que el estimado para la emergencia de hojas y macollos, variables éstas que determinan la expansión del área foliar en plantas de trigo (Rodríguez *et al.*, 1998). Por este efecto es de esperar que el TAN presente un NCrel bajo, tal como se lo encontró aquí.

El análisis parcial hasta aquí realizado, es consistente con el patrón obtenido del conjunto de variables utilizado, lo que permite hacer un primer acercamiento a la definición de categorías de intensidad de deficiencia de P.

Debido a que tanto para el NCrel como para el BSp % las variables se disponen en forma gradual y no agrupada, la definición de las categorías de estrés sólo se puede establecer con cierta subjetividad. Sin embargo, resulta claro que si en un caso las plantas presentan todas las variables, incluidos el TAN, I. Haun, TCR de planta y/o vástagos, con valores inferiores en un 10% del máximo, estas plantas pueden considerarse que presentan una deficiencia aguda de P. Surge de los resultados que la concentración interna de P de estas plantas puede ser hasta un 70% de la correspondiente al NC para la BSp, mientras que la biomasa seca no supera el 72% de la máxima cuando se trata de plantas jóvenes, ni el 60% para plantas de mayor

edad.

En el otro extremo, puede definirse como una deficiencia incipiente o leve la presentada por plantas con una reducción del área foliar de macollos pero sin reducción apreciable de la biomasa seca de la planta entera.

Entre estos dos estados de deficiencia se podrían definir otros mediante el área foliar del vástago principal y/o la FBSr. Si éstas están disminuídas con respecto a un control la deficiencia podría considerarse como avanzada, y, en el caso contrario, como moderada. Cabe destacar que la posibilidad de encontrar estos estados intermedios en las plantas parece disminuir con el tiempo, indicando que el patrón aquí encontrado no es aplicable a todo el ciclo de vida. Esto debe ser particularmente cierto cuando la aparición y/o crecimiento de los órganos reproductivos de la planta tiene lugar.

CONCLUSIONES

Los dos análisis de las variables muestran que éstas son modificadas por la disponibilidad de P en distinto grado. Ambos análisis arrojan un patrón coincidente de sensibilidad relativa de las variables, aunque el realizado con la concentración interna de P lo presenta con mayor claridad.

Se pudieron establecer objetivamente al menos tres grados de deficiencia: agudo, medio y leve. Sin embargo en las plantas de menor edad el estado de deficiencia media pudo desglosarse en dos, definiendo otro estado de naturaleza pasajera.

Estos estados son posibles de determinar contando solamente con datos de la fracción aérea, ya que el patrón obtenido según la concentración de P en la parte aérea es similar al obtenido con el de la planta entera.

La metodología usada para la elaboración de la escala de estrés resulta viable; la inclusión de otras variables relevantes resultaría promisorio, tanto para la obtención de una escala más completa de estados de deficiencia de P como para la comprensión integrada de los procesos que dependen del estado nutricional.

AGRADECIMIENTOS

A M. Sc. Laura Lázaro, Manuel Ressia y al Dr. Marcelo Gandini, integrantes del CIISAS, por la lectura crítica de este trabajo y por las sugerencias realizadas. A Jorge Cardozo por su inestimable asistencia técnica y a la SECyT de la UNCPBA por contribuir con el financiamiento de los proyectos del CIISAS. Se agradece al CONICET el financiamiento de este trabajo a través del cargo de D. Cogliatti.

BIBLIOGRAFIA

- Bollons, H.M. and P.B. Barraclough, 1997. Inorganic orthophosphate for diagnosing the phosphorus status of wheat plants. *Journal of Plant Nutrition*. 20: 641-655.
- Bouma, D., 1983. Diagnosis of mineral deficiencies using plant tests. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, New series. Ed. Lauchi A. and R.L. Bielecki. Springer-Verlag, Berlín and N. York. Vol 15:A, Cap I.4: 241-285.
- Bray, R.H. and I.T. Kurtz, 1945. Determination of total organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Sci*. 59:37-45.
- Causton, D.R., 1991. The variability of relative growth rate within a sample. *Ann. Bot*. 67: 137-144.
- Elliott, D.E.; D.J. Reuter; G.D. Reddy and R.J. Abbott, 1997a. Phosphorus nutrition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) 1. Effects of phosphorus supply on plant symptoms, yield, components of yield, and plant phosphorus uptake. *Aust. J. Agric. Res.* 48: 855-867.
- Elliott, D.E.; D.J. Reuter; G.D. Reddy and R.J. Abbott, 1997b. 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.
- Glimskar, A. and T. Ericsson, 1999. Relative nitrogen limitation at steady-state nutrition as a determinant of plasticity in five grassland plant species. *Annals of Botany* 84: 413-420.
- Greenwood, E.A.N., 1976. Nitrogen stress in plants. *Advances in Agronomy*, 28: 1-35.
- Hammond, J.P.; M.R. Broadley and P.J. White. 2004. Genetic responses to phosphorus deficiency. *Annals of Botany* 94: 323-332.
- INTA, 1992. *Cartas de Suelos*, 1:50000. 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. S.A. Barcelona. Pp: 190-252.
- Le Bot, J.; S. Adamowicz and P. Robin, 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* 74: 47-82.
- Manske, G.G.B.; J.I. Ortiz-Monasterio and P.L.G. Vlek, 2001. Techniques for measuring genetic diversity in roots. In: *Application of Physiology in wheat breeding*. Eds: Reynolds, M.P.; J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab. CIMMYT. Mexico. Chapter 18.
- Manske, G.G.B. and P.L.G. Vlek, 2002. Root architecture-Wheat as a model plant. In: *Plant roots. The Hidden Half*. 3th edition. Eds: Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi. N. York, Marcel Dekker Inc. Chapter 15.
- Olivera, M.; N. Tejera; C. Iribarne; A. Ocaña and C. Lluch, 2004. Growth, nitrogen fixation and ammonium assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris*): effect of phosphorus. *Physiologia Plantarum* 121: 498.
- Poorter, H. and O. Nagel, 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 595-607.
- Rodríguez, D., 1998. Understanding growth limitation in wheat and sunflower under low phosphorus conditions. Ph.D. Tesis Wageningen Agricultural University. Netherlands.
- Rodríguez, D.; W.G. Keltjens and J. Goudriaan, 1998. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil* 200: 227-240.
- 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.
- Williamson, L.C.; S.P.C.P. Ribrioux; A.H. Fitter and H.M.O. Leyser, 2001. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 126: 875-882.