

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISION DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
DOCTORADO EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
MARACAY

TESIS DOCTORAL

EVALUACIÓN DE RESPUESTAS FISIOLÓGICAS EN MAÍZ (*Zea mays* L.) Y BERENJENA (*Solanum melongena* L.) A APLICACIONES DE FOSFITO BAJO CONDICIONES DE DEFICIENCIA DE FÓSFORO

José Ángel López Flores

Tutora: Dra. Jocelyne Ascencio

Maracay, Noviembre 2013.

Tesis Doctoral presentada como requisito final para optar al Título de Doctor en Ciencias Agrícolas.

Comité Consejero

Dra. Jocelyne Ascencio
Tutora

Dra. Nellys Sanabria
Asesor



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
DOCTORADO EN CIENCIAS AGRÍCOLAS



Comisión de Estudios
de Postgrado

VEREDICTO

Quienes suscriben, miembros del jurado designado por el Consejo de la Facultad de Agronomía y el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad Central de Venezuela, para examinar la **Tesis Doctoral** presentada por: **JOSÉ ANGEL LÓPEZ FLORES**, Cédula de identidad N° 8.950.685, bajo el título "EVALUACIÓN DE RESPUESTAS FISIOLÓGICAS EN MÁIZ (*Zea mays* L) Y BERENJENA (*Solanum melongena* L.) A APLICACIONES DE FOSFITO BAJO CONDICIONES DE DEFICIENCIA DE FÓSFORO" a fin de cumplir con el requisito legal para optar al grado académico de **DOCTOR EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**, dejan constancia de lo siguiente:

1.- Leído como fue dicho trabajo por cada uno de los miembros del jurado, se fijó el día 29 de Noviembre de 2013 a las 10:00 AM., para que el autor lo defendiera en forma pública, lo que éste hizo en el Salón "D" del Doctorado en Ciencias Agrícolas, mediante un resumen oral de su contenido, luego de lo cual respondió satisfactoriamente a las preguntas que le fueron formuladas por el jurado, todo ello conforme con lo dispuesto en el Reglamento de Estudios de Postgrado.

2.- Finalizada la defensa del trabajo, el jurado decidió **aprobarlo**, por considerar, sin hacerse solidario con las ideas expuestas por el autor, que se ajusta a lo dispuesto y exigido en el Reglamento de Estudios de Postgrado.

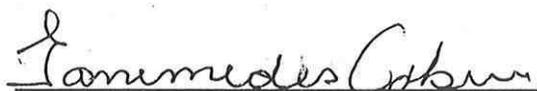
Para dar este veredicto, el jurado estimó que el trabajo examinado representa un aporte al conocimiento de la respuesta fisiológica del maíz y la berenjena al fosfato y al fosfito y el efecto de este último en el enmascaramiento de la deficiencia de fósforo, lo cual restringe su uso como fertilizante en estos cultivos.

[Handwritten signatures]

[Handwritten signature]



En fe de lo cual se levanta la presente ACTA, a los 29 días del mes de Noviembre del año 2013. Conforme a lo dispuesto en el Reglamento de Estudios de Postgrado, actuó como Coordinador del jurado **Dra. Jocelyne Ascencio**.



GANIMEDES CABRERA

C.I. 1.382.163

FAGRO-UCV

Jurado designado por el Consejo
de la Facultad



MIGUEL ASDRUBAL ARCIA

C.I. 1.721.795

FAGRO-UCV

Jurado designado por el Consejo
de la Facultad



ALVARO ANZALONE

C.I. 11.263.340

UCLA

Jurado designado por el Consejo
de Estudios de Postgrado

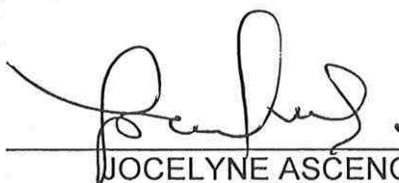


NELSON MONTAÑO

C.I. 4.505.457

UDO

Jurado designado por el Consejo
de Estudios de Postgrado



JOCELYNE ASCENCIO

C.I. 5.019.713

FAGRO-UCV

Tutor



/ycc.
29-11-13

DEDICATORIA

A LENIS, mi gran Amor de siempre

A ANGELICA y JOSE ANGEL, mis consentidos

A mis Padres con gran afecto

A toda mi familia

A la memoria de Ángela López†, Cecilia Flores† y Manuel Sifontes†

A los que creen en un mejor porvenir

AGRADECIMIENTOS

El Autor desea expresar su agradecimiento:

A Dios, el que para mí existe, los ángeles y santos de mi guarda.

A LENIS, mi fuente de amor, inspiración y fortaleza por apoyarme en mis decisiones, incluso cuando no estabas de acuerdo con ellas. Pero sin tu compañía no lo hubiese logrado.

A Angélica María y José Ángel por su ayuda en el trabajo previo y ser fuente de mi alegría para este logro.

A mis padres y hermanos por confiar en mí.

A mi tutora Dra. Jocelyne Ascencio, pilar fundamental para este logro, por sus enseñanzas, orientaciones y ser fuente de inspiración para la disciplina, rectitud, orden y amor al trabajo; por su dedicación y esmero en la revisión del trabajo y por la enseñanza que deja en mí. Mil Gracias por haberme dado la maravillosa oportunidad de trabajar bajo su tutoría y por ser la mejor tutora del mundo.

Al Dr. Ganimedes Cabrera, un padre y amigo, quién me apoyó desinteresadamente en mi estadía en esta ciudad y en muchas etapas importantes de este gran logro, y por sus acertadas sugerencias y recomendaciones. Gracias Prof. Ganimedes.

Al Dr. José Vicente Lazo, por sus acertados y buenos consejos, enseñanzas, disciplina y estímulo al trabajo constante y por la donación del híbrido H2020. Mil gracias Prof. Lazo.

A la Dra. Nellys Sanabria por toda su colaboración y apoyo.

A mi amiga y compañera Profesora Giovanna Santana por su afecto, ayuda y colaboración en el Laboratorio.

A mí también amiga y compañera Profesora Dayana Pérez por todo su afecto, apoyo y colaboración en el Laboratorio.

Al Ing° Jorge Ugarte, excelente amigo por toda su colaboración en la búsqueda de los recipientes para ensayo en soluciones nutritivas y su apoyo en el Laboratorio.

Al Laboratorio de Metabolismo y Fisiología de Cultivos y Malezas Tropicales de la Facultad de Agronomía, punto de apoyo en esta investigación.

A mi distinguido y excelente amigo Héctor verde por su ayuda incondicional en la preparación del suelo, gracias VERDE ¡¡siempre estaré en deuda contigo!!!.

A mi otro padre y amigo Eduardo Gómez Rivas “El Pelón” por toda su ayuda, colaboración y amistad. Gracias Pelón; ; ; ;

A mi otro hermano Ing° Carlos Marín, por todo su desinteresado apoyo y asesorías en la parte estadística. Gracias Carlos; ; ;

Al Profesor AOIUW por su ayuda en la parte estadística.

A mi pana Jesús Méndez por su ayuda incondicional en la parte estadística. Gracias mi pana.

A todos los Profesores del Doctorado en Ciencias agrícolas de la UCV por sus enseñanzas, estímulo y amistad.

A mi excelente amigo Félix Manrique, otro hermano por toda su ayuda, apoyo, colaboración y solidaridad.

Al Profesor Jesús Mosqueda por todo su apoyo y colaboración.

A los Profesores Fabio Quijada y Gerardo Núñez por la colaboración en la donación de algunos reactivos.

A la profesora Zenaida Lozano por las sugerencias en el manejo de la fertilización del suelo.

A mi excelente amiga Idaima, secretaria del Doctorado por sus buenas orientaciones, ayuda incondicional y bella amistad.

A mis excelentes amigas Catearis, Jackeline y Karina, del Doctorado y de Control de Estudios del Postgrado por sus orientaciones, apoyo y amistad.

A Zuly y Adolfo del Postgrado en Agronomía por sus orientaciones, apoyo y bella amistad.

A mi excelente amiga Yirda Cedeño por su colaboración en la paginación del trabajo.

A la Profesora Marina García por el apoyo con material bibliográfico.

Al Profesor Orlando Guenni y la Sra. Yajaira por la colaboración con el medidor de área foliar en el Laboratorio de Ecología.

Al Profesor Luis Subero, excelente amigo y profesor por todo su apoyo. ; ; ; al menos lo intentamos con la phytophthora ; ; ;

A los Profesores Jesús Abreu y Luis José Marcano del IUT Tucupita por su apoyo y solidaridad.

Al Ing° Gregory Garnier por la extracción y traslado del suelo desde Tucupita hasta Maracay

A Yosmar Moreno y a los amigos choferes del IUT Tucupita por el traslado del suelo desde Tucupita a Maracay.

A Enyervet Enrique por su ayuda.

Al Prof. José Medrano por su solidaridad.

A la Universidad Central de Venezuela (UCV) “la casa que vence las sombras” por darme la oportunidad y el apoyo.

Al Instituto Universitario de Tecnología “Dr. Delfín Mendoza” de Tucupita por el apoyo y oportunidad.

Fueron tantos los que me ayudaron y colaboraron en la realización de este trabajo que pido perdón por si alguien quedo fuera de esta lista.

A TODOS MIL GRACIAS!!!!.

RESUMEN

Los derivados del ácido fosforoso (fosfitos) pueden ser utilizados como fertilizantes fosforados alternativos que complementarían su uso como fungicida; sin embargo, bajo condiciones de deficiencia de fósforo el fosfito produce una alteración de las respuestas fisiológicas asociadas al síndrome por deficiencia de fósforo, lo cual limitaría el uso como fungicida a condiciones de suficiencia. En el presente trabajo se evaluó el desarrollo de plantas de maíz (*Zea mays* L.) híbrido H2020 y berenjena (*Solanum melongena* L. var. “Negra Larga”) en condiciones de deficiencia de fósforo en presencia de fosfatos (KH_2PO_4) y fosfitos (KH_2PO_3), así como algunas de las respuestas a la aplicación de fertilizantes/fungicidas (fosetyl-Al) bajo condiciones de suplencia limitada de fósforo. En un primer experimento en soluciones nutritivas y en un segundo experimento en bolsas con suelo se determinó la acumulación de biomasa, área foliar; clorofila foliar; eficiencia de fósforo, y adicionalmente en el primer experimento el P inorgánico (raíces y hojas), longitud total de raíces (LR), actividad de fosfatasa ácida (AFA) y fitasa (FI). En el primer caso se utilizó un diseño completamente aleatorizado en arreglo factorial 2x2 con 2 tratamientos (fosfato o fosfito) y uno de recuperación con aspersiones de fosetyl-Al a plantas en $-P$ (KH_2PO_4) y fosfito. Las plantas se trasplantaron a los 12 días (maíz) y 18 días (berenjena) a recipientes de 8 litros con soluciones nutritivas. A los 24 y 54 días (maíz y berenjena) respectivamente se hizo el muestreo y después de la recuperación otro a los 14 y 10 días. El segundo experimento (suelo) fue bajo un diseño completamente aleatorizado factorial mixto 2x3 con aplicaciones foliares de agua destilada, fosfato y fosetyl-Al. El maíz fue sembrado directamente en bolsas con suelo y la berenjena se trasplantó a los 18 días. A los 31 y 57 días (maíz y berenjena) se hizo un muestreo antes de asperjar y otro a los 14 y 12 días respectivamente después. Los resultados indican que tanto en maíz como en berenjena la presencia de fosfito no produjo incrementos en el crecimiento de la planta sino que por el contrario, a pesar de no observarse síntomas visuales de deficiencia de P, hubo una reducción en biomasa seca (42%), área foliar (65%), clorofila foliar (44%), LR (>48%), P total (>50%) y Pi soluble foliar y radical (>70%) y en la eficiencia de absorción de fósforo (EAP), pero aumentó la LR y la eficiencia de uso de fósforo (EUP), características asociadas con la respuesta de la deficiencia de P en la planta y además se produjo inducción de AFA pero no de FI. Las aspersiones foliares con fosetyl-Al en plantas en $-P$ fosfato y fosfito, no hizo posible la recuperación de la deficiencia, aun cuando el contenido de P total y soluble en hojas y raíces fue mayor. Estos resultados se reflejaron en el experimento con suelo, ya que las aspersiones con fosetyl-Al no produjeron un aumento en el crecimiento, área foliar, clorofila total, P total, la EUP y EAP, por lo que el fosfito y las aspersiones foliares con fosetyl-Al tanto en soluciones nutritivas $-P$ fosfato y fosfito como en suelo con suplencia limitada de fósforo, no favorecieron el crecimiento de las plantas, observándose además un retardo por la presencia de fosfito (en las soluciones nutritivas) y por aspersiones de fosetyl-Al. En algunos casos el fosetyl-Al afectó el crecimiento y desarrollo de ambas especies en suelo fertilizado con fosfato, por lo que no debería ser usado en estas especies como fertilizantes fosforados alternativos cuando las plantas estén en condiciones de $-P$, dado que las aspersiones con fosetyl-Al en $-P$ acentuaron la deficiencia, sin que se observaran síntomas visuales en las plantas y tampoco muerte de las plantas tal como ha sido observado cuando plantas se desarrollan en soluciones nutritivas sin fósforo.

Palabras claves: Berenjena, deficiencia de fósforo fitasa, fosfatasa ácida, fosfito, fósforo, fosfato, fosetyl-Al, maíz

ABSTRACT

With the objective of searching phosphite role either as a fertilizer, growth parameters were evaluated in maize (*Zea mays* L. hybrid H2020) and eggplant (*Solanum melongena* L. var. Negra Larga) grown under P-deficient conditions in nutrient solutions with KH_2PO_4 (phosphate) or KH_2PO_3 (phosphite). The rationale behind this experiment was that under P-deficient conditions plant P metabolism is impaired and visual deficiency symptoms masked; thus phosphite utilization might be restricted to plant under P-sufficiency. However phosphite is often recommended as a fertilizer, so in order to find out plant responses to phosphite under P-deficient conditions and the recovery of plants by means of foliar phosphite applications as fosetyl-Al, biomass accumulation, total leaf area, leaf chlorophyll, P-efficiency (absorption and use), total root length and root secreted acid phosphatase and phytase activities, were determined in a first experiment for plants grown in nutrient solutions and for a second experiment in low-P soils. A factorial 2x2 experimental design with 2 treatments (phosphate and phosphite) and another for the recovery after plants were sprayed with fosetyl-Al was used for the first experiment and for the second experiment, under low phosphorus soil, a random mixed factorial 2x3 with 3 treatments: water, phosphate and fosetyl-Al (sprayed to the plants). Maize and eggplant plants were sampled 31 and 57 days after transplanting at which date treatments were applied and a final harvest performed at 14 and 12 days respectively. Results showed that for maize, phosphite reduced dry biomass (42%), leaf area (65%), leaf chlorophyll (44%), total root length (>48%), total-P (>50%), soluble Pi in roots and leaves (>70%). However, total root length, root secreted acid phosphatase activity and P-use efficiency, were increased associated to P-deficiency responses; induction of root secreted phytase activity was not observed in either of the two species. Plant recovery from P-deficiency was not observed after spraying with fosetyl-Al; and growth, total leaf area, total chlorophyll, total-P and P-efficiency were reduced. From the results of this study it is concluded that phosphite is not an alternative to phosphate fertilization under the conditions of these experiments for maize and eggplant, more over under P-deficiency the application of fosetyl-Al accentuated P-deficiency while visual symptoms commonly associated to P-deficiency were not observed, even though plant growth was not impaired as shown in plant grown under -P nutrient solutions

Key words: acid phosphatase, eggplant, fosetyl-Al, maize, P-deficiency, phosphate, phosphite.

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA	iv
AGRADECIMIENTO	v
RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	xiii
ÍNDICE DE CUADROS	xviii
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACIÓN	5
HIPÓTESIS	6
OBJETIVO GENERAL	6
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	7
El síndrome de estrés por deficiencia de fósforo.....	7
Desarrollo de la planta bajo condiciones de deficiencia de fósforo.....	8
Acumulación de biomasa y área foliar.....	9
Sistema radical: desarrollo, morfología cuantitativa y arquitectura.....	13
Relación vástago/raíz.....	18
Relación desarrollo vegetativo/desarrollo vegetativo.....	20
Fisiología y metabolismo.....	21
Rutas metabólicas y enzimas asociadas a la deficiencia de fósforo en la planta.....	24
Interacción suelo-planta en la expresión y corrección de la deficiencia de fósforo en los cultivos.....	34
El suelo como sustrato para el suministro de fósforo a las raíces.....	35
CAPITULO I. ENSAYOS EN SOLUCIONES NUTRITIVAS	47
INTRODUCCIÓN	47
OBJETIVO GENERAL	49
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	49
MATERIALES Y MÉTODOS	50
Localización de los experimentos.....	50

Material vegetal.....	50
Cultivo de las plantas en soluciones nutritivas.....	51
Preparación de las soluciones nutritivas.....	53
Diseño experimental.....	54
Muestreo de las plantas.....	55
VARIABLES MEDIDAS (Primera parte: Maíz)	
Biomasa total y por órganos.....	56
Área foliar total por planta.....	56
Concentración de clorofila total en hojas.....	57
Longitud total de raíces.....	57
Determinación del contenido de fósforo total en la biomasa seca.....	58
Determinación del fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces.....	58
Determinación de la actividad de fosfatasa ácida.....	59
Recolección <i>in vivo</i> de la secreción radical.....	59
Actividad de la fosfatasa ácida.....	60
Actividad de la enzima fitasa.....	60
Índices de eficiencia de fósforo.....	63
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS RESULTADOS	64
VARIABLES MEDIDAS (Segunda parte: Berenjena)	
Biomasa seca por órganos y total.....	56
Área foliar total por planta.....	56
Concentración de clorofila total en hojas.....	57
Longitud total de raíces.....	57
Determinación del contenido de fósforo total en la biomasa seca.....	58
Determinación del fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces.....	58
Determinación de la actividad de fosfatasa ácida.....	59
Recolección <i>in vivo</i> de la secreción radical.....	59
Actividad de la fosfatasa ácida.....	60
Actividad de la enzima fitasa.....	60
Índices de eficiencia de fósforo.....	63
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS RESULTADOS	64
RESULTADOS	66

Ensayo preliminar.....	66
Primer parte: CRECIMIENTO DE MAÍZ (<i>Zea mays</i> L.) Y ACTIVIDAD DE FOSFATASA ÁCIDA Y FITASA, EN SOLUCIONES NUTRITIVAS CON FOSFATOS Y FOSFITOS ANTES Y DESPUÉS DE UN PERÍODO DE RECUPERACIÓN.....	73
Segunda parte: CRECIMIENTO DE BERENJENA (<i>Solanum melongena</i> L.) Y ACTIVIDAD DE FOSFATASA ÁCIDA Y FITASA, EN SOLUCIONES NUTRITIVAS CON FOSFATOS Y FOSFITOS ANTES Y DESPUÉS DE UN PERÍODO DE RECUPERACIÓN.....	101
DISCUSIÓN.....	129
CAPÍTULO II. ENSAYOS EN SUELOS.....	150
INTRDUCCION.....	150
OBJETIVO GENERAL.....	154
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	154
MATERIALES Y MÉTODOS.....	155
Manejo del suelo y fertilización.....	155
Diseño experimental.....	156
Manejo de las plantas.....	157
Muestreo de las plantas.....	159
VARIABLES MEDIDAS.....	159
Biomasa seca total y por órganos.....(Ver Cap. I. Pág.56)	
Área foliar total por planta.....(Ver Cap. I. Pág. 56)	
Concentración de clorofila total en hojas.....(Ver Cap. I. Pág. 57)	
Contenido de fósforo total en la biomasa seca total y por órganos (Cap. I Pág. 58)	
Índices de eficiencia de fósforo.....(Ver Cap. I. Pág. 63)	
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS RESULTADOS.....	160
RESULTADOS.....	162
Primera parte: Maíz.....	162
Segunda parte: Berenjena.....	175
DISCUSIÓN.....	188
DISCUSION INTEGRAL DE LA INVESTIGACION.....	200
CONCLUSIONES.....	210
BIBLIOGRAFÍA.....	214
ANEXOS.....	233

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Pág.
1	Adquisición del P del suelo por la planta.....	37
2	Establecimiento de las clases de disponibilidad de fósforo con relación al rendimiento relativo de los cultivos y dosis a ser aplicadas para maximizar la producción.....	41
3	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L) cultivadas en soluciones nutritivas.....	52
4	Plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) cultivadas en soluciones nutritivas.....	52
5	Aspecto general de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L) y berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) creciendo en soluciones nutritivas con +P y – P fosfato y fosfito; en ambiente de laboratorio para la recolección de fosfatasa ácida y fitasa	62
6	Aspecto general de plantas de maíz y berenjena de 15 y 20 días después de la siembra (dds), en soluciones nutritivas, arena regada con soluciones nutritivas +P y –P y en macetas con suelo, en condiciones de cobertizo y en cantero con suelo.....	67
7	Radiación fotosintéticamente activa (RFA) en $\mu\text{mol. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ promedio diario de maíz (<i>Zea mays</i> L.), en soluciones nutritivas, durante el desarrollo vegetativo.....	73
8	Variación del potencial osmótico de las soluciones nutritivas de maíz (<i>Zea mays</i> L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (–P) de fósforo y después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo.....	74
9	Fluctuaciones diarias de temperatura en las soluciones nutritivas en	

	contacto con las raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) antes del período de recuperación.....	75
10	Fluctuaciones diarias promedio de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) durante el período de recuperación.....	76
11	Variación del pH (promedio cada 3 días) en la solución nutritiva en los cuatro tratamientos, en el experimento de maíz (<i>Zea mays</i> L.) en condiciones de cobertizo.....	78
12	Variación del pH (promedio cada 2 días) de la solución nutritiva durante el experimento de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) en recuperación en condiciones de cobertizo.....	78
13	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, cultivadas en soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo (fosfato y fosfito), durante el desarrollo vegetativo.....	82
14	Plantas de maíz durante el desarrollo vegetativo, bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo (fosfato y fosfito) (T3 y T4) y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días, mediante aspersiones con fosetyl-Al (T3R y T4R).....	82
15	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, durante el desarrollo vegetativo.....	86
16	Hojas de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito (a) y en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (b), durante el desarrollo vegetativo.....	88
17	Raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfato y fosfito), durante	

	el desarrollo vegetativo.....	90
18	Raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 38 días, en condiciones de deficiencia (T3) de fósforo con fosfato y recuperación de la deficiencia de fósforo por aspersiones con fosetyl-Al (T3R) a los 14 días, durante el desarrollo vegetativo.....	90
19	Raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 38 días, en condiciones de deficiencia (T4) de fósforo con fosfito y recuperación de la deficiencia de fósforo por aspersiones de fosetyl-Al (T4R) a los 14 días, durante el desarrollo vegetativo.....	90
20	Radiación fotosintéticamente activa (RFA) ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) promedio diaria de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.), en soluciones nutritivas, durante el desarrollo vegetativo.....	100
21	Variación del potencial osmótico (miliOsmoles) de las soluciones nutritivas durante el desarrollo vegetativo de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo y después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo.....	101
22	Fluctuaciones diarias de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de berenjena en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo durante el primer muestreo, antes del período de recuperación.....	102
23	Fluctuaciones diarias de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.), en condiciones de deficiencia de fósforo durante el período de recuperación.....	103
24	Variación del pH de la solución nutritiva con berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito, después del trasplante y hasta el primer	

	muestreo a los 54 días de edad.....	104
25	Variación del pH de la solución nutritiva con berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.), en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito, a los 10 días de la recuperación a la deficiencia de P mediante aspersiones con fosetyl-AI, durante el desarrollo vegetativo.	105
26	Plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, cultivadas en soluciones nutritivas con +P fosfato y fosfito (A) y -P fosfato y fosfito (B), durante el desarrollo vegetativo.....	108
27	Desarrollo de raíces de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfato), durante el desarrollo vegetativo.....	111
28	Desarrollo de raíces de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfito).....	111
29	Desarrollo de las hojas de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito.....	114
30	Raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito, durante el desarrollo vegetativo.....	117
31	Raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito, durante el desarrollo vegetativo.....	117
32	Raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 64 dds, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito sin aspersiones con fosetyl-AI (T3 y T4).....	117

33	Raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 64 dds, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones con fosetyl-Al. T3R (-P fosfato asperjadas con fosetyl-Al); T4R (-P fosfito asperjadas con fosetyl-Al).....	118
34	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, en condiciones de cobertizo.....	157
35	Plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, en condiciones de cobertizo.....	157
36	Radiación fotosintéticamente activa (RFA) ($\mu\text{mol. m}^{-2}. \text{s}^{-1}$) promedio diaria de maíz y berenjena, cultivadas en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar y con aspersiones foliares de agua, fosfato y fosetyl, durante el desarrollo vegetativo, en condiciones de invernadero.....	161
37	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, durante el desarrollo vegetativo.....	164
38	Plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 45 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado (a) y sin fertilizar (b), asperjadas con agua, fosfato y fosetyl-Al, durante el desarrollo vegetativo.....	164
39	Plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, durante el desarrollo vegetativo.....	176
40	Plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 69 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado (SF) y suelo sin fertilizar (SSF), después de las aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3).....	176

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Pág.
1	Composición química de la solución nutritiva (Hoagland I).....	53
2	Soluciones madres para la preparación de la solución nutritiva.....	54
3	Desarrollo de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) y berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) en distintos medios de crecimiento.....	70
4	Longitud radical total (m) de plantas de maíz y berenjena de 32 y 39 días después de la siembra con -P y +P en dos medios de crecimiento.....	72
5	Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al.....	81
6	Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al.....	84
7	Área foliar total de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días con aplicaciones foliares de fosetyl-Al.....	85
8	Concentración de clorofila en hojas, clorofila total/cm ² de área foliar y unidades Spad de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 dds, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al.....	87

9	Longitud radical total de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al (38 dds).....	89
10	Contenido de fósforo total (mg.g^{-1}) en raíz, tallo, hoja y planta entera de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en soluciones nutritivas en condiciones de +P y -P (fosfato y fosfito) y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días (38 dds).....	92
11	Fósforo soluble inorgánico en hojas y raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al (38 dds).....	94
12	Actividad de la fosfatasa ácida en la secreción de raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) de 14 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito.....	95
13	Actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) de 14 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito.....	96
14	Índices de eficiencia de fósforo de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al (38 dds)...	99
15	Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total (planta entera) de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante	

	aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	107
16	Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	110
17	Área foliar total de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	113
18	Concentración de clorofila en hojas de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	115
19	Longitud radical total de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días por aplicaciones foliares con fosetyl-Al.....	116
20	Contenido de fósforo total (mg.g ⁻¹) en raíz, tallo, hoja y planta entera (total) de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días por aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	120
21	Contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi), en hojas y raíces de	

	plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días, mediante aplicaciones foliares de fosetyl-Al (64 dds).....	122
22	Actividad de la fosfatasa ácida de la secreción de raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 25 días y 9 días después del trasplante a las soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito.....	123
23	Actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 25 días y 9 días después del trasplante a las soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito.....	124
24	Índices de eficiencia de fósforo de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días por aplicaciones foliares con fosetyl-Al (64 dds).....	127
25	Análisis del suelo.....	154
26	Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	163
27	Relaciones del crecimiento sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	165

28	Área foliar total de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	167
29	Concentración de clorofila en hojas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	169
30	Contenido de fósforo total en mg.g^{-1} de biomasa de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	171
31	Eficiencia de uso de fósforo (EUP), Índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíz, tallo y hoja y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de plantas de maíz (<i>Zea mays</i> L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).....	173
32	Biomasa seca total y por órgano de plantas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	175
33	Relaciones del crecimiento, sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	178

34	Área foliar total de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	180
35	Concentración de clorofila en hojas de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	182
36	Contenido de fósforo total en raíces, tallos, hojas y planta entera (total) de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 54 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	184
37	Eficiencia de uso de fósforo (EUP), Índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíces, tallos y hojas y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de berenjena (<i>Solanum melongena</i> L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).....	186

INTRODUCCIÓN

El fósforo (P) un elemento esencial para la nutrición de las plantas, ya que desempeña un papel central en la conservación y transferencia de energía en el metabolismo celular; sin embargo, la disponibilidad de fósforo probablemente es la más limitante entre los minerales en los ecosistemas naturales. La agricultura a gran escala ha devenido en un deterioro creciente de los suelos, tanto en las propiedades físicas (compactación) como químicas (nutrientes en la solución del suelo), lo cual ha incrementado aún más la limitación y disponibilidad natural de nutrimentos para los cultivos.

La disponibilidad de P en el suelo para las plantas, comparada a los otros nutrimentos, es relativamente complicada, ya que es poco móvil en este medio, por lo que algunos tipos de suelo requieren concentraciones más altas de P en la solución del suelo para producir altos rendimientos, dado que otros minerales presentes en la fracción inorgánica del suelo como el calcio, magnesio y hierro retienen fuertemente el P de la solución del suelo, haciéndolo no disponibles para las plantas.

Para solventar estas limitaciones de P en el suelo, la alternativa de manejo más inmediata que se ha utilizado es el uso de fertilizantes fosforados, pero esta práctica ha significado un costo de producción elevado que ha generado además un alto grado de contaminación, por procesos de escorrentía (Casanova, 2005). En tal sentido, Bates y Lynch (2000) indicaron que para incrementar la disponibilidad de fosfato inorgánico (Pi) se recomienda el uso de fertilizantes fosforados; sin embargo, además de su alto costo, la eficiencia de su uso es afectada por la facilidad con que el ion fosfato se transforma en complejos no aprovechables, tales como fosfatos de calcio en suelos alcalinos y fosfatos de hierro y aluminio en suelos ácidos.

Todo lo anterior lleva a plantear la necesidad que existe de entender la adaptación de especies vegetales a la limitada suplencia de P, lo cual implicaría un uso extensivo de estas especies y una menor aplicación de fertilizantes, en el entendido de disminuir los costos de producción y el daño al ambiente, minimizando los riesgos de contaminación. Sin embargo, es importante considerar que no todas las especies de plantas responden de la misma manera ante factores estresantes del medio; existen por

consiguiente diferencias genéticas propias de cada especie a la tolerancia a condiciones de baja fertilidad de los suelos y en su capacidad para producir óptimos rendimientos bajo estas condiciones.

Se ha podido demostrar que los diferentes cultivos, y aún genotipos de una misma especie, responden de manera diferencial ante la deficiencia de fósforo, Parra *et al.* (2004) con el fin de analizar algunas respuestas a la deficiencia de fósforo estudiaron en invernadero dos genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* Var. MAR1 y Canario 60) contrastantes en su capacidad de tolerar la deficiencia de fósforo. Los resultados indicaron que en Canario 60 no se modificó la estructura de la raíz, no se incrementó la actividad de enzimas fosfatasas ácidas que se secretan al medio extracelular y la absorción de fósforo tuvo un limitado aumento. En contraste, en MAR1 todas estas respuestas, aumentaron considerablemente, lo cual sugiere una menor capacidad de respuesta a la deficiencia de fósforo en C60 en comparación con MAR1.

El maíz (*Zea mays* L.) aunque puede desarrollarse en una variedad de suelos, para lograr altos rendimientos requiere de suelos de buen drenaje, sueltos, profundos y de elevada fertilidad (Guzmán, 1991). Sin embargo, existe abundante evidencia de que algunos genotipos de maíz exhiben un crecimiento diferencial del sistema radical como uno de los mecanismos de respuesta ante la deficiencia de fósforo (Carvalho *et al.* 2002). Esto fue corroborado por Zoysa *et al.* (1997) y Hanafi y Leslee (1996) quienes indicaron que existen evidencias de que algunos cultivares de maíz, pueden ser más eficientes en la absorción y utilización de fósforo. En algunos casos, esta mayor eficiencia se debe a cambios en la rizósfera en condiciones de bajo contenido de fósforo en el suelo.

Ascencio (2000) indicó que, dada la importancia indiscutible del cultivo de maíz, éste ha sido objeto de múltiples estudios que incluyen mejoramiento a través de selecciones rigurosas; sin embargo, el progreso en la selección de caracteres fisiológicos y bioquímicos directamente asociados con la maquinaria bioproductiva de la planta y el rendimiento del cultivo, no ha sido tan exitoso.

Por su parte, la Berenjena (*Solanum melongena* L.) es una solanácea ampliamente cultivada en Venezuela, siendo el P es uno de los elementos que con mayor frecuencia aumenta la producción del cultivo. Aunque este elemento es de mucha

importancia en el desarrollo de cultivos de solanáceas, lo requieren en cantidades menores en comparación con otros cultivos, y su efecto permite un crecimiento rápido, tanto de la parte aérea como de las raíces, por lo que se requiere desde el establecimiento del cultivo (Fusagri, 1983).

Recientemente ha habido especial interés en estudiar el uso de compuestos fertilizantes derivados del ácido fosforoso (H_3PO_3) en la forma de fosfitos que son sales inorgánicas alcalinas del ácido fosforoso (como por ejemplo el fosfito de potasio) y se utilizan como fungicidas para controlar algunas enfermedades producidas por hongos, particularmente aquellas causadas por *Phytophthora* spp. (Fenn y Coffey, 1984), *Phitium* y los causantes de mildiú (Schilder, 2005).

Entre otras denominaciones comerciales del fosfito, el fosetyl-Al (Etil fosfito de Aluminio) es el ingrediente activo del Aliette® y Rabión®, y es un ejemplo de este tipo de fungicidas, registrados en muchas partes del mundo para el control de *Phytophthora* spp. en diversos cultivos, ya que fue uno de los primeros fungicidas derivados del ácido fosforoso y que además puede moverse dentro de la planta tanto por el xilema como por el floema. Una vez dentro de la planta es transformado rápidamente en ácido fosforoso (HPO_3^{-2}), el cual es estable, soluble en agua y tóxico para muchas especies de *Phytophthora*. Este tipo de fungicida actúa en dos vías: (1) directamente sobre el hongo invasor para detener su crecimiento y esporulación y (2) indirectamente estimulando a la planta para activar su propio sistema de defensa (Guest y Bompeix, 1984).

En cuanto al efecto como fertilizante, el fosfito podría ser usado por la planta como fuente de fósforo ya que existe la posibilidad de que al ser aplicado al sistema radical o en el suelo, los microorganismos pudieran convertirlo a fosfato, el cual es fácilmente aprovechado por las plantas. Sin embargo, este es un proceso muy lento y la cantidad de fosfato producido podría ser insuficiente, en el corto plazo, para satisfacer los requerimientos de fósforo de las plantas. Lo que resulta más interesante es que existe evidencia de que los fosfitos podrían actuar enmascarando los síntomas de la deficiencia de fósforo, alterando los sensores de las células para indicar que la concentración interna de fósforo en la planta es suficiente, cuando en realidad el contenido de fósforo celular es extremadamente bajo. Por lo tanto, las respuestas de las plantas a la aplicación de H_3PO_3 o fosfitos son muy diferentes si el cultivo está bajo condiciones de deficiencia o

suficiencia de P, y se recomienda verificar que la planta no esté deficiente en fósforo antes de usar un fungicida derivado del ácido fosforoso como el Fosetyl-Al (Celetti, 2006).

Por lo anteriormente expuesto, es importante conocer la fisiología de las plantas en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo en presencia de distintas fuentes de fósforo, asociadas a la formulación de fertilizantes/fungicidas derivados fosfonato de hidrogeno (fosfito) bajo condiciones de suplencia limitada de fósforo y producir información acerca de la conveniencia de utilizar el ácido fosforoso (H_3PO_3) y sus sales (fosfito) como fuente de fósforo en el crecimiento de las plantas.

JUSTIFICACIÓN

En el presente trabajo, se realizaron ensayos con soluciones nutritivas y ensayos con suelo con suplencia limitada de fósforo.

El crecimiento de plantas en soluciones nutritivas es importante dado que pueden considerarse como sistemas cerrados (recipientes con soluciones nutritivas estáticas) o abiertos (recirculante) para tener un medio controlado y evitar enfermedades en las raíces de plantas por hongos comunes en el suelo e interacciones con factores propios de la complejidad del suelo (Stanghellini y Rasmussen, 1994). A este respecto, Forde *et al.* (2004) indicaron que muchas prácticas de manejo de la nutrición de las plantas en el campo se derivan de resultados previos obtenidos con soluciones nutritivas.

El cultivo de plantas en soluciones nutritivas permite estudiar con mayor rigurosidad algunos procesos fisiológicos, especialmente aquellos asociados con el desarrollo de las raíces, como en el presente donde el establecimiento de la concentración de nutrimentos debe ser conocida para explicar el efecto del fosfito como fuente alterna de fósforo a la fertilización ya que con fosfato se puede determinar con mayor precisión el efecto directo del nutrimento sobre el sistema raíz-vástago, actividad de enzimas, producción de exudados radicales, etc.

En todo caso, estos estudios con fines agronómicos es necesario contrastarlos con ensayos en el campo, dado que esta información podría explicar e interpretar las razones fisiológicas del comportamiento del cultivo.

En el caso de investigaciones de las respuestas del fósforo como la que se propone en esta investigación proveen a las raíces de las plantas en soluciones nutritivas con características definidas en los objetivos del ensayo; además, las soluciones nutritivas tienen poblaciones menos diversas y probablemente menores de microorganismos en comparación con el sistema suelo (Stanghellini y Rasmussen, 1994). Esto puede reducir la potencial oxidación microbiana de compuestos del ácido fosforoso a ácido fosfórico.

HIPÓTESIS

Los derivados del ácido fosforoso (fosfitos) pueden ser utilizados como fertilizantes fosforados alternativos que complementarían su uso como fungicida; pero, bajo condiciones de deficiencia de fósforo el fosfito produce una alteración de las respuestas fisiológicas asociadas al síndrome por deficiencia de fósforo, lo cual limitaría el uso del fungicida a condiciones de suficiencia.

OBJETIVO GENERAL

El presente trabajo tiene por objeto el desarrollo de plantas de maíz y berenjena en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo en presencia de fosfatos (KH_2PO_4) y fosfitos (KH_2PO_3), así como evaluar algunas de las respuestas a la aplicación de fertilizantes/fungicidas (fosetyl-Al) bajo condiciones de suplencia limitada de fósforo y producir información acerca de la conveniencia de utilizar las sales de ácido fosforoso como fuente de fósforo en las especies antes mencionadas, y su posible efecto estimulante sobre el crecimiento.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El síndrome de estrés por deficiencia de fósforo

En virtud de los beneficios de un cultivo, el fin principal es lograr los mayores rendimientos, lo cual depende del desarrollo normal de las plantas; sin embargo, y para lograrlo, es necesario conocer los factores que afectan el crecimiento de éstas.

Dentro de los factores ambientales que afectan el desarrollo de las plantas se encuentra la disponibilidad de nutrimentos en el suelo. En este sentido, Ascencio (1996) indicó que la tasa de movilización de nutrimentos desde el suelo hasta la superficie de la raíz, por flujo masal o por difusión, depende del grado de movilización o de fijación del elemento en el suelo, factor que controla en primer lugar la capacidad potencial de absorción de nutrimentos por las raíces. El efecto de un nutrimento sobre el desarrollo se manifiesta una vez que este entra a la planta por lo que la tasa de absorción por las raíces dependerá tanto del suministro por parte del suelo como de las características morfológicas y fisiológicas de las raíces. El desarrollo produce a su vez modificaciones en el patrón de demanda de nutrimentos, ya que el metabolismo ejerce control sobre los procesos de desarrollo de la raíz y de la parte aérea.

A causa de que muchas funciones vitales de las plantas son influenciadas por el fósforo, una baja suplencia de este puede resultar en problemas relacionados al desarrollo de la planta o de otras funciones. Esta ocurrencia puede resultar en la aparición de síntomas de deficiencia, los cuales pueden ser visibles (Dullam, 2005).

En el caso del P, su limitación ejerce un efecto especial sobre las plantas que dependen de la fijación simbiótica del nitrógeno para su crecimiento, debido a que cuando se nutren de nitrógeno por esta vía requieren más altas dosis de fertilizantes fosfóricos que cuando reciben nitrógeno en forma mineral (Israel, 1987).

Cuando las plantas sufren deficiencia de elementos nutritivos, manifiestan un desarrollo anormal que permite apreciar ciertos signos característicos de la falta de un nutrimento en particular. Actualmente se conocen los síntomas de deficiencia en una gran variedad de cultivos, lo cual lleva a los agricultores a inferir acerca de la

sintomatología visual asociada a las necesidades nutricionales de las plantas, para corregir cualquier deficiencia ante una inminente disminución del rendimiento.

En el caso del fósforo, el primer síntoma visible en plantas sometidas a déficit de P es una reducción del crecimiento, siendo común la aparición de un color verde oscuro o coloración púrpura en las hojas (Marschner, 1995), retardo en el crecimiento (Fredeen *et al.* 1989; Celetti, 2006) y poca expansión foliar (Fredeen *et al.*, 1989), retraso en la maduración y pobre desarrollo de frutos y semillas (Dullam, 2005). La deficiencia de P se ha señalado como la posible causa de reducción del área foliar, debido a una disminución en la expansión de las células epidérmicas foliares (Fredeen *et al.* 1989). Así mismo, la disminución del crecimiento foliar debido a las deficiencias de fósforo en especies de monocotiledóneas, tales como *Zea mays* y *Lolium perenne* fue señalada por Assuero *et al.* (2004) y Kavanová *et al.* (2006), quienes argumentaron que tales disminuciones son el resultado de una alteración de la división y elongación celular. Por su parte, Bernal *et al.* (2007) reportaron que la reducción del crecimiento de la parte aérea de plantas de caraota variedad C60 se debió parcialmente a la disminución del contenido de P soluble disponible para los procesos celulares. En tal sentido Marschner, (1995) aseguró que el P afecta el crecimiento porque está involucrado en una gran cantidad de procesos metabólicos y es un componente integral de intermediarios de la respiración y la fotosíntesis; y además, tiene un papel regulatorio en la formación y transporte de azúcares y almidón en las plantas.

Desarrollo de la planta.

Muchas especies de plantas tales como frijol, tomate, pimentón, maíz, girasol, trigo, entre otras, han sido utilizadas para estudiar los efectos de la carencia de fósforo sobre su crecimiento y desarrollo (Fredeen *et al.*, 1989; Celetti, 2006; Marschner, 1995; Ascencio, 1996; Ascencio y Lazo, 1997; Kavanová *et al.*, 2006; Assuero *et al.*, 2004; Bernal *et al.*, 2007; entre otros), algunas exhiben respuestas rápidas, (Arnuaede, 1994) lo que ha permitido caracterizarlas.

Acumulación de Biomasa y Área Foliar

La supervivencia y crecimiento de las plantas está ampliamente relacionada con su capacidad de absorber nutrimentos del ambiente donde se desarrollan (Aerts, 1990). La optimización de este proceso está relacionada también con los patrones de distribución de la biomasa y el uso de nutrimentos, lo que entraña diferencias entre especies (Abrahamson y Carswell, 1982). En este sentido, Narang *et al.* (2000) indicaron que una fuente adecuada de fosfato inorgánico aumenta perceptiblemente la formación de la materia seca del tallo de las plantas. Por su parte, Belami (2009) encontró que la baja suplencia de P redujo la biomasa seca de tallos, la tasa de crecimiento relativo, el número de hojas, el área foliar total por planta y la altura de la planta en genotipos de papa (*Solanum tuberosum* L.) ineficientes bajo condiciones de deficiencia de P, más que en aquellos eficientes. De igual forma, Shahbaz *et al.* (2006) encontraron que la deficiencia de fósforo redujo marcadamente la biomasa seca de tallo, así como la biomasa seca de raíces de diez cultivares de *Brassica* estudiados.

Por su lado, Santana (2010) encontró importantes reducciones en el vástago de *Crotalaria juncea* a distintas edades, creciendo hidropónicamente en condiciones de deficiencia de fósforo.

Pérez-Corona y Verhoeven (1999) estudiaron la distribución de la biomasa de tres especies del género *Carex* (Cyperaceae) cultivadas en suelo con diferentes contenido de fósforo y encontraron interacciones significativas entre la distribución de la biomasa y el contenido de fósforo en la planta en relación con el estatus de fósforo en el suelo.

Chaudhary y Fujita (1988) observaron una reducción severa del área foliar en tres especies de leguminosas sometidas a la deficiencia de fósforo. Resultados similares reportan Cordero *et al.* (2005) en plantas de *Crotalaria spectabilis* creciendo en +P y -P, indicando que la deficiencia de fósforo estuvo asociada a una marcada reducción del área foliar.

Por su parte, Ascencio (1996) en un trabajo sobre identificación de algunos marcadores fisiológicos de las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo, reportó una reducción en la biomasa total y área foliar de especies silvestres y cultivadas con

bajos niveles de fósforo, encontrando que la especie *Ruellia tuberosa* fue la más afectada bajo las condiciones de estudio.

Fernández (1990) encontró reducciones significativas en la materia seca en plantas de frijol (*Vigna unguiculata*), en condiciones de deficiencia de P, luego de 28 días de edad. De la misma forma, Lynch *et al.* (1991) encontraron resultados similares pero en caraota (*Phaseolus vulgaris*). Rao y Terry (1989) encontraron que en *Beta vulgaris* la deficiencia de fósforo redujo de manera significativa la biomasa de la planta; sin embargo, la acumulación de materia seca en raíces fibrosas no fue afectada significativamente.

Blanco y Ascencio (2001) estudiando el efecto de la deficiencia de P sobre los índices de eficiencia asociados al crecimiento, partición de asimilados y utilización de fósforo después de un período de recuperación; en *Amaranthus dubius* Mart. ex Thellung encontraron una reducción de la materia seca, así como del área foliar en las plantas bajo condiciones de deficiencia de fósforo.

Li *et al.* (1997) encontraron diferencias significativas en la biomasa total de plantas de tomate en condiciones de deficiencia de fósforo. De igual manera Cordero *et al.* (2005) encontraron que la materia seca total de plantas de crotalaria fue afectada por la deficiencia de fósforo mostrando valores de 1306 mg en +P contra 608 mg en -P.

Arnauade (1994) encontró que la acumulación de biomasa disminuyó con las dosis bajas de fósforo suministradas en el medio de crecimiento en plantas de *Phaseolus vulgaris*, *Vigna unguiculata*, *Solanum lycopersicon*, *Euphorbia heterophylla* y *Amaranthus dubius* Mart. ex Thellung; sin embargo, la especie *Amaranthus dubius* Mart. ex Thellung fue la más afectada en cuanto a la acumulación de materia seca en tallos y raíces, debido al déficit de fósforo. Así mismo, no observó crecimiento compensatorio de raíces de *Amaranthus dubius* Mart. ex Thellung sino más bien una disminución con el incremento del período de estrés por fósforo.

Qui e Israel (1992) reportaron una disminución de 82% de la materia seca en plantas completas de *Glycine max* por la deficiencia de fósforo. Así mismo, Pleniscar *et al.* (1994) encontraron reducciones de materia seca en hojas de plantas de *Helianthus annuus* por la deficiencia de fósforo.

Ascencio y Lazo (1997) reportaron reducciones en la acumulación de materia seca en las especies silvestres *Euphorbia heterophylla* y *Ruellia tuberosa*, ambas con mecanismos fotosintéticos C₃. De la misma manera, Halsted y Lynch (1996) señalaron para especies C₃ y C₄ que crecieron bajo déficit de fósforo una menor biomasa, en comparación con el control, y disminución tanto de la materia seca de la raíz como del vástago.

Bajo deficiencia del fósforo las reducciones en área foliar de las plantas se han atribuido a efectos directos del fósforo sobre la tasa de expansión foliar individual y una disponibilidad reducida de asimilados para el crecimiento de la hoja. Rodríguez *et al.* (1998) señalaron que la deficiencia de fósforo redujo significativamente el área de la hoja y la producción del peso seco de la misma en plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.). También observaron que en plantas deficientes de fósforo la tasa de expansión individual del área de la hoja durante la fase cuasi lineal de la expansión foliar, fue reducida significativamente. Igualmente, en hojas recién expandidas, la deficiencia de fósforo redujo la tasa fotosintética por unidad de área foliar a alta radiación.

Existen evidencias que indican una disminución en la fotosíntesis en plantas bajo condiciones de deficiencia de fósforo (Fredeen *et al.*, 1989; Passarinho *et al.*, 2000; Fujita *et al.*, 2004; Yong-fu *et al.*, 2006). La disminución de la tasa de fotosíntesis por unidad de área de hoja a su vez afecta a la tasa de asimilación neta y, por lo tanto, la tasa de crecimiento de la planta. Las respuestas podrían ser debido a la gravedad de la deficiencia de P y a la capacidad de la planta/genotipo para hacer frente a los bajos niveles internos de P (Kondracka y Rychter, 1997). Por lo tanto, los genotipos difieren significativamente en la capacidad para tolerar el estrés de P y el grado en que sus parámetros de crecimiento fisiológicos y morfológicos se ven afectados por la deficiencia de P (Fujita *et al.*, 2004; Yong-fu *et al.*, 2006).

Una disminución en el número de hojas en las plantas deficientes en P se puede atribuir a la iniciación foliar reducida y la actividad de los meristemos de los brotes (Chiera *et al.*, 2002). Por otra parte, el reducido tamaño de hojas individuales puede ser debido a la reducción de la tasa de división celular (Assuero *et al.*, 2004) o a la reducida expansión de células epidérmicas (Belami, 2009), que en última instancia afecta la tasa de expansión foliar. Lynch *et al.* (1991) y Colomb *et al.* (2000) observaron un menor

número de hojas en plantas bajo condiciones de deficiencia de P, en comparación a las cultivadas bajo condiciones de suficiencia, lo que en última instancia afecta la superficie foliar total de la planta.

Todo lo anterior pone en evidencia el claro efecto de la deficiencia de fósforo sobre la acumulación de la materia seca en las plantas y confirma lo señalado por Abadia *et al.* (1987), en cuanto a que el cambio fisiológico más importante en plantas de *Beta vulgaris* en condiciones de deficiencia de fósforo, fue la reducción en el crecimiento foliar que, en general, fue disminuida en un 80% en comparación con el control.

Por su parte, Ascencio y Lazo (1997) señalaron que la deficiencia de fósforo disminuyó el peso seco y el área foliar en las especies *Ruellia tuberosa* y *Euphorbia heterophylla*, pero el efecto fue más pronunciado en el área foliar por una progresiva reducción tanto en el número como en el tamaño de las hojas. Esto se corresponde con lo reportado por Dietz y Heilos (1990) quienes encontraron una reducción en el área foliar de hojas jóvenes de plantas de *Spinacea oleracea* estresadas por deficiencia de fósforo, lo cual estuvo asociado con una reducción en el número de hojas, fenómeno que consideraron como un claro indicador del retardo del crecimiento que experimentaron las plantas en estas condiciones.

Lynch *et al.* (1991) señalaron que los tratamientos de deficiencia de fósforo en *Phaseolus vulgaris* tuvieron más efecto sobre el área foliar que sobre la acumulación de materia seca, indicando además que la deficiencia de fósforo redujo el número final de hojas principalmente a través de una reducida ramificación y producción de nudos sobre el tallo principal.

Fernández (1990) señaló que el parámetro de crecimiento de mayor susceptibilidad a la deficiencia de fósforo en plantas de *Phaseolus vulgaris* y *Vigna unguiculata* fue el área foliar. De igual manera, Jacob y Lawlor (1991) reportaron que la deficiencia de fósforo causó una reducción en el área foliar en plantas de *Helianthus annuus*, *Zea mays* y *Triticum aestivus*, lo cual estuvo asociado a una mayor cantidad de células por unidad de área foliar en hojas deficientes de P; sin embargo, de menor tamaño. Así mismo, Arnuaude (1994) reportó una fuerte reducción en el área foliar en plantas de *Phaseolus vulgaris*, *Vigna unguiculata*, *Solanum lycopersicon*, *Euphorbia heterophylla* y *Amaranthus dubius*, Mart. ex Thellung en condiciones de deficiencia de

fósforo. Los mismos resultados fueron encontrados por Pleniscar *et al.* (1994) pero en *Helianthus annuus*. De igual manera, Briceño (2001) encontró una importante reducción del área foliar de plantas de tomate creciendo bajo condiciones de deficiencia de fósforo al igual que Santana (2010), pero en *Crotalaria juncea*.

Furlani *et al.* (2002) estudiaron la variabilidad de germoplasma de soya en relación a la absorción y la eficiencia de uso de P, y encontrando alta correlación entre la materia seca de la parte aérea de las plantas y materia seca total con los niveles de P en la parte aérea e índice de eficiencia de utilización de P, con lo cual clasificaron los cultivares en eficientes y responsivos, eficientes no responsivos, ineficientes responsivos e ineficientes no responsivos. Los cultivares eficientes y responsivos, mostraron los mayores valores para materia seca en la parte aérea, materia seca total e índice de eficiencia de acumulación de P, así como los menores niveles de P en la parte aérea.

Aziz *et al.* (2005) en un trabajo sobre diferenciación en la absorción, transporte y utilización de fósforo en 20 cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.), evaluaron la respuesta del crecimiento y la eficiencia de utilización de P en plantas de arroz desarrolladas hidropónicamente con niveles suficientes (260 μM P) y deficientes (26 μM P) de P, encontrando diferencias significativas en la acumulación de biomasa en ambos niveles de P. El contenido de P varió significativamente entre los cultivares también en ambos niveles de suplencia de P. Así mismo, reportaron una correlación positiva en la producción de la materia seca del tallo con la biomasa radical, absorción y tasa de utilización de P, sugiriendo que estos son los principales parámetros morfológicos y fisiológicos para maximizar la producción del vástago en arroz en condiciones de deficiencia de fósforo.

Sistema radical: Desarrollo, morfología cuantitativa y arquitectura

Sin lugar a dudas las raíces de las plantas están sometidas constantemente a una serie de dificultades y limitaciones lo cual les impide ejercer de manera adecuada su función de absorción de nutrimentos, lo que consecuentemente, entraña la absorción de fósforo desde el suelo. Es por ello que diversos autores coinciden en señalar la

importancia de conocer todos los aspectos relacionados al sistema radical de los cultivos en relación a su desarrollo, morfología cuantitativa y su arquitectura.

Bolan (1991) indicó que el principal mecanismo por el cual algunos iones de la solución del suelo llegan a la interfase suelo – raíz es el flujo masal a través del agua y posteriormente se movilizan hacia dicho órgano mediante la difusión. La absorción de iones por las raíces ocurre desde el suelo que circunda la raíz a lo largo de los primeros centímetros desde el ápice. Por ser la raíz el órgano de la planta que está en estrecho contacto con el suelo, la suplenencia de un ion en particular dependerá de tres procesos básicos; en primer lugar la intersección del ion por la raíz, en segundo lugar el flujo masal y por último la difusión. Estos tres procesos son difíciles de separar, porque en cierto sentido se complementan. Por lo tanto, en ausencia de crecimiento de la raíz, el volumen de suelo explorado disminuye, disminuyendo también la posibilidad de que un mayor número de iones entren en contacto con la raíz. Sin flujo masal la absorción de agua por la raíz se restringe y por consiguiente su crecimiento es menor, afectando la exploración de un volumen de suelo y disminuyendo las posibilidades para que ocurra la difusión.

El crecimiento del sistema radical es afectado por un amplio rango de propiedades del suelo. La capacidad de las raíces para crecer en profundidad tiene muchas implicaciones por el uso del agua, aire (O₂) y el ciclo biogeoquímico en los ecosistemas, siendo afectada por factores genéticos y ambientales (Gregory, 2006).

Las raíces de las plantas son responsables de la absorción de agua y nutrición de las plantas y proveen un soporte físico a las mismas. Casi todo el sistema radical de muchas especies está hecho de raíces laterales que se originan postembrionicamente. El desarrollo de raíces laterales está controlado por diferentes factores, incluyendo concentración de nutrimentos en la planta y en el suelo (López-Bucio *et al.*, 2003). Esta plasticidad permite la adaptación del sistema radical a los suelos y a muchos ambientes heterogéneos y cambiantes, siendo muy importante para la supervivencia de la planta. En este sentido, Lynch (2007) indicó que la arquitectura radical es de creciente interés como un criterio de selección para la adaptación de los cultivos a condiciones de agroecosistemas con problemas tanto de suelo como de baja disponibilidad de nutrimentos.

Lynch (1995), en un estudio sobre la arquitectura de las raíces y la productividad de plantas, presentó un glosario con el fin de separar la arquitectura radical de otros términos. Así, definió cuatro términos: a) morfología radical, referida a las características relacionadas con el eje radial como un órgano, incluyendo características de la epidermis tales como pelos radicales, diámetro de la raíz, cofia, los patrones de aparición de raíces secundarias, ondulación del eje radical y senescencia de la corteza. b) topología radical, referida a la forma en que las raíces están conectadas entre sí a través de las ramificaciones. Como un tratamiento matemático, la topología radical es a la deformación o rotación de los ejes y es posible determinarla en sistema de trincheras. c) distribución del sistema radical relacionada con la presencia (más que con la orientación) en un gradiente de posición o en una cuadrícula. Típicamente, los estudios de distribución de raíces generalmente consideran la biomasa y la longitud del sistema radical como una función de factores tales como profundidad en el suelo, distancia desde el tallo y posición respecto a plantas vecinas; finalmente, d) la arquitectura, referida a la configuración espacial del sistema radical. Usualmente los estudios de la arquitectura radical no incluyen los detalles de las estructuras finas, tales como los pelos radicales, pero están comprometidos con el sistema radical entero.

En maíz se han encontrado dos sistemas de raíces que son fácilmente visibles a temprana edad. El sistema radical inicial y las raíces seminales, esto incluye la radícula y las raíces seminales laterales. Las raíces seminales ayudan a anclar las plántulas jóvenes y a proveer en ella los nutrimentos y el agua (Abendroth y Elmore, 2006).

Charles-Dominique *et al.* (2008) y Yang *et al.* (2004) coincidieron en señalar que, desde el punto de vista agronómico, el conocimiento de la estructura radical de los cultivos es importante y es necesaria la información con relación a cuatro aspectos fundamentales del sistema radical (i) la composición cualitativa y cuantitativa del sistema radical en detalle; (ii) validar si esto es una jerarquía en la estructura y función de la raíz. (iii) identificar el nivel de repeticiones estructurales, lo cual podría ser usado para simplificar las metodologías de observación en el campo y (iv) conocer las fases del desarrollo radical.

La longitud radical es generalmente considerada un factor importante en la absorción de P, pero esto no distingue si los cultivos con raíces más largas, son siempre eficientes en la absorción de P desde el suelo bajo niveles aprovechables de P. Sin embargo, Bates y Lynch (2001) indicaron que los rasgos arquitectónicos que pueden mejorar la absorción de P en suelos con bajos niveles de este elemento incluyen la longitud de la raíz y densidad de los pelos radicales.

Se ha observado, que el crecimiento relativo de la raíz aparenta disminuir con el aumento de los niveles de P (Narang *et al.* 2000).

Otani y Ae (1996) realizaron un estudio sobre la sensibilidad de la absorción de fósforo, cambios en la longitud radical y su relación con el volumen de suelo en varios cultivos desarrollados en potes de diferentes tamaños; concluyeron que la absorción de P por los cultivos está fuertemente correlacionada con la longitud radical en suelos donde la disponibilidad de P es alta, pero no en suelos con baja disponibilidad de P, o donde el volumen de suelo es limitado. Los resultados también sugirieron que los cultivos pueden usar mecanismos superiores a la longitud radical para incrementar la absorción de P. A este respecto, Kochian (2000) señaló que investigaciones fisiológicas recientes sostienen que el fosfato es transportado dentro de la raíz por un mecanismo activo de alta afinidad.

Lynch (1995) indicó que la arquitectura del sistema radical es importante para la absorción de fósforo, cuya disponibilidad en la mayoría de los suelos es espacialmente heterogénea y además variable con la profundidad. No obstante, las plantas a lo largo de sus complejos ciclos evolutivos han desarrollado estrategias que les permiten una absorción eficiente de fósforo. Así, Gilroy y Jones (2000) indicaron que una mejor absorción incluye un incremento de la superficie de la raíz mediante el incremento del crecimiento y desarrollo de los pelos radicales. Lynch y Beebe (1995) señalaron la síntesis y exudados de ácidos orgánicos para liberear el fósforo fijado, haciéndolo disponible para las plantas. De la misma manera, Otani y Ae (1996) señalaron que las modificaciones en la longitud, superficie, diámetro radical y densidad de pelos radicales son características morfológicas que influyen significativamente en la absorción de fósforo.

La cuantificación de parámetros de la raíz y su distribución son importantes para la comprensión de los factores que afectan la absorción de nutrimentos por los cultivos (Teo *et al.* 1995). Estos mismos autores estudiaron raíces de arroz (*Oryza sativa*) y suministraron información detallada sobre la morfología radical, la cual relacionaron con su crecimiento, crecimiento del tallo y absorción de nutrimentos. Los resultados sugirieron que los cultivares estudiados presentaron diferencias en la absorción de nutrimentos, principalmente en la etapa de desarrollo vegetativo.

En relación a lo anterior, Lynch y Beebe (1995) encontraron variaciones genéticas sustanciales en el crecimiento y la arquitectura de sistemas radicales de caraota, lo cual evidenció que los genotipos eficientes en la absorción de fósforo presentaron un sistema radical vigoroso, altamente ramificado y con muchos puntos de activo crecimiento. En este sentido, Lambers y Shane (2007) señalaron que la modificación en la morfología radical bajo condiciones de deficiencia de fósforo es, sin lugar a dudas una estrategia importante para las plantas de diversas familias botánicas.

Por otro lado, Wissuwa y Ae (2001) en un estudio sobre diferencias genotípicas de la presencia de pelos radicales en las raíces de maní (*Arachis hypogaea* L.) y su significancia para la absorción de fósforo, encontraron diferencias en la cantidad de fósforo absorbido entre genotipos, indicando dos estrategias de absorción diferentes. En el genotipo que carecía de pelos radicales, la absorción de fósforo se mantuvo debido al desarrollo de un sistema radical de mayor longitud; mientras que los genotipos con raíces cubiertas densamente por pelos radicales triplicaron su eficiencia en extraer fósforo del suelo.

En este mismo orden, Föhse *et al.* (1991) no encontraron correlación entre la absorción de fósforo y el radio de la raíz, pelos radicales o balance entre cationes y aniones en especies como caraota, rábano, trigo, espinaca, tomate y cebolla; concluyeron que la mayor contribución de los pelos radicales a la absorción de fósforo es debida a su área superficial, su pequeño diámetro y su crecimiento perpendicular al eje principal. Así mismo, Otani y Ae (1996) señalaron que plantas de maní presentaron una mayor tasa de difusión de fósforo por unidad de longitud radical en comparación con soya y sorgo. También indicaron que la densidad de los pelos radicales está relacionada con la función de absorción de fósforo.

Van Tichelen y Colpaert (2000) señalaron que la morfología y geometría de las estructuras radicales para la absorción de fósforo son importantes, especialmente su longitud. En consecuencia las raíces con mayor índice de superficie radical serían más eficientes en la exploración de un mayor volumen de suelo.

Lynch y Beebe (1995) encontraron modificaciones en la curvatura de raíces de *Phaseolus vulgaris* como respuesta a la baja disponibilidad de fósforo, con lo cual se modifica el volumen de suelo explorado por la estructura de umbela formada.

Pearse *et al.* (2006) reportaron una disminución en el radio de la masa radical con el incremento de la suplencia de fósforo para *Triticum aestivum* L., *Brassica napus* L., *Cicer arietinum* L. y *Lens culinaris* Medik. y un incremento solo para *Pisum sativum* L., mientras que las especies *Lupino* y *Vicia faba* no manifestaron respuesta.

Ferraroto (2009) en un estudio sobre la morfología radical de *Crotalaria juncea*, no encontró diferencias debidas a los tratamientos de fósforo sobre la longitud radical, sin embargo, bajo condiciones de deficiencia de fósforo (0,036 mM de P), se incrementó la densidad de raíces laterales, lo cual generó un aporte a la longitud radical total. Más recientemente, Santana (2010) encontró un aumento significativo de la longitud radical total en *Crotalaria juncea* a los 15 y 20 días de edad creciendo en condiciones de deficiencia de P.

Relaciones vástago/raíz

La lentitud en el suministro de algunos nutrimentos a la raíz, impuesta por la dinámica y fisicoquímica del suelo, las plantas deben explorar continuamente un sustrato mediante el crecimiento de las raíces. Este crecimiento debe realizarse en forma armónica con el de la parte aérea, ya que la condición de balance de la correlación, al menos en términos de peso seco, debe mantenerse para garantizar la sobrevivencia de la planta (Ascencio, 1996).

Una respuesta típica fisiológica de las plantas ante la deficiencia de fósforo en el vástago es la desviación de una mayor proporción de fotoasimilados hacia la raíz, lo cual disminuye la proporción vástago/raíz (Marschner, 1995; Hermans *et al.* 2006). En tal sentido, White y Hammond (2008) expresaron que tales respuestas conducen a un

aumento en la absorción de P, lo cual se logra por 2 vías: 1) al incrementar el área superficial de las raíces se garantiza un mayor contacto entre el suelo y las raíces para tomar el P y 2) ocurren cambios metabólicos en la raíz para movilización de P en la rizósfera que puede entonces ser absorbido por las plantas.

Por otra parte, Poorter *et al.* (2012) establecieron que las acumulaciones de biomasa son diferencialmente evidentes cuando las plantas crecen en condiciones de deficiencia de nutrientes, por lo que puede ocurrir un gran aumento de la biomasa de raíz en detrimento del tallo y especialmente de la biomasa de foliar, lo que en definitiva obedece a un equilibrio funcional, expresado en términos de relaciones del crecimiento.

Föhse *et al.* (1988) encontraron una disminución en la relación vástago/raíz como resultado de la deficiencia de fósforo. Ellos observaron que la proporción de raíces en relación con la parte aérea se incrementó en plantas de *Phaseolus vulgaris*, *Brassica napus*, *Spinacea oleracea* y *Solanum lycopersicon* bajo condiciones de deficiencia de fósforo, con lo que sugirieron que éste es un mecanismo de adaptación de las plantas que le proporciona una eficiente asimilación de fósforo en condiciones de deficiencia de este elemento.

En el mismo sentido, Khamis *et al.* (1990) reportaron que en plantas de maíz bajo condiciones de deficiencia de fósforo, a pesar de que el crecimiento del vástago fue similar al control durante los primeros 14 días, posteriormente ocurrió una fuerte reducción del vástago, en contraste con el desarrollo de las raíces.

Fredeen *et al.* (1989) reportaron para plantas de soya (*Glycine max*) que una deficiencia de fósforo causó una disminución significativa en la tasa de crecimiento del vástago 7 días después de haberse iniciado los tratamientos, encontrando que la materia seca del vástago en plantas deficientes de fósforo fue 17% menor que en las plantas control a los 21 días después del trasplante. Contrario a esto, la materia seca de la raíz no fue afectada por la deficiencia de fósforo sino hasta 17 días después del trasplante, representando una reducción de solo 24% a los 21 días después del trasplante. Por su parte, Marschner (1995) señaló que en caraota (*Phaseolus vulgaris*), la relación vástago/raíz disminuye desde 5,0 en plantas bajo condiciones de suficiencia a 1,9 en plantas deficientes de fósforo, y que esta disminución en plantas bajo condiciones de

deficiencia de fósforo está correlacionada con un incremento de carbohidratos hacia las raíces y consecuentemente con el aumento de éstas.

Por otro lado, Fageria y Baligar (1997) reportaron reducciones en la relación vástago/raíz en plantas de maíz en la medida que aumentaba la deficiencia de fósforo. De igual manera, Kondracka y Richter (1997) encontraron una reducción de hasta un 59% en la relación vástago/raíz en plantas deficientes en fósforo, en comparación con el control. Así mismo, Arnuaide (1994) encontró que en general, la relación vástago/raíz fue mayor en las plantas testigos que en aquellas creciendo bajo condiciones de deficiencia de fósforo en *Phaseolus vulgaris*, *Vigna unguiculata*, *Solanum lycopersicon* y *Euphorbia heterophylla*; sin embargo, esta tendencia no fue clara en *Amaranthus dubius*.

Por su parte, Santana (2010) encontró mayor correlación vástago/raíz en plantas de *Crotalaria juncea* de 15 días de edad, creciendo en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo en comparación a las que crecieron en el medio con suficiencia (+P) de fósforo, sin embargo, a los 20, 25 y 30 días la relación vástago /raíz fue mayor en las plantas en +P.

Relación desarrollo vegetativo/desarrollo reproductivo

La transición entre el desarrollo vegetativo y el reproductivo, necesariamente implica cambios en la relación fuente-sumidero; por lo tanto el mantenimiento de adecuados suministros de nutrientes en las fases iniciales del crecimiento de las plantas es fundamental para una óptima floración (Hansen y Lynch, 1998). El contenido de P en los cultivos también se ha mencionado como un factor que afecta esta relación dado que este elemento es requerido en casi todos los procesos metabólicos de la planta y frecuentemente, influencia la utilización de otros nutrientes (Dullam, 2005). En tal sentido, Casanova (2005) aseguró que la presencia de fósforo es fundamental en los procesos de floración y fructificación de las plantas. Un suministro suficiente de fósforo durante el crecimiento inicial de las plantas garantizan un adecuado crecimiento relativo de raíces, tallos y acumulación de biomasa; por el contrario, la baja disponibilidad de fósforo incrementa la biomasa seca de raíces en detrimento de la parte aérea; lo que

afecta el desarrollo reproductivo de la planta (Lynch *et al.*, 1991; Rao *et al.*, 1993). Lauer *et al.* (1989) encontraron que durante el desarrollo reproductivo de soya (*Glycine max* (L.) Merr.) el fósforo de las hojas fue removilizado a las semillas y esta removilización tuvo un efecto sobre la reserva de P inorgánico vacuolar, afectando el crecimiento de la planta; también encontraron que bajo altos niveles de P en la solución nutritiva, el P vacuolar fue el primero en agotarse, sugiriendo que el P de almacenamiento es removilizado en mayor medida que el P metabólico; así mismo, demostraron que ocurre una interrupción en el metabolismo del carbono en la fase reproductiva asociada con la escasa nutrición de fósforo. Otros factores como el estrés por agua puede en algunos casos favorecer el desarrollo reproductivo, induciendo cambios en las yemas vegetativas con una consecuente transformación de estas en yemas reproductivas. Además, el fotoperíodo y la poda se han mencionado como otros factores que afectan esta relación.

Fisiología y metabolismo

La disponibilidad del fósforo es una de las mayores limitantes que afectan el crecimiento de las plantas en ecosistemas naturales y agrícolas y el efecto de la deficiencia de este elemento sobre el crecimiento vegetal ha sido ampliamente estudiado, encontrándose que las especies de plantas pueden responder en formas diferentes. Básicamente la respuesta general abarca diversas estrategias anatómicas, morfológicas, fisiológicas y bioquímicas, lo cual permite a las plantas tener un mayor grado de sobrevivencia ante el factor estresante (Ascencio, 1996).

Fotosíntesis, respiración y relación fuente sumidero.

El P inorgánico (Pi) afecta el crecimiento porque está involucrado en una gran cantidad de procesos metabólicos y es un componente importante de intermediarios de la respiración y la fotosíntesis (Fuentes *et al.*, 2006; Marschner, 1995). También se ha señalado la existencia de un sensor de la deficiencia de P, que al ser activado induce una

reducción en la síntesis de ácidos nucleicos con una consecuente disminución en la tasa de crecimiento (Dietz, 1989).

Los efectos de la nutrición de fosfato inorgánico sobre la tasa fotosintética y la partición de fotoasimilados en hojas ha sido bien documentada (Theodorou y Plaxton, 1993)

La actividad fotosintética de cualquier cultivo se ve disminuida durante el estrés cualquiera sea su naturaleza; esto por lo tanto, afecta directamente la relación fuente-sumidero y en todo caso la producción de los cultivos. El estrés por nutrimentos afecta la tasa de crecimiento dado que la actividad fotosintética es definida como una función del desarrollo del área de la hoja, de la tasa fotosintética y de la respuesta en la proporción fuente-sumidero (Keig, 2003).

El rendimiento de los cultivos, desde el punto de vista tanto fisiológico como agronómico, depende de la relación fuente-sumidero entre los diferentes órganos, lo cual implica la dinámica de movilización de asimilados desde los órganos de producción o fuentes (mayormente las hojas) hasta los órganos de consumo (mayormente los frutos). En el caso del maíz, las hojas sirven a los granos de sumideros de manera que el rendimiento del cultivo esta igualmente determinado por el tamaño de la hoja (fuente) y la capacidad de los sumideros (mazorcas) (Ascencio, 2000). En el caso de la berenjena su sumidero está representado por sus frutos.

De acuerdo con Marschner (1995), más del 90% de la materia seca de las plantas consisten en compuestos orgánicos tales como celulosa, almidón, lípidos y proteínas. La productividad biológica por lo tanto está directamente relacionada en primer lugar con la fotosíntesis. En muchas plantas cultivadas la productividad no es solamente la producción total de materia seca sino también la partición de los fotoasimilados y la relación fuente-sumidero, así como sus mecanismos de control; todos ellos son de crucial importancia en la producción de los cultivos.

En las plantas superiores el sitio principal de fotosíntesis, la fuente (hojas verdes) y el sitio de consumo y almacenamiento, el sumidero (raíces, ápices del tallo, semillas y frutos), están separados en partes distintas, por lo que los fotoasimilados deben ser transportados de la fuente al sumidero. Todo este conjunto de eventos tienen especial significación en el crecimiento y producción de las plantas (Marschner, 1995).

En este sentido, Ascon-Bieto y Talón (2000) y Marschner (1995) indicaron que los mecanismos de estos eventos, de acuerdo a diversas consideraciones anatómicas es probable que tenga lugar en la inmediata vecindad de los tubos cribosos, desde las células de la vaina o el parénquima floemático, mediante un proceso de difusión facilitada por la presencia de iones potasio en concentraciones relativamente bajas. Desde el apoplasto la sacarosa se incorpora al complejo tubo criboso-célula acompañante mediante un cotrasporte de protones.

Diversas observaciones experimentales prueban que este es un mecanismo de carga en especies como *Vicia faba*, *Beta vulgaris* y *Zea mays*, en las que en el complejo tubo criboso-célula acompañante no aparecen conexiones simplásticas y transporta sacarosa (Taiz y Zeiger, 2002; Ascon-Bieto y Talón, 2000).

Quisenberry *et al.* (2003) aseguraron que los intentos para incrementar genéticamente las tasas fotosintéticas requieren del conocimiento de la relación entre la fotosíntesis y el estado de crecimiento directamente influenciado por el estatus nutricional, carga en los frutos y parámetros ambientales, pero, sin embargo, la relación fuente-sumidero está altamente influenciada por parámetros genéticos.

La capacidad de translocación de fotoasimilados desde la fuente al sumidero juega un importante papel durante la formación y producción del grano. Cui *et al.* (2003) caracterizaron las bases genéticas de rasgos representativos de la fuente, sumidero y tejido de transporte en relación con los rasgos de producción en arroz y encontraron que un acoplamiento pleiotropico es la base genética que correlaciona estos rasgos.

La información acerca de la partición de asimilados entre los órganos que los suministran (fuentes) y los órganos que se cosechan (sumideros), constituye un primer paso para determinar los factores fisiológicos que limitan el rendimiento (Gifford *et al.* 1984; Wardlaw, 1990).

Tanaka y Fujita (1997) estudiaron la relación fuente-sumidero en dos variedades de frijol mediante la manipulación del vigor relativo de la fuente y de la demanda, por medio de la remoción de hojas, ramas y vainas, encontrando que el factor más limitante del rendimiento de la semilla parece ser el tamaño de la demanda de acumulación.

Wu *et al.* (2004) estudiaron la deficiencia de fósforo en plántulas de árboles forestales sobre la biosíntesis de clorofila, la fotosíntesis y la partición de la biomasa y

encontraron que no hubo cambios significativos en el contenido de clorofila “a” y “b” ni en la clorofila total y carotenoides. Sin embargo, el contenido de nitrógeno en hojas y raíces, así como el contenido de fósforo en todas las partes de las plántulas, fueron reducidos bajo el estrés por fósforo. La reducción del contenido de nitrógeno en las hojas indujo la reducción de la eficiencia del fotosistema II. El efecto del estrés por fósforo sobre la biosíntesis de clorofila no afectó la fotosíntesis. Bajo estrés por fósforo, la biomasa total en las plántulas disminuyó pero más biomasa fue repartida hacia el interior de las raíces.

Rutas metabólicas y enzimas asociadas a la deficiencia de fósforo en la planta

En relación a las adaptaciones bioquímicas de las plantas al déficit de fósforo, se ha señalado extensivamente que una de las respuestas de las plantas a este evento es el aumento de la eficacia en la absorción del fosfato celular, por la expresión de los múltiples transportadores de fósforo en el plasmalema bajo regímenes variantes de nutrición por fósforo (Raghothama, 1999). Otros procesos relacionados con el uso y conservación del fosfato dentro de la planta, envuelven eventos como la disminución de la tasa de crecimiento, incremento en el crecimiento por unidad de P absorbido, redistribución del fosfato interno, modificación en el metabolismo del carbono y rutas respiratorias alternas (Schachtman *et al.*, 1998; Raghothama, 1999; Plaxton y Carswell, 1999 y Uhde-Stone *et al.*, 2003). Otras respuestas adaptativas de las plantas a la deficiencia prolongada de fosfato son a través de la inducción de vías alternativas de glicólisis y transporte electrónico mitocondrial (Theodorou y Plaxton, 1993).

Plaxton (2004) sugirió varios procesos metabólicos adaptativos que podrían promover la supervivencia de las plantas a la deficiencia de fosfato inorgánico. Los procesos que destacan son: la ruta alternativa de la glicólisis citosólica, el transporte de electrones mitocondrial y el bombeo de H^+ en la membrana vacuolar o tonoplasto. Estos procesos facilitan la respiración y el mantenimiento del pH vacuolar por las células en condiciones de deficiencia de fosfato inorgánico, dado que niegan la dependencia a los adenilatos y al fosfato inorgánico a niveles convenientes en la planta los cuales están

marcadamente reprimidos durante la deficiencia severa de fosfato inorgánico. Los ácidos orgánicos producidos por la fosfoenolpiruvato carboxilasa pueden ser también excretados por las raíces para aumentar la disponibilidad de fosfatos fuertemente enlazados a minerales del suelo (solubilizando fosfatos de Ca, Fe y Al). Un componente clave de estos procesos es el papel crítico secundario desempeñado por los sistemas de reciclaje metabólicos del fosfato inorgánico durante la privación del fosfato inorgánico. Las enzimas que intervienen catalizando las reacciones son: 1) hexoquinasa; 2) fructoquinasa; 3) difosfato nucleósido quinasa; 4) UDP-glucosa pirofosforilasa; 5) fosfoglucosa isomerasa; 6) fosfoglucosa mutasa; 7) NAD deshidrogenasa dependiente de gliceraldehído-3-fosfato y 8) la 3-fosfoglicerato quinasa.

García-Sánchez *et al.* (1996) en un estudio con plantas de *Gracilaria* (una macroalga marina) cultivadas por 15 días en medios con dos concentraciones de Pi: 3 μ M (tratamiento bajo en Pi) y 30 μ M (tratamiento alto en Pi), encontraron que las cantidades de ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO), ficobiliproteínas, clorofila “a” y de proteínas solubles totales fueron más altas en el tratamiento con alto Pi, en comparación con el tratamiento bajo en Pi. El contenido de N total de las plantas con menor Pi fue más bajo que en las plantas desarrolladas en altas concentraciones de Pi mientras que la cantidad de C total fue más alta en plantas desarrolladas en bajo Pi. El aumento del contenido de RUBISCO en el tratamiento alto en Pi fue tres veces mayor y paralelo al aumento de la tasa fotosintética máxima que aumentó cinco veces. Esta correspondencia también fue encontrada en el tratamiento bajo en Pi en el cual el contenido de RUBISCO y la fotosíntesis no cambiaron significativamente a partir de los valores iniciales. Los resultados sugirieron que las macroalgas marinas sometidas a la deficiencia de Pi exhiben una disminución del crecimiento causado no sólo por la implicación del Pi en transferencia de energía en la fotosíntesis y la respiración, sino también por la disminución de la cantidad de pigmentos fotosintéticos y de RUBISCO.

González-Meler *et al.* (2001) investigaron si la ruta de respiración alternativa actúa como puente de electrones en la ruta del citocromo bajo condiciones de crecimiento con suplencia limitada de fósforo en hojas de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y *Gliricidia sepium* Walp. La respuesta de la respiración a la baja suplencia de fósforo varió entre especies. El crecimiento en

condiciones de bajo fósforo redujo la actividad en la ruta del citocromo en caraota y tabaco. La actividad de la ruta alternativa se incrementó solamente en hojas de caraota en respuesta al bajo contenido de fósforo pero no en tabaco. En el caso de *G. sepium*, la ruta de actividad del citocromo se mantuvo invariable mientras que la actividad de la ruta alternativa se incrementó con la baja nutrición de fósforo. A bajos niveles de fósforo se incrementaron los niveles de las proteínas oxidasas alternativas en hojas de caraota y de *G. sepium*, pero no en tabaco, sugiriendo una dependencia de la actividad de la ruta alternativa sobre el nivel de la proteína. Los resultados demostraron que la ruta alternativa no actúa siempre como puente del electrón en respuesta a la restricción puesta abajo de la ruta del citocromo impuesto por la baja suplencia de fósforo.

Plaxton (2006) señaló que una característica extraordinaria del metabolismo de carbohidratos en la planta es la ruta glicolítica citosólica. Por sí misma, es una compleja red que contiene reacciones enzimáticas paralelas en el nivel de la sacarosa, fructosa-6-fosfato, gliceraldehído-3-fosfato y metabolismo del fosfoenolpiruvato (PEP). En cada puente de la reacción de la glicólisis citosólica la planta evita una reacción glicolítica clásica, que es dependiente de un nucleótido de adenina o un ortofosfato inorgánico (Pi) como un cosustrato. Según lo discutido anteriormente, esta flexibilidad también permite la utilización preferencial del pirofosfato inorgánico (PPi) como un donador de energía, particularmente cuando el pool de ATP celular disminuye durante tensiones, tales como anoxia y deficiencia de Pi.

La tolerancia al estrés por deficiencia de fosfato inorgánico (Pi) en las plantas, parece depender de una combinación de adaptaciones morfológicas y metabólicas de las especies y tejido-específicas. Los procesos accionados por el PPi pueden ser una faceta crucial de las adaptaciones metabólicas de las especies de plantas tolerantes a ambientes extremos ya que causan una depresión en el pool de ATP (pero no de PPi); esto es indicado por una significativa sobrerregulación de la sacarosa sintetasa y de la fosfofructoquinasa dependiente del PPi, producto de una severa deficiencia de Pi (Plaxton, 1996; 2004).

El descubrimiento en 1979 de la fosfofructoquinasa dependiente del PPi (PPi-PFK) estrictamente citosólica en plantas y de su potente activación por bajas concentraciones del metabolito regulador de fructosa-2,6-bisfosfato llevó a una oleada

de investigación sobre el papel de PPi en el metabolismo de la planta. Es evidente ahora que PPi-PFK es una enzima adaptativa de las plantas cuya actividad y composición de la subunidad es dependiente de una variedad de señales ambientales, de desarrollo, de las especies y tejidos específicos (Plaxton 1996, 2004).

Usuda y Shimogawara (1992) investigaron los efectos de bajas concentraciones de fosfato sobre el contenido de proteínas solubles, la actividad de 12 enzimas diferentes y la tasa de fotosíntesis y respiración en el área foliar de hojas de maíz (*Zea mays* L.); y encontraron que a bajas concentraciones de fosfato ocurrió una drástica disminución de la tasa fotosintética en un 6% de la máxima tasa observada en las plantas control 24 días después de la siembra. Las bajas concentraciones de fosfato casi no tuvieron efecto sobre la tasa de respiración hasta 21 días después de la siembra. Pero la tasa respiratoria disminuyó progresivamente a cerca de 55% de la tasa observada para las plantas control. El contenido de proteínas solubles a bajas concentraciones de fosfato decreció a 56% del máximo contenido en las plantas control. Los cambios en las actividades de las enzimas en concentraciones bajas de fosfato mostraron diversos y diferentes patrones. La actividad del piruvato, ortofosfato diquinasa, 3-fosfoglicerato quinasa, fosfoenolpiruvato carboxilasa, ribulosa 1,5-difosfato carboxilasa, fructosa 1,6-difosfato aldolasa, catalasa, fosfohexosa isomerasa, fructosa 1,6-difosfatasa cloroplástica y ADP-glucosa pirofosforilasa disminuyó constantemente desde 100 a 85% de la máxima actividad encontrada en plantas control con edades entre 18 a 21 días.

Juszczuk *et al.* (2001) estudiaron los síntomas del estrés oxidativo de *Phaseolus vulgaris* L. durante la deficiencia de fosfato y encontraron que durante la prolongada deficiencia de P en plantas de *Phaseolus* y severa disminución de la concentración de fosfato hubo un incremento de peroxidación de lípidos y altas concentraciones de peróxido de hidrógeno en los tejidos de las raíces. También encontraron alta actividad de catalasa y de peroxidasa total en los extractos de raíces deficientes de fosfato en comparación con los controles; concluyeron que la deficiencia de fosfato es un estrés abiótico que impone un estrés oxidativo en células de raíces de *Phaseolus vulgaris*.

Las plantas obtienen el fósforo como ion fosfato inorgánico, el cual es tomado desde el suelo por las raíces; sin embargo, la disponibilidad de este ion es a menudo limitada en suelos con altos contenidos de P (Marschner, 1995; Schachtman *et al.* 1998).

Las plantas responden a los bajos niveles de fósforo con un rápido incremento en la tasa de absorción de P y un consecuente incremento en el número de transportadores de P (Liu *et al.*, 1997; Muchhal y Ragothama, 1999; Daram *et al.*, 1998; Smith, *et al.*, 1997). Los niveles de otras enzimas implicadas en la movilización de P desde compuestos orgánicos como la fosfatasa ácida también se incrementan en respuesta a los bajos niveles de P (Tadano y Sakai, 1991; Li y Tadano, 1996; Ascencio 1997; Duff *et al.*, 1994).

Feng *et al.* (2002) estudiaron las respuestas diferenciales de plantas de arroz al estrés por bajo fósforo y su mecanismo fisiológico adaptativo e indicaron que la eficiencia del fósforo en la planta es determinada por dos factores: la absorción de P (eficiencia de absorción) por las raíces y utilización del fósforo absorbido dentro de la planta (utilización eficiente). Ellos encontraron que el coeficiente de correlación entre estos dos factores fue significativo (0.934), indicando que la absorción de P fue esencial para la supervivencia de las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo. Así mismo, la movilización de P por el incremento de la exudación radical de ácidos orgánicos y la actividad fosfatasa contribuyó a la tolerancia del estrés por deficiencia de fósforo en plantas de arroz.

Variaciones en la eficiencia de absorción de P por diferentes especies (Hanway y Olson, 1981), y por cultivares de una misma especie (Clark, 1983; Krannitz *et al.*, 1991) han sido atribuidos a diferentes mecanismos de las plantas para captar y utilizar el P en suelos deficientes en este nutrimento. En tal sentido, Hedley *et al.* (1994) señalaron cuatro mecanismos externos en la rizósfera que son determinantes en la eficiencia de absorción de P por las plantas: a) modificación del sistema radical; b) cambios del pH en el suelo inducido por las raíces al liberar agentes quelatantes, ácidos orgánicos y otros compuestos, los cuales alteran la química del suelo, pudiendo ocurrir solubilización del P-inorgánico; c) asociación de las raíces con hongos micorrízicos (Bolan *et al.* 1987) y d) habilidad para utilizar el P-orgánico del suelo a través de la actividad de liberación de enzimas fosfatasa ácidas por las raíces y microorganismos del suelo, que actúan sobre la materia orgánica originando una mineralización netamente bioquímica (McGill y Cole, 1981).

Se considera que muchas plantas son capaces de secretar fosfatasas ácidas desde las raíces cuando crecen bajo condiciones de deficiencia de fósforo (Tadano y Sakai,

1991; Ascencio, 1997; Li *et al.*, 1997). Otras enzimas como las fitasas también pueden ser secretadas.

La presencia de las enzimas fosfatásicas en la superficie radical ha sido asociada con la habilidad entre especies y dentro de una misma especie o cultivar para crecer en suelos con bajos contenidos de P (Rubio *et al.*, 1990). La relación entre la deficiencia de fósforo y la secreción de enzimas fosfatasa extracelulares como la fosfatasa ácida, ha sido ampliamente considerada en los últimos años. La habilidad de secretar fosfatasa ácida por las raíces varía no solo con la especie, sino también de acuerdo al estadio de crecimiento y al tiempo de exposición al estrés por fósforo; así, García y Ascencio (1992) y Briceño (2001) encontraron que en plantas de tomate (*Solanum lycopersicon*) la actividad de la enzima fosfatasa ácida fue mayor cuando las plantas estuvieron más tiempo bajo estrés. Por otro lado, Ascencio (1994) en un estudio con *Vigna unguiculata*, *Gossypium hirsutum* y *Cajanus cajan*, encontró que la actividad de la fosfatasa ácida disminuyó con la edad de las tres especies de plantas.

La fosfatasa ácida es una fosfomonoesterasa que cataliza la hidrólisis del P de compuestos orgánicos, liberando el fósforo inorgánico. Muchos autores coinciden en afirmar que se trata de una enzima inducible, cuya actividad aumenta significativamente en algunas especies de plantas silvestres y cultivadas bajo condiciones de deficiencia de P (Tadano y Sakai, 1991; Li y Tadano, 1996; Ascencio 1997; Briceño, 2001; Santana, 2010).

Wasaki *et al.* (1999) estudiaron la enzima fosfatasa ácida secretada libremente de raíces de *Lupino* sp. y concluyeron que la actividad de la enzima se induce como consecuencia de una baja concentración de fósforo en el medio externo y no por una disminución en la concentración de P en los tejidos de la planta. También demostraron que el período de inducción de la enzima *in vitro* estuvo alrededor de 6 horas. Sin embargo, más recientemente Wasaki *et al.* (2003) sugirieron que la disminución de la concentración de P interna estimuló tanto la expresión de la fosfatasa ácida, como la formación de raíces proteoideas en la misma especie. En tal sentido, Wasaki *et al.* 2008 indicaron que la fosfatasa ácida es una enzima inducible debido a que el ARNm LASAP2 que codifica para la enzima, se acumula por la disminución interna de fósforo

en los tejidos de las plantas y de esta manera se activan los mecanismos de secreción hacia el medio externo.

Nakazato *et al.* (1997) encontraron que aproximadamente el 20% de la actividad fosfatasa inducible fue recuperada de la fracción de la pared celular de *Spirodela oligorrhiza* desarrollada en condiciones de deficiencia de fósforo.

Las fosfatasas ácidas inducidas por la deficiencia de fósforo en lupino blanco, son similares a otras fosfatasas, dado que estas pueden hidrolizar formas de fósforo de numerosos sustratos. La fosfatasa ácida derivada fue una glicoproteína con una amplia especificidad de sustrato. La síntesis y exudación de una fosfatasa ácida que puede liberar fósforo de numerosos sustratos aparentemente es una eficiente adaptación para la deficiencia de fósforo. Lupino blanco secretó copiosas cantidades de fosfatasa ácida cuando creció bajo deficiencia de fósforo (Miller *et al.*, 2001).

Sachay *et al.* (1991) desarrollaron plantas de maíz en soluciones nutritivas y encontraron que para maíz es necesario un período de 5 semanas antes de que sea posible observar diferencias entre los tratamientos con y sin fósforo. Ellos también pudieron identificar tres patrones de respuesta al estrés por fósforo en estas plantas: 1) las plantas de maíz cuando se desarrollan en medios de crecimiento pobres en fósforo distribuyen una mayor cantidad de recursos para el desarrollo de las raíces; 2) las raíces de las plantas son mucho más largas y menos ramificadas en plantas estresadas que en las normales y 3) las raíces de plantas deficientes de fósforo secretan grandes cantidades de enzima fosfatasa ácida a partir de su superficie.

Gaume *et al.* (2001) investigaron algunos mecanismos, que permiten a genotipos de maíz adaptarse a suelos con baja disponibilidad de fósforo. La producción de materia seca, la relación tallo/raíz, la longitud radical y la exudación por la raíz de ácidos orgánicos y fosfatasa ácida fueron investigadas en cuatro genotipos de maíz creciendo en condiciones de deficiencia y suficiencia de fósforo en cultivos hidropónicos estériles. En este estudio se encontró un aumento en el desarrollo de la raíz y aumento de la fosfatasa ácida en los exudados radicales bajo condiciones de deficiencia de P en todos los genotipos de maíz ensayados.

Wasaki *et al.* (2003) encontraron secreción de fosfatasa ácida en *Lupinus albus* L. cv. Kievskij mutante) cuando creció en condiciones de bajo fósforo aprovechable. Así

mismo observaron que en las plantas bajo estas condiciones de crecimiento se induce un vigoroso desarrollo de raíces agrupadas. La expresión de genes de la fosfatasa ácida en raíces agrupadas y raíces normales también fue estudiada y encontraron que la expresión génica fue inducida por una disminución interna de la concentración de fósforo y fue especialmente alto en raíces agrupadas formadas bajo condiciones de deficiencia de fósforo.

Jonson *et al.* (1996) estudiaron el desarrollo de raíces agrupadas y la expresión de fosfoenolpiruvato carboxilasa en raíces de *Lupinus albus* L. creciendo con 1 mM de fósforo (tratamiento +P) y sin fósforo (tratamiento -P) y encontraron una más rápida formación de raíces agrupadas en -P, así como grandes cantidades de fosfoenolpiruvato carboxilasa, mRNA, fosfoenolpiruvato carboxilasa con actividad específica y enzimas proteínicas. Los resultados encontrados sugirieron que lupino blanco tiene una concertada regulación en el desarrollo de raíces agrupadas, una regulación transcripcional de fosfoenolpiruvato carboxilasa y biosíntesis de ácidos orgánicos para la exudación en respuesta a la deficiencia de fósforo.

Las principales enzimas responsables de la degradación del ácido fítico son las fitasas. Las fitasas son una clase especial de fosfatasas que catalizan la hidrólisis secuencial del ácido fítico a fosfato de inositol y, en algunos casos a inositol. Las fitasas son encontradas en una variedad de organismos, incluyendo las plantas (Barrientos *et al.*, 1994).

Se ha sugerido que las fitasas son otro tipo de enzimas fosfohidrolíticas que catalizan la hidrólisis del ácido fítico (mio-inositol hexafosfato) liberando Pi, aunque no había sido asociada a la deficiencia de fósforo, sino al mecanismo de movilización de P en semillas, plántulas y granos de polen. Sin embargo, Li *et al.* (1997) demostraron que la deficiencia de fósforo aumentaba la secreción de fitasas de las raíces de diferentes especies de leguminosas, así como de otras especies como gramíneas tropicales forrajeras.

A diferencia de la fosfatasa ácida, la fitasa no siempre se induce bajo condiciones de deficiencia de fósforo en todas las plantas, tal como lo señalaron Parra *et al.* (2004) en un estudio con dos genotipos de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) creciendo bajo condiciones de deficiencia de fósforo; observaron que la actividad fitasa aumentó en el

cultivar C60, mientras que disminuyó en el cultivar MAR1; esto comprobó que uno de los factores que influye sobre la respuesta de las plantas ante las deficiencias de P es el genotipo de la especie. De igual manera, Yadav y Tarafdar (2004) observaron una gran variación de la actividad fitasa en la rizósfera de distintas plantas, entre ellas, cuatro cultivares anuales, dos especies de pasto y tres especies arbóreas; lo cual también confirma que la actividad fitasa varía con las especies vegetales.

La fitasa en el exudado radical ha sido muy poco estudiada en comparación a la fosfatasa ácida; de esta última, existen amplias referencias de trabajos realizados en el Laboratorio de Metabolismo y Fisiología de Cultivos y Malezas Tropicales del Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, en Maracay, relacionados con la actividad de la fosfatasa ácida en la interfase suelo-raíces; así como la determinación de propiedades cinéticas de la enzima Na-soluble asociada a paredes celulares, secretada "*in vivo*" por raíces de especies de plantas silvestres y cultivadas, en condiciones de deficiencia y suficiencia de fósforo (García y Ascencio 1992, Fernández y Ascencio 1994; Ascencio 1996; Ascencio 1997; Briceño, 2001; Santana 2010).

Aunque se conoce poco acerca del mecanismo de utilización de los fosfatos de inositol por la raíces, la bibliografía demuestra que las fitasas podrían ser clave en el proceso, dado que se trata de una enzima ampliamente distribuida en plantas, animales, hongos, bacterias y otros microorganismos del suelo.

Algunos investigadores coinciden en afirmar que la enzima fitasa pudiera ser un tipo especial de fosfatasa ácida. Generalmente, las investigaciones tradicionales la han asociado a mecanismos de movilización de P en semillas. Recientemente, Briceño (2001), estudiando la actividad y propiedades cinéticas de la fitasa en secreción de raíces de tomate en condiciones de deficiencia de fósforo, encontró que la actividad de la enzima se mantuvo elevada en condiciones de deficiencia de fósforo sugiriendo que, probablemente, la secreción de esta enzima por las raíces de la planta está regulada por el contenido de fósforo en la planta.

Hübel y Beck (1996) encontraron actividad de la enzima fitasa en cortes finos de raíces de maíz. De la misma forma encontraron actividad de la fosfatasa en la estela y el córtex de las raíces primarias y la actividad de las fitasas fue confinada a la endodermis.

Richardson *et al.* (2000) observaron que plántulas de trigo exhibieron una habilidad diferencial para utilizar fósforo desde sustratos de fósforo orgánico cuando crecen en cultivos de agar bajo condiciones estériles. Las plantas mostraron una limitada habilidad para obtener fósforo desde el sustrato de hexafosfato de inositol, mientras otros sustratos monoéster tales como la glucosa 1-fosfato fueron fuentes equivalentes de fósforo para plantas creciendo como comparadores con fosfato inorgánico. La poca utilización de hexafosfato de inositol fue ejemplificada para significar la baja tasa de acumulación de materia seca y el reducido contenido de fósforo en los tejidos. La inhabilidad de plántulas de trigo para obtener fósforo a partir de hexafosfato de inositol fue debido a una insuficiente actividad de fitasa en las raíces o a una inapropiada localización de fitasa dentro de los tejidos de la raíces. Estos resultados fueron confirmados por la observación de que la habilidad de trigo para obtener fósforo a partir de hexafosfato de inositol fue significativamente mejorada cuando las plántulas fueron inoculadas con una bacteria del suelo (*Pseudomonas* sp. Cepa CCAR59), que posee actividad fitasa.

Gilbert *et al.* (1999) encontraron que raíces de plantas de *Lupinus* desarrolladas en condiciones de deficiencia de P (-P) tuvieron una actividad de fosfatasa ácida significativamente más alta tanto en extractos como en exudados radicales, comparadas con muestras de plantas en condiciones de suficiencia de P (+P) 10 días después de la emergencia. El incremento en la actividad en plantas -P fue más pronunciado en las regiones de raíces agrupadas. En contraste, no encontraron actividad de enzimas fitasas en plantas -P comparadas con plantas +P. Resultados similares para la enzima fitasa fueron reportados por Santana (2010) en *Crotalaria juncea*

Bosse y Köck (1998) reportaron que en plántulas de tomate (*Solanum lycopersicon* Mill.), las enzimas de movilización del fosfato (fosfatasa ácida, fitasa y ribonucleasa) respondieron a la ausencia de una fuente exógena de fosfato con un notable aumento en sus actividades específicas.

Finalmente, los estudios de las respuestas nutricionales de las plantas a la suplencia limitada de fósforo han revelado algunos mecanismos de adaptación que contribuyen a la sobrevivencia en ambientes con muy poco fósforo disponible. Aunque estas adaptaciones no son idénticas para todos los cultivos, ciertos aspectos se conservan

en una gran variedad de éstos creciendo en muy diversos ambientes. Las adaptaciones bioquímicas, fisiológicas y moleculares de las plantas a la deficiencia de fosfato proporcionan un excelente ejemplo de cómo la flexibilidad única del metabolismo de la planta y la transducción de la energía les ayuda a hacer frente a los ambientes estresantes. Estas adaptaciones también proporcionan un sistema útil para los estudios de la transducción de señales y, consecuentemente, a la expresión de genes para enfrentar tales situaciones. Las investigaciones futuras en este ámbito podrían proporcionar nuevas vinculaciones entre el control bioquímico y molecular del metabolismo de la planta. Una mejor comprensión del flujo de cambios a través de rutas alternativas y expresión de enzimas para la tolerancia de las plantas al estrés serían de invaluable interés práctico. Este conocimiento es relevante para la biotecnología agrícola a los fines de encontrar cultivos mejorados para ambientes extremos, que incluyan no sólo la deficiencia de fósforo sino de otros nutrimentos.

Interacción suelo-planta en la expresión y corrección de la deficiencia de fósforo en cultivos.

Comprender las condiciones básicas que afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas, las cuales deben ser medidas y luego integradas para obtener un mejor conocimiento de las condiciones que la rodean, impone hoy día un gran reto en las investigaciones relacionadas a la interacción suelo-planta. Hasta el momento se han identificado y cuantificado los factores que afectan el desarrollo de las plantas, pero ha sido muy poco lo que se ha logrado en la integración de ese conocimiento. Las características del sistema suelo-planta están reguladas por procesos físicos, químicos y biológicos; estos procesos, en definitiva, requieren energía, la cual procede de la fotosíntesis, de igual manera ocurren transferencias de solutos entre el xilema y el floema hacia arriba y abajo.

Los iones se mueven hacia los sitios metabólicamente activos como meristemos apicales, hojas jóvenes y estructuras reproductivas, pero a su vez, existen eventos limitantes de gran importancia como la absorción de nutrimentos por las raíces, lo cual a su vez es afectado por múltiples factores. En tal sentido, el proceso mineral-coloide-

solución-absorción-transporte-metabolismo puede ser afectado por factores implícitos en esta relación suelo-planta.

El análisis de un proceso en el cual un elemento nutritivo es removido de su posición en un mineral, se mueve a través del suelo y es incorporado a la planta, demuestra que se está en presencia de un proceso complejo donde hay múltiples factores que lo afectan.

Las plantas difieren en su habilidad para obtener nutrimentos, por lo que la idea de desarrollo y utilización de especies y cultivares tolerantes a condiciones de estrés por nutrimento (deficiencia o exceso) no es nueva (Lafever, 1981).

Una mejor comprensión y entendimiento de las bases moleculares y fisiológicas de la absorción, el transporte y la utilización de P puede conducir a la formulación de estrategias dirigidas a desarrollar mejores cultivares eficientes en el uso adecuado de P, para lograr cultivos sostenibles con menor empleo de fertilizantes de P (Shenoy y Kalagudi, 2005)

El suelo como sustrato para el suministro de fósforo a las raíces.

El suelo es el cuerpo natural donde se arraigan las plantas y es fuente fundamental de los elementos nutritivos que éstas requieren para su normal desarrollo. El suelo posee una serie de características que se agrupan en físicas, químicas, físico-químicas y biológicas, las cuales en una forma u otra afectan el crecimiento de las plantas, destacando en este caso su efecto sobre el aprovechamiento de los nutrimentos del suelo.

Las características físicas textura, estructura y porosidad del suelo son determinantes en el almacenamiento de agua y nutrimentos, movilidad de iones en la fase líquida, y principalmente en las pérdidas de nutrimentos contenidos en el suelo. Las características químicas están relacionadas con la naturaleza de los minerales y la disponibilidad de nutrimentos en el suelo, tanto en forma intercambiable como en solución. Las características físico-químicas están referidas principalmente a la capacidad de intercambio catiónico y el pH del suelo. La materia orgánica a pesar de no ser indispensable para los cultivos, al descomponerse en el suelo ejerce una serie de

efectos benéficos como la liberación de fósforo al suelo, entre otros. Aunque la cantidad total de P en el suelo puede ser alta, está a menudo presente en formas no disponibles o en formas que sólo están disponibles fuera de la rizósfera. Pocos suelos no fertilizados liberan P lo suficientemente rápido para apoyar las elevadas tasas de crecimiento de especies cultivadas (Schachtman *et al.*, 1998). En muchos sistemas agrícolas en los cuales la aplicación de P al suelo es necesaria para garantizar la productividad de las plantas, la recuperación de P aplicado a las plantas cultivadas en una temporada de crecimiento es muy baja, porque en el suelo más del 80% del P llega a ser inmóvil y no disponible para la absorción por las plantas debido a la adsorción, precipitación o conversión a la forma orgánica (Holford, 1997).

El P del suelo se encuentra en diferentes formas, tales como P orgánico y mineral (Figura 1). Es importante destacar que 20 a 80% de P en los suelos se encuentra en la forma orgánica, de la cual, el ácido fítico (inositol hexafosfato) es usualmente un componente importante (Richardson, 1994). El resto se encuentra en la fracción inorgánica conteniendo 170 formas minerales de P (Holford, 1997). Los microorganismos del suelo liberan las formas inmóviles de P a la solución del suelo y también son responsables de la inmovilización de P. La baja disponibilidad de P en la mayor parte del suelo limita la absorción por las plantas. Minerales más solubles, tales como K se desplazan a través del suelo vía flujo y difusión de masa, pero el P se mueve principalmente por difusión. Puesto que la tasa de difusión de P es lenta (10^{-12} a 10^{-15} $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), las altas tasas de absorción por las plantas crean una zona alrededor de las raíces lo que agota el P.

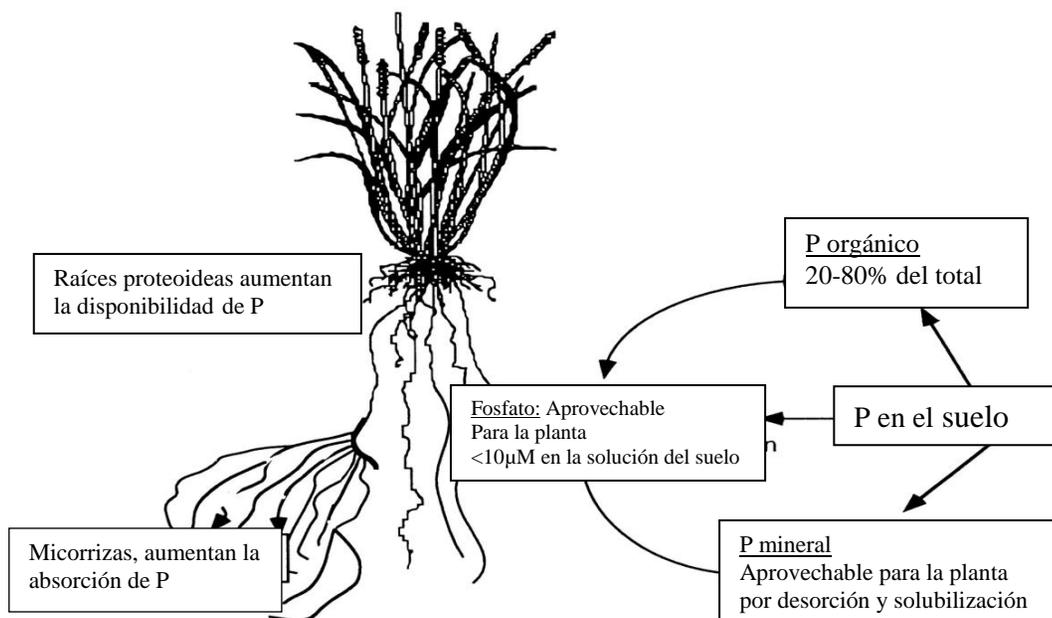


Figura 1. Adquisición del P del suelo por la planta (Adaptado de Richardson, 1994).

La geometría y morfología de la raíz de la planta son importantes para maximizar la absorción de P, porque los sistemas radicales que tienen mayores relaciones de área superficial sobre volumen explorarán más eficientemente un mayor volumen de suelo (Lynch, 1995). Por esta razón, las micorrizas son también importantes para la adquisición de P por las plantas, puesto que las hifas fúngicas aumentan el volumen de suelo que las raíces de las plantas exploran (Smith y Read, 1997). En algunas especies de plantas, las raíces agrupadas (raíces proteoideas) se forman en respuesta a las limitaciones de P. Estas raíces especializadas exudan grandes cantidades de ácidos orgánicos (hasta 23% de la fotosíntesis neta), los cuales acidifican el suelo y los quelatan cationes metálicos alrededor de las raíces, resultando en la movilización de P y algunos micronutrientes (Marschner, 1995).

El suelo como sistema biológico e interacción con la rizósfera.

Las raíces han sido descritas como los ingenieros del ecosistema del suelo, cuyas actividades crean un dominio único y funcional en el suelo (Lavelle, 2002). Esta

terminología describe acertadamente la rizósfera. Este dominio es, en última instancia, creado por las actividades físicas, químicas y fisiológicas de las raíces, su crecimiento a través del suelo, su absorción de agua y nutrientes, sus cambios de desarrollo, la senescencia y la muerte. Su contribución de energía y carbono a la rizósfera por los exudados y componentes estructurales de los tejidos es la fuerza motriz del metabolismo de la comunidad interactiva y compleja de los microorganismos y la fauna que se desarrollan allí y las cuales adicionalmente forman las propiedades de la región. La rizósfera es el límite que fluye a través de toda el agua, nutrientes, exudados y el intercambio de información entre la planta y la comunidad del suelo influenciada por la presencia de las raíces. Al igual que todos los límites el de la rizósfera es de carácter complejo, probablemente el más complejo entorno en el suelo (Belnap *et al.*, 2003).

A pesar de su intrínseca complejidad, el entendimiento de la rizósfera es vital si queremos solucionar las más inminentes crisis ambientales, tales como la alimentación sostenible, producción de fibra y energía, preservación de recursos hídricos y biodiversidad y mitigar el cambio climático (Jones y Hinsinger, 2008)

Existe un reconocimiento creciente de que la diversidad de la vida sobre la tierra, incluyendo la variedad de genes, especie y los ecosistemas, es una herencia natural irremplazable y crucial al bienestar humano y al desarrollo sostenible. El centro de este reconocimiento es que la zona del suelo circundante a las raíces de las plantas, la rizósfera, representa uno de los más diversos hábitats en el planeta y es el centro del funcionamiento del ecosistema (Van der Heijden *et al.*, 1998; Torsvik y Ovreas, 2002).

Lynch (2007) señaló que las variaciones genéticas sustanciales en la productividad de los cultivos en suelos estériles se han conocido por más de un siglo. Se ha desarrollado en los últimos años una mejor comprensión de los rasgos responsables de esta variación. La arquitectura de la raíz es críticamente importante y determinante para la exploración del suelo y por lo tanto para la adquisición de nutrientes. Los rasgos arquitectónicos bajo control genético incluyen gravitropismo básico de la raíz, la formación de raíces adventicias y las ramificaciones laterales que realzan la vegetación en el suelo son importantes para la adquisición del fósforo en suelos estériles. La variación genética en la longitud y la densidad de los pelos radicales es importante para la adquisición de nutrientes inmóviles tales como fósforo y potasio. Las variaciones

genéticas en la formación de aerénquimas corticales en la raíz y desarrollo de raíces secundarias, son importantes en la reducción de los costos metabólicos de crecimiento de la raíz y de exploración del suelo. La variación genética en la modificación de la rizósfera a través de la liberación de protones, de ácidos orgánicos y de enzimas es importante para la movilización de nutrimentos tales como fósforo y metales de transición así como para evitar la toxicidad por aluminio. Las variaciones genéticas de todos estos rasgos están asociadas a aumentos sustanciales de la producción en suelos con baja fertilidad.

Prácticas agronómicas asociadas a la corrección de la deficiencia de fósforo en cultivos.

La nutrición de fósforo en las plantas es proporcionada por varias formas de fosfatos. Aunque los fosfatos se encuentran naturalmente en los suelos, su poca disponibilidad conlleva sin embargo, al uso de enmiendas del suelo con fertilizantes fosforados para suministrar la nutrición de fósforo adecuada a los cultivos.

El fósforo orgánico puede constituir sobre el 90% del fósforo total del suelo (Harrison, 1987). La asimilación de esos compuestos orgánicos desde el suelo es crucial para el crecimiento de las plantas terrestres porque el fósforo es un mineral limitante pero esencial para la síntesis de biomoléculas vitales, tales como ácidos nucleicos, fosfolípidos y azúcares fosfatados. Aunque la mayoría del fósforo de los suelos existe como compuestos orgánicos (Turner *et al.*, 2002; Richardson, 1994), este no puede ser asimilado por las plantas a menos que este sea hidrolizado en fosfato inorgánico (Raghothama, 1999).

Las plantas requieren adecuados niveles de P en los primeros estadios del crecimiento para la óptima producción de los cultivos. La suplencia de fósforo a los cultivos es afectada por el P del suelo, el manejo de la fertilización fosforada en el suelo y las condiciones ambientales que influyen la fitodisponibilidad de P y el crecimiento radical. Un sistema de producción óptimo, requiere una suplencia adecuada de fósforo en el suelo o de adiciones de P. Cuando en los estadios tempranos de los cultivos la suplencia de fósforo es baja, la fertilización fosforada puede mejorar la nutrición de P y

el potencial de los cultivos. Alternativamente, bajo condiciones de baja suplencia de fósforo, el estímulo de asociaciones con micorrizas arbusculares podría aumentar la absorción de P por los cultivos en las fases tempranas del crecimiento, mejorando potencialmente la producción y sustituyendo el uso de fertilizantes fosforados al comienzo del crecimiento (Grant *et al.*, 2005). Por otra parte, una adecuada eficiencia de las plantas para absorber y utilizar el fósforo en situaciones de baja disponibilidad de éste elemento puede contribuir a aumentar su potencial productivo (Furlani *et al.*, 2002).

Para incrementar la producción, una gran cantidad de fertilizantes nitrogenados y fosforados son aplicados. En los últimos años se ha prestado más atención en la fertilización con P. Numerosos estudios han demostrado que la aplicación de altas dosis de P no sólo incrementan el rendimiento y la calidad, sino también disminuyen el problema de sequía mediante la promoción de un sistema radical más profundo y extensivo (Payne *et al.*, 1992; Rodríguez *et al.*, 1996; Singh y Sale, 2000). Sin embargo, la baja eficiencia de la absorción de P por las plantas es el principal problema asociado con las aplicaciones del mismo. En regiones con suelos calcáreos, el problema se intensifica debido a las interacciones entre el P, Ca y Mg (Hinsinger, 2001). El aumento de la disponibilidad de P inorgánico en el suelo para la absorción de la planta es un tema importante de investigación, así como con los aspectos prácticos (Zhang *et al.*, 2004).

La definición de la dosis de fertilizantes fosforados que se añade al suelo depende de la estrategia de fertilizantes utilizados. Existen básicamente dos estrategias de fertilización: la corrección gradual y la construcción y el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Sin embargo, en ninguno de ellos se tiene como objetivo aumentar la disponibilidad de fósforo, o de cualquier otro nutrimento, a partir de las dosis recomendadas de fertilizantes. Por lo tanto, conforme sea el contenido de P en el suelo, la dosis debe ajustarse para garantizar un adecuado suministro al cultivo y mantener los niveles óptimos en el suelo (Rheinheimer dos Santos *et al.*, 2008) (Figura 2).

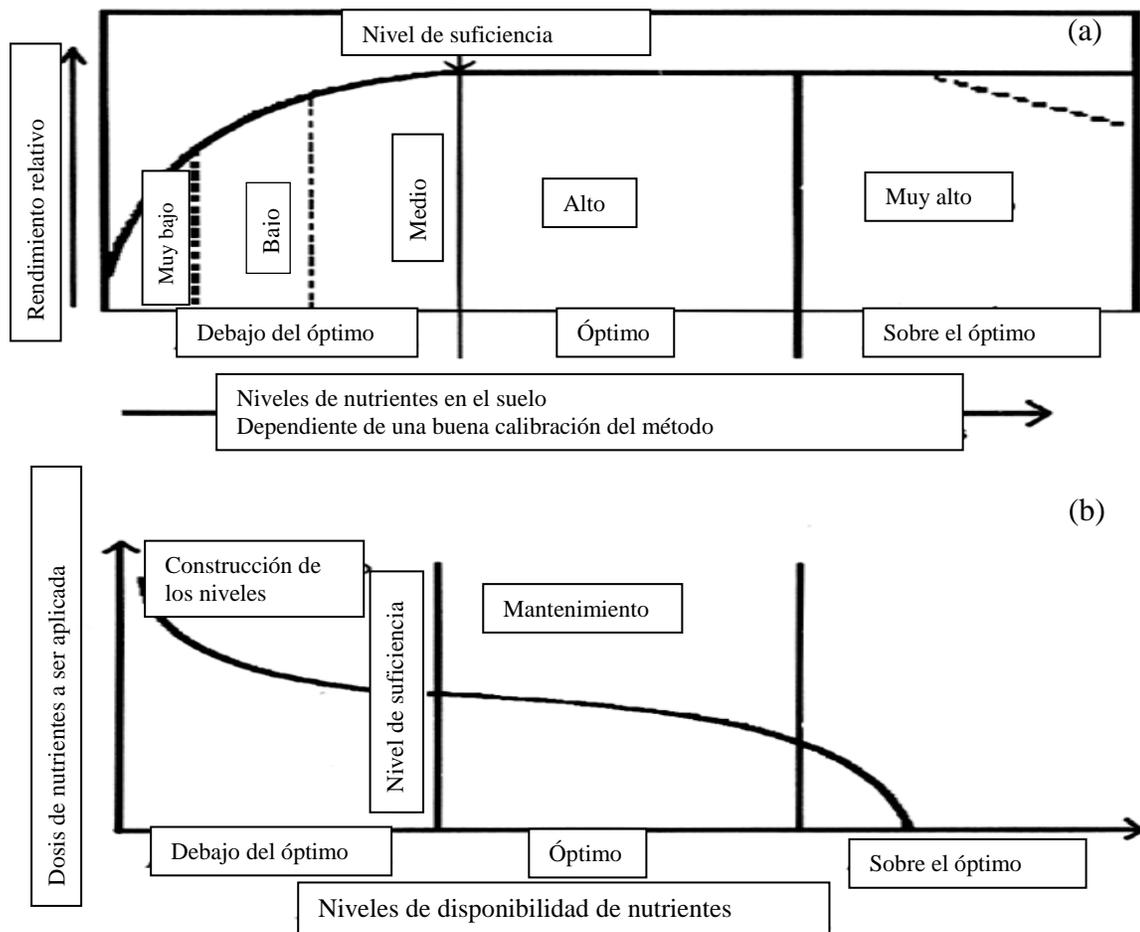


Figura 2. (a) Establecimiento de las clases de disponibilidad de fósforo con relación al rendimiento relativo de los cultivos y (b) dosis a ser aplicadas para maximizar la producción. Adaptado de Rheinheimer dos Santos *et al.* (2008)

La fertilización de correctiva es una práctica habitual en los sistemas de producción en algunos países del mundo; donde se ha adoptado la fertilización de corrección hasta 1986 y, desde allí, se ha elegido la estrategia de la construcción gradual de la fertilidad del suelo, básicamente, debido a las restricciones para la compra de fertilizantes. En este caso, la dosis es definida por análisis de suelos. Sousa *et al.* (2002) mencionaron que, para suelos con contenido de fósforo muy bajo, se debe adaptar a la definición de la dosis de fosfato que se añade para la corrección total. Para otros suelos, donde los niveles de fósforo disponible son medios, se recomienda la fertilización de corrección.

Otras de las prácticas relacionadas a la corrección de la deficiencia de fósforo en los cultivos son las que tienen que ver con la utilización de fertilizantes fosforados no convencionales, que eventualmente se usan como fertilizantes iniciadores; esto debido a que el fósforo puede estar presente en otras formas químicas, aunque estas son raramente encontradas en la industria agrícola. Estas formas son básicamente derivados del ácido fosforoso, y son llamados fosfitos. El fosfito más común es el de Potasio (mezcla de solución de KOH con ácido fosforoso) y las plantas lo toman como ión fosfito.

Una gran cantidad de productores en muchas partes del mundo aplican formulaciones que contienen fosfitos y que incluyen más de 10 marcas diferentes (Leymonie, 2007), las cuales son vendidas como fuentes superiores para la nutrición de fósforo en los cultivos (Raghothama, 1999; Ticconi *et al.*, 2001) y son recomendados como fertilizantes foliares para los cultivos con ventajas ecológicas adicionales, debido a que los fosfitos aparentemente no se acumula en el medio ambiente (Lanauskas *et al.*, 2006). Con esta idea se han usado para suplementar regularmente los programas de fertilización con fósforo. Sin embargo, aún cuando numerosas publicaciones indican que fosfito puede ser fácilmente absorbido por las hojas y raíces de las plantas (Carswell *et al.*, 1996, Förster *et al.*, 1998; Schroetter *et al.*, 2006) la literatura señala que no hay evidencias claras documentadas que indiquen que las plantas pueden usar fosfitos como una fuente directa de fósforo.

En este sentido, McDonald *et al.* (2001a) indicaron que el fosfito puede proveer fósforo de manera indirecta a las plantas después de ser oxidado a fosfato por las bacterias del suelo.

Recientes investigaciones han demostrado que cuando se incorpora fosfito al suelo, la actividad microbiana (*Escherichia coli*, *Pseudomonas stutzeri*, *Alcaligenes faecalis* y *Xanthobacter flavus*) oxida el fosfito a fosfato con rapidez (White y Metcalf, 2007). Después de 16 semanas, el 99,9% del fosfito original es convertido a fosfato. También se ha propuesto, que si se siembra un cultivo en un suelo fertilizado previamente con fosfito, este puede crecer de manera similar a aquellos cultivos en suelos fertilizados con fosfato (Lovatt y Mikkelsen, 2006). Sin embargo, muchas

investigaciones recientes revisan el problema de los fosfitos como fertilizantes (Barrett *et al.*, 2002).

Aunque la mayoría de las plantas absorben y traslocan fácilmente el fosfito, éste aparentemente no es oxidado o metabolizado rápidamente en las plantas. (Carswell *et al.* 1996 y 1997; Guest y Grant, 1991). En cambio, el fosfito está vinculado a efectos perjudiciales en plantas deficientes de P por la supresión de una amplia gama de respuestas de las plantas a la deficiencia de P (Carswell *et al.*, 1996 y 1997; Wells *et al.*, 2000; Ticconi *et al.*, 2001; Varadarajan *et al.*, 2002; Singh *et al.*, 2003) exacerbando consecuentemente los efectos nocivos a la deficiencia de P. Así, Ratjen y Gerendas (2009) postularon que el efecto negativo en el crecimiento de las plantas es más fuerte cuanto más bajo es el estado nutricional de P en las plantas.

Por otra parte, Abel *et al.* (2002) aseguraron que la inducción de al menos algunos genes inducibles por las deficiencias de P está regulada por el factor PHR1 y está influenciado por el estatus de Pi en toda la planta, posiblemente mediado por citoquininas. Por lo tanto, abundante fosfato así como la presencia de fosfito reprimen las respuestas morfológicas y moleculares de las plantas a la deficiencia de fósforo; evitando la aclimatación de plantas a las deficiencias de P, suprimiendo específicamente la expresión de los genes inducibles por la deficiencia de P (Carswell *et al.*, 1996 y 1997; McDonald *et al.*, 2001b; Ticconi *et al.*, 2001; Varadarajan *et al.*, 2002).

Así mismo, McDonald *et al.* (2001a) indicaron que cuando el fosfito es usado como fuente de fósforo, éste podría enmascarar la deficiencia de P dentro de la planta, con lo que ésta no manifiesta las típicas características por deficiencias de P y en consecuencia se produce un pobre desarrollo, lo cual afecta el rendimiento de los cultivos. Curiosamente, incluso las bajas concentraciones de fosfito aparentan ser perjudiciales para las plantas en condiciones de deficiencia de P, pero no en la que los cultivos están bajo condiciones de suficiencia de P (Ticconi *et al.*, 2001); sin embargo, los efectos negativos de fosfito sobre las plantas podrían ser superados por la aplicación de fosfato (Varadarajan *et al.*, 2002).

En un estudio realizado por Schroetter *et al.* (2006) con plantas de maíz, ellos indicaron que la aplicaciones foliares de fosfito de K no mejoró el crecimiento de las plantas en un ensayo de campo y en condiciones de suficiencia y deficiencia de P. En su

experimento en macetas, el crecimiento de las plantas de maíz tratadas con fosfito de potasio como única fuente de fósforo aplicado al suelo o foliarmente, fue fuertemente reducido.

Así mismo, cuando se aplicó fosfito foliarmente en fresa, éste no tuvo ningún efecto sobre el crecimiento de las plantas; por otra parte, la fertilización no tuvo ninguna ventaja en términos de incremento del rendimiento en comparación con la fertilización tradicional con P. El sabor de las fresas fue influenciado por la fertilización foliar adicional con fosfito haciendo los frutos más ácidos y menos dulces y los sólidos solubles totales fueron menores (Moor *et al.*, 2009).

Por otra parte, plantas de tomate y pimentón cultivados hidropónicamente tratados con fosfito técnico (Preparado del ácido fosforoso y neutralizado con KOH) y fosfito comercial, mostraron una significativa reducción del crecimiento en comparación con plantas fertilizadas con fosfato (Förster *et al.*, 1998; Varadarajan *et al.*, 2002).

Sukarno *et al.* (1993) demostraron la inhibición del crecimiento de raíces de *Allium cepa* después de ser tratadas con etil-fosfito de aluminio, sugiriendo que el fosfito puede interferir con el metabolismo de algunas plantas.

De la misma manera, Barrett *et al.* (2002) demostraron que el crecimiento de raíces y tallos de *Corymbia calophylla* y *Banksia brownii*, disminuyeron con dosis de fosfito de 24 kg ha⁻¹.

Un aumento en el crecimiento radical o una incrementada proporción raíz/tallo como marcadores de la respuesta al estrés por P se encontraron fuertemente inhibidas por fosfito en *Brassica nigra* (Carswell *et al.*, 1996), tomate (Varadarajan *et al.*, 2002), espinaca (*Spinacea oleracea*) y espinaca japonesa (*Brassica rapa* Var. “Komatsuna”) y céleri (*Apium graveolens* L.) (Thao *et al.*, 2008a,b; Thao y Yamakawa, 2008).

El crecimiento de las raíces (pelos radicales, longitud de raíces y densidad radical) que inducen las deficiencias de P, también se redujo significativamente por los tratamientos de fosfito en *Arabidopsis*. Así mismo, se reportó que la acumulación de antocianinas y la actividad de enzimas nucleolíticas inducibles por la deficiencia de Pi (Ribonucleasas, fosfodiesterasas y fosfatasa ácida) fueron efectivamente impedidas por fosfito (Ticconi *et al.*, 2001).

Estudios en *Brassica nigra* y *Brassica napus* por Carswell *et al.* (1996 y 1997) demostraron que la inducción de fosfatasa ácida, fosfoenolpiruvato fosfatasa, pirofosfato inorgánica dependiente, fosfofructoquinasa y transportadores de fosfato de alta afinidad en el plasmalema por las limitaciones de Pi fueron fuertemente inhibidos en la presencia de fosfito; ellos sugirieron que, efectivamente, el fosfito interfiere con las respuestas de la planta a la deficiencia de P, dado que estas enzimas son consideradas como marcadoras de la deficiencia de fósforo

Similarmente, Varadarajan *et al.* (2002) encontraron que la expresión de genes inducibles por la deficiencia de fósforo tales como LePT1 y LePT2 (transportadores de Pi de alta afinidad), LePS2 (fosfatasa ácida) y LePS3 y TPS11 (nuevos genes), fueron suprimidos en gran medida por el tratamiento de fosfito en plantas de tomate en condiciones de deficiencia de fosfato.

En céleri (*Apium graveolens* L.) cultivado hidropónicamente la adición de fosfito en rango de 0,1 a 2 mmol. l⁻¹ en la solución nutritiva, no mejoró el crecimiento de las plantas bajo ninguna dosis de suplencia de fosfato (baja 0,05 mmol. l⁻¹ y alta 0,5 mmol. l⁻¹) (Thao y Yamakawa, 2008). El crecimiento de céleri (hidropónico) fertilizado a bajo fosfato fue reducido significativamente por la aplicación de 2 mmol/l de fosfito.

En lechuga, Thao y Yamakawa (2010), reportaron que la adición de fosfito a la solución nutritiva a diferentes rangos de dosis desde muy baja (0,05 mmol. l⁻¹) a relativamente alto (2 mmol. l⁻¹) incrementó sustancialmente el P total en raíces y tallos, pero no mejoró el crecimiento de las plantas bajo varios niveles de suplencia de fosfato.

Estos resultados dejaron de lado las afirmaciones propuestas por Förster *et al.* (1998) y Young (2004) quiénes habían asegurado que las combinaciones de fosfito y fosfato eran más eficaces en cuanto a la asimilación por las plantas que cualquiera de los dos iones por sí solos

Más recientemente, Bachiega *et al.* (2011) en un estudio con 2 patrones de cítricas creciendo en suelo arenoso y soluciones nutritivas para evaluar el crecimiento de las plantas, las características fotosintéticas, la concentración de P total y soluble en hojas y raíces, usando fosfato, fosfito y su combinación, encontraron que las plantas fertilizadas con fosfato tuvieron una muy alta concentración de P total y peso seco total, mientras que las plantas control (P₀) tuvieron un bajo contenido de P total pero muy alta

longitud total de raíces así como una alta relación raíz/tallo. La clorofila en hojas (medida con Spad) y la asimilación neta de CO₂ de las plantas control y plantas con fosfito fueron similarmente bajas en comparación con las plantas con fosfato y fosfato + fosfito. Por otro lado, la respuesta del crecimiento en los tratamientos de la combinación fosfato + fosfito fueron intermedios entre los tratamientos con fosfato y fosfito por si solos. Adicionalmente, fosfito incrementó el fósforo total y soluble en hojas y raíces por encima del tratamiento control, pero esto no se tradujo en un mayor crecimiento de la planta.

Donova-Alt *et al.* (2008) analizaron la absorción, distribución sub-celular y efectos metabólicos de fosfito en células *in vivo* de tabaco usando Resonancia Magnética Nuclear basados en las propiedades cinéticas del transporte de fosfato en células de tabaco; ellos demostraron que el fosfito inhibe la absorción de fosfato de manera competitiva. Los estudios también mostraron una distintiva acumulación citoplasmática de fosfito en células con deficiencia de Pi, mientras que la suplencia de fosfato (Pi) resultó en una rápida salida de fosfito. El Pi celular precargado fue cambiado directamente por fosfito dentro de la vacuola. En cambio, cuando las células están precargadas de Pi, el fosfito se acumula casi exclusivamente en la vacuola. Basados en estas relaciones, se cree que los diferentes elementos regulatorios son responsables del transporte de fosfato y de fosfito desde el citoplasma hasta la vacuola. Estos investigadores creen que mientras que la razón para la absorción vacuolar de Pi es su almacenamiento, la razón de la absorción de fosfito pudiera estar asociada a una forma de secuestro vacuolar de fosfito como una vía para la detoxificación de éste; sin embargo, tal consideración no está clara.

Celetti (2006) indicó que los productos derivados del ácido fosforoso usados como fungicidas (fosfonatos) difieren mucho en sus propiedades de los usados como fertilizantes y en consecuencia no deben sustituirlos.

CAPITULO I: ENSAYO EN SOLUCIONES NUTRITIVAS

CRECIMIENTO DE MAIZ Y BERENJENA Y ACTIVIDAD DE FOSFATASA ÁCIDA Y FITASA, EN SOLUCIONES NUTRITIVAS CON FOSFATOS Y FOSFITOS ANTES Y DESPUÉS DE UN PERÍODO DE RECUPERACIÓN DE LA DEFICIENCIA DE FÓSFORO

INTRODUCCIÓN

En muchos ambientes de cultivo el P es uno de los elementos nutritivos menos disponible para las plantas.

El P en la rizósfera se mueve a la raíz por difusión y es transportado en las raíces por procesos activos de alta afinidad. Cuando el Pi está limitado, ocurre un aumento en la expresión de los transportadores del Pi para aumentar su absorción y disponibilidad en la planta (Franco-Zorrilla *et al.* 2004; Ticconi y Abel, 2004).

Para hacer frente a la escasez de Pi las plantas reprograman su metabolismo reestructurando su sistema radical (Ticconi y Abel, 2004; Theodoruo y Plaxton, 1993; Raghothama, 1999; Plaxton y Carswell, 1999)

Cuando la disponibilidad de P es limitada, las plantas responden tanto en desarrollo como metabólicamente para aumentar la adquisición del Pi. Los cambios incluyen modificaciones en arquitectura de raíces, como aumento en el número de raíces laterales y número y longitud de los pelos radicales, lo cual ayuda a la absorción del Pi por aumento de la superficie de suelo explorada. Algunas especies (como *Lupinus albus*) forman raíces proteoideas (raíces laterales agrupadas), que aumenta la superficie de absorción. Otras especies forman relaciones simbióticas con hongos micorrízicos que podrían intercambiar Pi por el carbono fijado. Las plantas también pueden exudar ácidos orgánicos, fosfatasas, y/o nucleasas para solubilizar o para liberar el Pi de fuentes orgánicas o de complejos con Fe, Al, o cationes de Ca y del Mg (Grennan, 2008).

La fisiología de las respuestas a la deficiencia de Pi se ha convertido en un tema actual de la investigación de los eventos moleculares iniciales que detectan, transmiten e integran la información sobre estado externo e interno del Pi en la planta (Ticconi y Abel, 2004).

De acuerdo a Carswell *et al.* (1996 y 1997) se produce una inhibición del crecimiento en plantas de *Brassica nigra* por fosfito y esto está correlacionado con la reducción interna de fosfato inorgánico por una acción competitiva de fosfito sobre la asimilación de fosfato inorgánico como una causa para la inhibición del crecimiento.

En relación con la fosfatasa ácida y la fitasa, enzimas que hidrolizan el enlace éster en compuestos orgánicos las cuales están presentes en el exudado y la secreción radical de muchas especies de plantas, estas han sido muy estudiadas en lo referente a los mecanismos de tolerancia al estrés por deficiencia de P, demostrando en lupino y tomate gran capacidad para responder a una limitada suplencia de fósforo (Li *et al.*, 1997; Tadano y Sakai, 1991).

Ascencio (1997) estudio la enzima fosfatasa ácida extracelular de raíces en diferentes especies y su relación con la deficiencia de P, demostrando la relación entre la constantes cinéticas K_m aparente (K_m (app)) y V_{max} de la enzima de la secreción “*in vivo*” de raíces y la capacidad de respuesta en condiciones de deficiencia. Sin embargo, las características cinéticas de la enzima fitasa en el exudado radical “*in vivo*” asociada con la deficiencia de P ha sido poco estudiada.

Li *et al.* (1997) en un estudio sobre purificación y caracterización de las fitasas inducidas en condiciones de deficiencia de fósforo en raíces de tomate y sobre las características cinéticas de esta enzima purificada del extracto de raíces de tomate, sugirieron que la fitasa podría ser un tipo especial de fosfatasa ácida. Briceño (2001) encontró una mayor actividad de la enzima fitasa de la secreción “*in vivo*” de raíces de tomate en plantas desarrolladas en soluciones nutritivas deficientes de fósforo con respecto a las no deficientes.

Por lo antes expuesto, en esta parte del estudio se pretende evaluar el efecto de fosfato (KH_2PO_4) y fosfito (KH_2PO_3) en condiciones de suficiencia y deficiencia en solución nutritiva sobre algunas características fisiológicas de plantas asociadas con la adquisición y utilización de fósforo y sobre la inducción de la actividad de enzimas marcadoras de la deficiencia de fósforo en raíces de maíz (*Zea mays* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.) antes y después de un período de recuperación, con la finalidad de establecer las respuestas de ambas enzimas como parte del mecanismo para acceder al P orgánico bajo condiciones de deficiencia en presencia de algunas fuentes de fósforo.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la respuesta al fosfato de potasio (KH_2PO_4), fosfito (KH_2PO_3 , como producto técnico) y Fosetyl-Al (Etil fosfito de aluminio, producto comercial) en el desarrollo del síndrome de estrés por deficiencia de fósforo en plantas de maíz (*Zea mays* L.) híbrido H2020 y berenjena (*Solanum melongena* L. var. “Negra Larga”), sobre el crecimiento y la actividad de enzimas fosfatasa ácida y fitasa, en soluciones nutritivas.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la cantidad de biomasa (raíz, tallo y hoja), área foliar total y longitud total de raíces en las plantas desarrolladas bajo condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo en soluciones nutritivas, y después de la aplicación foliar de fosfito (período de recuperación) durante el desarrollo vegetativo, en condiciones de cobertizo.
2. Determinar el contenido de fósforo total en la materia seca de raíces y parte aérea de las plantas desarrolladas bajo condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, antes y después del período de recuperación.
3. Determinar los índices de eficiencia de uso de fósforo en las plantas desarrolladas bajo condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, antes y después del período de recuperación.
4. Determinar la actividad de enzimas fosfatasa ácida y la fitasa como marcadores de la deficiencia de fósforo en condiciones de deficiencia (-P) y suficiencia (+P) de fósforo en la secreción de raíces “*in vivo*” de plantas de maíz y berenjena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización de los experimentos

Los experimentos se realizaron en el cobertizo y en el Laboratorio de Metabolismo y Fisiología de Cultivos y Malezas Tropicales del Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, en Maracay (Edo. Aragua, Venezuela).

Descripción del cobertizo

El cobertizo para el cultivo de las plantas está construido sobre una base de piso de concreto y brocal de bloque de 83 cm de altura con estructura de hierro, paredes de malla antimosquitos y techo de láminas de fibra de vidrio transparentes translucidas. Las dimensiones generales útiles del cobertizo son 5,80 x 9,8 m, lo que origina un área de aproximadamente 60 m², con una altura total desde la base de 4,03 m.

Las condiciones microambientales del cobertizo fueron monitoreadas diariamente durante el transcurso del experimento, mediante mediciones de radiación total, temperatura y humedad relativa. Las mediciones de temperatura y humedad relativa se hicieron mediante un higrotermógrafo Weather Measure modelo H-302 con bandas de registro semanal y la radiación total, expresada en MJ.m⁻².día⁻¹, con un Piranómetro mecánico de cúpula Weathertrónics modelo 3010. Adicionalmente, se realizaron mediciones instantáneas y transcurros diarios de radiación total en W.m² y radiación fotosintéticamente activa (RFA) expresada en μmol.m⁻².s⁻¹, utilizando un sensor lineal de registro diario

Material Vegetal

Para este estudio se utilizaron semillas de maíz (*Zea mays* L.) blanco híbrido H-2020 del banco de germoplasma del Laboratorio de Metabolismo y Fisiología y de Cultivos Tropicales y berenjena (*Solanum melongena* L). var. “Negra Larga”, de origen comercial Marca West Hills Seeds[®], U.S.A.

Preparación de semilleros

Las semillas de maíz y berenjena se sembraron inicialmente en semilleros, utilizando vasos plásticos de 650 cm³ de capacidad con arena fina lavada, descarbonatada y desinfectada con HCl al 5%, colocando tres semillas por recipiente. El riego se hizo con agua destilada todos los días hasta la aparición de las primeras hojas cotiledonarias, luego alternando los días con solución nutritiva Hoagland I al 10% (sin fósforo) hasta el trasplante a los recipientes con las soluciones nutritivas.

Cultivo de las plantas en soluciones nutritivas

De los semilleros se hizo una selección de plantas homogéneas y vigorosas, realizándose el trasplante de las plantas de maíz a las soluciones nutritivas a los 12 días después de la siembra y berenjena a los 18 días después de la siembra (períodos establecidos por ensayo preliminar), a recipientes de 8 litros de capacidad, con aireación forzada de la solución nutritiva, utilizando un sistema de mangueras de 5 mm de diámetro y bombas de acuario marca BOYU modelo U-9900 con presión de 0,012 MPa y salida de aire de 5 l. min⁻¹. Se utilizó una bomba de aire por cada 4 recipientes, de manera continua. A cada recipiente con una planta se añadió solución Hoagland I, completa o modificada en su concentración de fósforo, según el tratamiento que correspondía preparada con fosfato de potasio (KH₂PO₄) o fosfito de potasio (KH₂PO₃). El pH de las soluciones nutritivas se midió cada 2 días y se ajustó a 5,5 con NaOH 0,1 N ó H₂SO₄ 0,1 N, según era caso. Las pérdidas de volumen en las soluciones nutritivas se compensaron añadiendo agua destilada, en los casos requeridos. En las Figuras 3 y 4 se muestra un detalle de las plantas en el cobertizo



Figura 3. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) cultivadas en soluciones nutritivas bajo cobertizo.



Figura 4. Plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) cultivadas en soluciones nutritivas bajo cobertizo.

Preparación de las soluciones nutritivas

Se usó como base la solución Hoagland I como solución nutritiva completa y modificada en el contenido de fósforo (Cuadros 1 y 2), preparada a partir de sales puras (Grado analítico). Para determinar los niveles apropiados de +P y -P (Cuadro 1), se hicieron experimentos preliminares con soluciones nutritivas con KH_2PO_4 ó KH_2PO_3 con las dos especies bajo estudio, usando un menor número de plantas para determinar el momento en que se producía la deficiencia visual de fósforo en la planta. Este se consideró el nivel de deficiencia para la preparación de las soluciones nutritivas de los diferentes ensayos.

Cuadro 1. Composición química de la solución nutritiva (Hoagland I)

Elemento	Concentración.	
	Suficiencia (+P)	Deficiencia (-P)
	mM	mM
Nitrógeno	15,0	15,0
Fósforo como KH_2PO_4 *	1,0	0,005
Fósforo como KH_2PO_3 *	1,0	0,005
Potasio	6,0	6,0
Calcio	5,0	5,0
Magnesio	2,0	2,0
Azufre	2,0	2,0
Hierro	5,00 ppm -----	-----
Boro	0,50 ppm -----	-----
Manganeso	0,50 ppm -----	-----
Zinc	0,05 ppm -----	-----
Cobre	0,02 ppm -----	-----
Molibdeno	0,01 ppm -----	-----

*Dependiendo del tratamiento.

Cuadro 2. Soluciones madres para la preparación de la solución nutritiva

Compuesto y concentración	Volumen (ml) para un litro de solución nutritiva.	
	Solución completa en P (1,0 mM de P)	Solución deficiente de P (0,005 mM de P)
KNO ₃ 1,0 M	5,0	5,0
Ca(NO ₃) ₂ · 4H ₂ O 1,0 M	5,0	5,0
KH ₂ PO ₄ 1,0 M	1,0	0,005
KH ₂ PO ₃ 1,0 M	1,0	0,005
MgSO ₄ · 7H ₂ O 1,0 M	2,0	2,0
Micronutrientes	1,0	1,0
Solución de Fe (Fe-EDTA)	1,0	1,0

Diseño experimental

Para este ensayo se usó un diseño experimental completamente aleatorizado en un arreglo de tratamiento factorial 2x2. Se utilizaron cuatro tratamientos de fósforo, designados como T1 y T2: (+P), los cual contenían 1.0 mM de fósforo en la solución nutritiva (suficiencia), cuyas fuentes de fósforo fueron fosfato de potasio (KH₂PO₄) y fosfito de potasio (KH₂PO₃) respectivamente; T3 y T4: (-P) con 0,005 mM de fósforo en la solución nutritiva (deficiencia), preparado con fosfato de potasio (KH₂PO₄) y fosfito de potasio (KH₂PO₃) respectivamente. Los niveles de fósforo fueron seleccionados de experiencias previas en este Laboratorio en varias especies de plantas (Ascencio, 1986; García y Ascencio 1992; Arnuaede, 1994; Fernández, 1990 y Briceño, 2001). Los tratamientos fueron iniciados desde el día del trasplante y se mantuvieron invariables durante el experimento.

Factor A: Fuente de fósforo

Fosfato de Potasio (KH₂PO₄)

Fosfito de Potasio (KH₂PO₃)

Factor B: niveles del fósforo.

Suficiencia (+P)

Deficiencia (-P)

Tratamientos

Los tratamientos estuvieron constituidos por:

T1: Solución nutritiva con +P preparada con KH_2PO_4

T2: Solución nutritiva con + P preparada con KH_2PO_3

T3: Solución nutritiva –P preparada con KH_2PO_4

T4: Solución nutritiva –P preparada con KH_2PO_3

Cada tratamiento se repitió 12 veces para un total de 48 plantas por especie; sin embargo, el total de plantas usadas fue de 72 por especie, incluyendo 24 plantas para recuperación después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al y las que pudieron dañarse en el transcurso del experimento.

Muestreo de las plantas.

Se realizó un muestreo final cuando el 50% de las plantas mostraron síntomas visuales de la deficiencia de fósforo; en maíz a los 24 días después de la siembra (dds); esto es, 20 días después de la emergencia (dde) y 14 días después del trasplante (ddt) y en berenjena a los 54 dds; esto es, 45 dde y 19 ddt. Se cosecharon 6 plantas por tratamiento y especie para las determinaciones de las variables fisiológicas y morfológicas del crecimiento. Un segundo lote de plantas se utilizó para el período de recuperación.

Recuperación de las plantas después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al

Muestreo de las plantas para el período de recuperación.

Las plantas del segundo lote seleccionadas después del muestreo final fueron asperjadas usando un aspersor manual con una solución de fosetyl-Al (Rabión® 80 WP) en la dosis recomendada en el producto comercial (6,25 g en 2,5 litros de agua). Después de siete días de la primera aspersión se realizó una segunda aspersión y siete días

después se muestrearon 5 plantas de los tratamientos de -P fosfato (T3) y -P fosfito (T4) en cada especie para las determinaciones de las variables fisiológicas y morfológicas del crecimiento.

Volumen de descarga en las aspersiones.

Las plantas para recuperación fueron separadas del resto y con aspersor manual de 2,5 l de capacidad fue esparcida sobre el follaje la solución de fosetyl-Al en la dosis recomendada en el producto comercial de forma homogénea asegurando que las plantas quedaran bien humedecidas.

VARIABLES MEDIDAS

Biomasa total y por órganos

Las plantas se separaron cuidadosamente en raíces, tallos y hojas y fueron llevadas a estufa a 70 °C hasta peso constante. Se utilizó una balanza electrónica AINSWORTH Modelo 300 para determinación de peso seco y se calcularon los siguientes componentes morfológicos del crecimiento:

- Relación peso seco del sistema radical/Peso seco del sistema aéreo (SR/SA)
- Relación peso seco del sistema radical/peso seco total (SR/PST)

Área foliar total por planta

La determinación del de hojas individuales por planta, se realizó con un medidor de área foliar fotoeléctrico Marca Hayashi Denkoh, Modelo AAM-7. Con la sumatoria del área foliar de hojas individuales se calculó el área foliar total por planta.

Concentración de clorofila en hojas

Para estimar la concentración de clorofila en hojas se utilizó un medidor portátil de clorofila (Spad-502, marca Minolta). Para transformar las unidades Spad en mg de clorofila se calibró con determinaciones de clorofila utilizando la metodología de Hiscox e Israelstam (1979), la cual se basa en la extracción de clorofila con dimetil sulfóxido. Para ello se tomaron discos de hojas de área conocida equivalentes a 100 mg de tejido fresco, de la parte media de las hojas y se colocaron en un vial con 7 ml de dimetil sulfóxido (grado analítico) en baño de maría a 65°C. El extracto fue transferido a un balón aforado y se completó el volumen a 10 ml con dimetil sulfóxido.

Cálculos de la concentración de clorofilas

El extracto de clorofila en dimetil sulfóxido fue transferido a un tubo de fotocolorímetro Spectronic 21 y se leyeron los valores de absorbancia (A) a 645 y 663 nm. El contenido de clorofila-a (Chla) y clorofila-b (Chlb) fue calculado usando las fórmulas de Arnon (1949).

$$\text{Conc. Chla} = 0.0127A_{663} - 0.00269A_{645} \text{ (mg/ml).}$$

$$\text{Conc. Chlb} = 0.0229A_{645} - 0.00468A_{663} \text{ (mg/ml).}$$

La concentración de clorofila total [Chl(a+b)] se calculó sumando los valores obtenidos para la Chla y Chlb y los resultados se expresaron en mg de clorofila por gramo de peso fresco y por unidad de área foliar de hojas.

Longitud total de raíces

Al momento de la cosecha se tomaron 2 sistemas radicales completos de cada tratamiento y se conservaron en etanol hasta el momento de las mediciones de longitud radical total, las cuales se realizaron siguiendo el método de Newman (1969) modificado por Tennant (1975), como sigue:

Las muestras radicales preservadas en etanol, se rehidrataron por transferencia a una batería de frascos con etanol en el siguiente orden: 30,20 y 10 % durante 30 min. La tinción de las raíces se realizó con una solución de safranina 0,05 % por 5 min., para

posteriormente con la ayuda de una aguja de disección y solución jabonosa, extenderlas sobre una bandeja de vidrio colocada sobre una cuadrícula de 1x1 cm y contar las intersecciones totales (horizontales y verticales) con un contador manual. Finalmente, los valores obtenidos permitieron estimar la longitud radical total (L) en metros, a través de la relación:

$$L = 11/14 \times N^{\circ} \text{ intersecciones} \times \text{Unidad de cuadrícula.}$$

Determinación del contenido de fósforo total en la biomasa seca

El contenido de P inorgánico total se determinó en la materia seca de raíces, tallos y hojas de las 6 plantas de las dos especies estudiadas y de las mismas utilizadas para las determinaciones de crecimiento, correspondientes a un único muestreo en la fase vegetativa. El material seco fue finamente molido por separado en un molino Wiley-Thomas con malla N° 40. Las determinaciones analíticas de fósforo se realizaron en el laboratorio de química analítica del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) por medio del método colorimétrico amarillo de vanadato de Olsen. El contenido de fósforo total fue expresado en mg de P/g de biomasa seca de tejido.

Determinación del fósforo soluble inorgánico en hojas y raíces

Para determinar el contenido de Pi (H_2PO_4^-) fracción soluble, en hojas y raíces se utilizó la metodología propuesta por Brooks (1986) con algunas modificaciones de Blanco (1999). Se utilizaron hojas y raíces frescas previamente pesadas; las mismas fueron maceradas en frío con ácido acético al 2% para posteriormente enrajar hasta un volumen final de 50 ml e incubar en hielo por 30 min. La solución se centrifugó a 10000 rpm durante 4 min. a 4°C y el sobrenadante se analizó siguiendo la metodología de Fiske y Subarrow (1925) modificada por Cooper (1979). La concentración de fósforo inorgánico soluble se expresó en $\mu\text{g Pi. g}^{-1}$ de peso fresco de hoja y/o raíz.

Determinaciones de la actividad de fosfatasa ácida.

Para comparar la actividad de fosfatasa ácida y fitasa, en plantas bajo condiciones de deficiencia (-P) y suficiencia (+P) de fósforo, las semillas de maíz y berenjena se sembraron inicialmente en envases plásticos de 650 ml, tal como se describió en la preparación de semilleros. De los semilleros se hizo una selección de plantas homogéneas, realizándose el trasplante de las plantas de maíz a las soluciones nutritivas a los 7 días después de la siembra y de berenjena a los 16 días después de la siembra a recipientes de 900 ml de capacidad con los respectivos tratamientos, sometidos a aireación forzada de la solución nutritiva utilizando un sistema de mangueras de 5 mm de diámetro y bombas de acuario marca BOYU modelo U-9900 con presión de 0,012 MPa. A cada recipiente con una planta se añadió solución Hoagland I, completa o modificada en su concentración de fósforo, según el tratamiento que correspondía preparada con fosfato de potasio (KH_2PO_4) o fosfito de potasio (KH_2PO_3). Cada tratamiento se repitió 4 veces para un total de 16 plantas por especie.

Las plantas de maíz y berenjena fueron muestreadas a los 14 y 25 días después de la siembra respectivamente (Figura 5-a y b), tiempo en el cual presentaron síntomas visibles por la deficiencia de fósforo, presentándose en maíz la coloración purpura en tallos y hojas, característica en esta especie, así como la disminución del crecimiento en ambas especies, lo cual fue cuantificado en el trabajo preliminar.

Recolección *in vivo* de la secreción radical

La enzima fosfatasa ácida Na-soluble superficial de las raíces, fue colectada “*in vivo*”, siguiendo la metodología de Tadano y Sakai (1991). Las raíces frescas de plantas de maíz y berenjena de 14 y 25 días de edad bajo condiciones de +P y -P, se encerraron individualmente y por triplicado unidas al tallo en un tubo de diálisis con capacidad de retención de 12 kDa, de 35 mm de diámetro y 150 mm de largo, conteniendo 30 ml de una solución de NaCl 100 mM; se ató el borde de la membrana al tallo de la planta, utilizando hilo pabilo; posteriormente fue transferido a un envase de plástico de 3 l de capacidad, envuelto en papel de aluminio que contenía 2,5 litros de la misma solución de NaCl y se dejaron en iluminación y temperatura ambiente del laboratorio por 24 h

(Figuras 5-c y d). Posteriormente se recuperó por separado la secreción contenida en cada membrana (Figura 5-e y f) y se centrifugó a 1000 rpm en centrífuga Hettich, modelo D72, para obtener el sobrenadante, el cual fue usado directamente para las determinaciones de actividad enzimática (fosfatasa ácida y fitasa). Las raíces fueron colocadas en estufa a 70 °C hasta peso constante con el fin de estimar su peso seco.

Reacciones de actividad enzimática

La actividad de la fosfatasa ácida (AFA) se determinó siguiendo la metodología descrita por Ascencio (1997) y más recientemente por Briceño (2001), que utiliza como sustrato p-nitrofenil fosfato. Después de añadir una alícuota de la secreción radical con la enzima a la mezcla de reacción, con el sustrato p-nitrofenil fosfato, 2,5 mM en buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0, se incubó en baño de maría a 34 °C durante 30 minutos. La hidrólisis enzimática se interrumpió, adicionando una solución saturada de Na₂CO₃, y seguidamente se determinó el p-nitrofenol fosfato liberado a de 405 nm en un espectrofotómetro Bausch & Lomb Spectronic 21. Se preparó una curva patrón con el p-nitrofenol fosfato (ver anexo 1) y los resultados fueron expresados en $\mu\text{mol PNP}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ PsR).

Actividad de la enzima Fitasa

Para determinar **la actividad de la enzima fitasa (FI)** se siguió la metodología descrita por Li *et al.* (1997) con modificaciones de Briceño (2001), la cual consiste en medir la cantidad de fosfato inorgánico (Pi) liberado por la hidrólisis de fitato de sodio. En este estudio se utilizó como sustrato la sal dipotásica del ácido fítico (Inositol hexakisfosfato), debido a que es el más usado por los investigadores que trabajan en esta área. La reacción se inició con la adición de una alícuota de la secreción radical con la enzima a la mezcla de reacción, compuesta por 1,5 mM del sustrato en buffer acetato de sodio 100 mM pH 5. La reacción se incubó a 37 °C durante 60 min. y la reacción se detuvo con la adición de ácido tricloroacético (ATC) al 10%. Luego de emplear el método de Fiske y Subarrow (1925) modificado por Cooper (1979), se determinó el Pi liberado en espectrofotómetro Spectronic 21 a 820 nm. Se preparó una curva patrón de

Pi (ver anexo 2) y los resultados fueron expresados en μg de Pi por hora por gramo de peso seco de raíces ($\mu\text{g Pi}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ PsR).

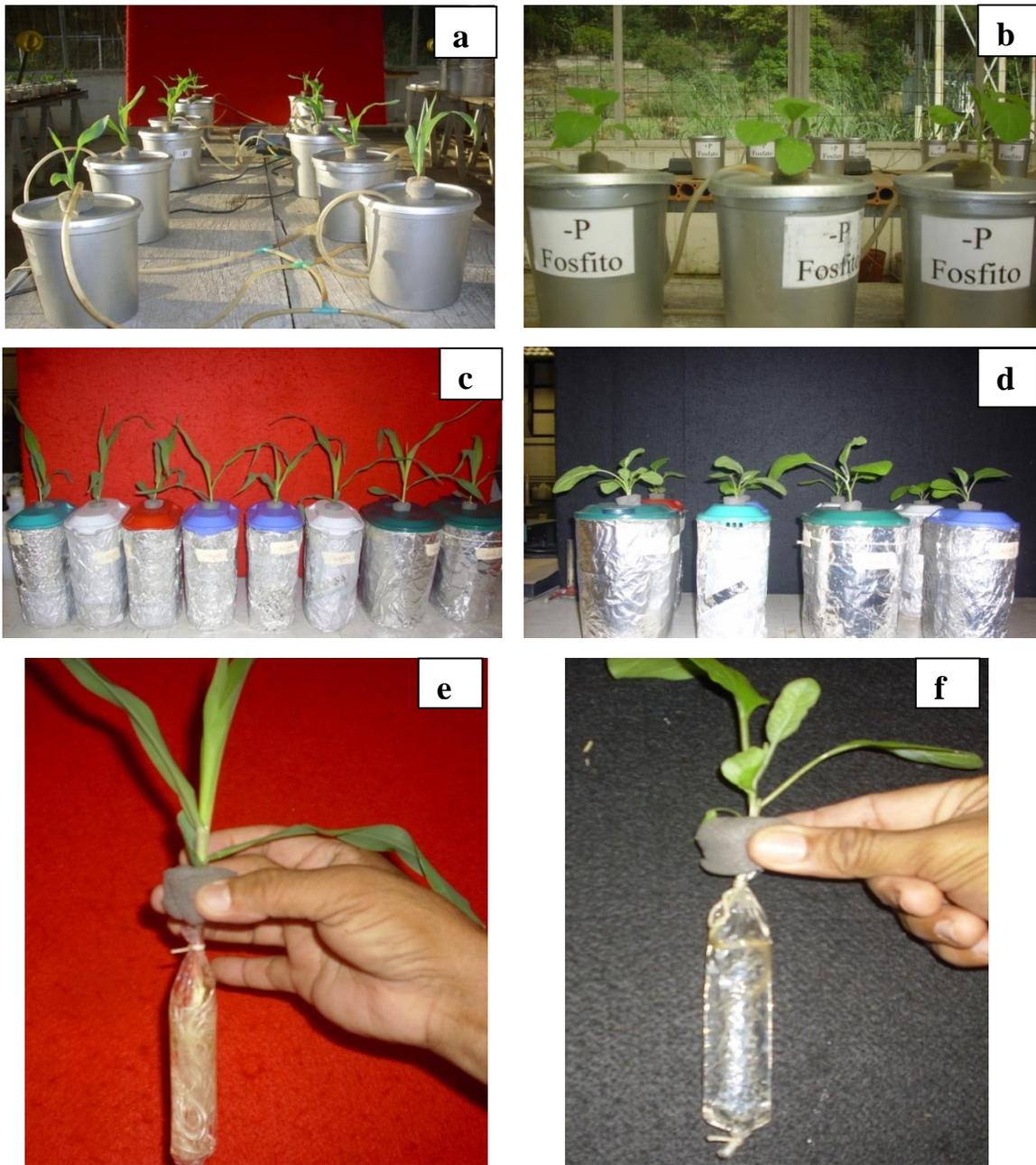


Figura 5. Aspecto general de plantas de maíz (a) y berenjena (b) creciendo en soluciones nutritivas con +P y -P fosfato y fosfito; en ambiente de laboratorio (c y d) para la recolección de fosfatasa acida y fitasa (e y f).

Índices de eficiencia de fósforo

Los índices de eficiencia de uso de fósforo se calcularon en base al criterio de Gourley *et al.* (1993) y Ascencio y Lazo (2001), para lo cual se emplearon las siguientes expresiones:

- a) Eficiencia de uso de fósforo (EUP)

$$EUP = \frac{\text{g de materia seca total}}{\text{g de fósforo en la planta completa}}$$

- b) Índice de acumulación de fósforo (IAP)

$$IAP = \frac{\text{mg de fósforo en el órgano}}{\text{g de materia seca total}}$$

- c) Eficiencia de absorción de fósforo (EAP)

$$EAP = \frac{\text{mg de fósforo en la raíz}}{\text{g de materia seca de la raíz}}$$

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS RESULTADOS

Los datos fueron analizados por análisis de la varianza; para cada una de las variables bajo estudio se verificó el cumplimiento de los supuestos de dicho análisis (normalidad, homogeneidad de la varianza de las observaciones, aditividad de los efectos e independencia de los errores). También se usó la prueba de comparaciones múltiples basado en la prueba de la diferencia mínima significativa ($p < 0,05$) para encontrar el mejor tratamiento en términos de variables analizadas, de forma tal de encontrar significancia en el análisis de la varianza mencionado.

En los casos donde algunas de las condiciones referidas anteriormente no se cumplieron se usó la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones múltiples no paramétricas. Así mismo, se empleó la estadística descriptiva para observar variabilidad dentro de un mismo tratamiento y la prueba de t-Student ($\alpha = 0,05$), para determinar diferencias debida a los tratamientos en algunas de las variables estudiadas.

Los detalles del análisis estadístico se encuentran en el CD anexo.

Para el análisis de la varianza **antes del período de recuperación** (Crecimiento de las plantas en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo) el modelo lineal aditivo fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + N_j + F*N_{(ij)} + \varepsilon_{ijk} \text{ con } i=1,2; j=1,2; k=1,\dots,n_{ij}$$

Donde:

Y_{ijk} : Variable analizada

μ : Media general del ensayo

F_i : Efecto de la i -ésima fuente de fósforo

N_j : Efecto del j -ésimo nivel de fósforo

$F*N_{(ij)}$: Efecto de la i -ésima fuente de fósforo sobre el j -ésimo nivel de fósforo

ε_{ijk} : Efecto del error experimental.

Para el análisis estadístico de recuperación de las plantas después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al; así como para aquellas variables que no cumplieron con alguno de los supuestos del análisis de la varianza y fueron

analizadas por pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis), el modelo lineal aditivo usado fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij} \text{ con } i=1,2; j=1,2$$

Dónde:

Y_{ij} : Variable analizada

μ : Media general

T_i : Observación del i-ésimo tratamiento

ε_{ij} : Error experimental.

RESULTADOS

Ensayo preliminar

Los resultados que se presentan a continuación son derivados del trabajo preliminar de los ensayos definitivos, el cual se hizo para conocer en primer lugar, el comportamiento en condiciones de cobertizo y en diferentes sustratos (Arena, suelo y soluciones nutritivas) de las plantas de maíz y berenjena; y en segundo lugar, para establecer las condiciones de manejo (establecimiento de semilleros, tiempos entre la siembra y la emergencia, lapsos para el trasplante y observaciones de la presencia del síndrome por deficiencia de fósforo) en las dos especies, para la realización de los ensayos definitivos.

Este trabajo preliminar fue importante debido a las diferencias encontradas entre los lapsos de siembra y germinación de la berenjena y el maíz, lo cual permitió planificar los ensayos definitivos y de manera escalonada, entre la siembra y el trasplante a las soluciones nutritivas (Capítulo I) y a las bolsas con suelo (Capítulo II). La duración de los períodos de desarrollo se estableció en 32 días para maíz y 39 días para berenjena.

La determinación del pH en las soluciones nutritivas Hoagland I, con suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (1,0 y 0,005 mM de P respectivamente), se hizo cada 2 días desde el trasplante a las soluciones nutritivas hasta la cosecha, tanto en maíz como berenjena; se demostró que los valores promedios de pH (n=5) fueron para maíz en +P y -P de $5,22 \pm 0,4$ y $6,21 \pm 0,5$ respectivamente, mientras que para berenjena en las mismas condiciones fue de $5,03 \pm 0,2$ y $5,99 \pm 0,6$; basado en esta observación, los valores de pH en los ensayos definitivos se mantuvieron dentro de estos rangos. En la Figura 5 se observan aspectos generales de las plantas en el cobertizo en los tres sustratos utilizados (Arena, suelo y soluciones nutritivas) y en cantero con suelo.



Figura 6. Aspecto general de plantas de maíz y berenjena de 15 y 20 días después de la siembra (dds), en soluciones nutritivas (a), arena regada con soluciones nutritivas +P y - P (b y c), maíz y berenjena de 16 y 21 dds respectivamente en macetas con suelo (d y e), en condiciones de cobertizo y en cantero con suelo (f).

Con relación al efecto de la deficiencia de fósforo sobre el desarrollo de las plantas cultivadas en soluciones nutritivas y arena regada con soluciones nutritivas el primer síntoma visible en las dos especies fue la disminución del crecimiento. La cuantificación de estas diferencias, así como las diferencias observadas en las plantas establecidas en los diferentes medios de crecimiento de los cultivos, se puede observar en el Cuadro 3, donde se presentan los valores de peso seco total, área foliar y las relaciones sistema aéreo/sistema radical (SA/SR) y sistema radical/peso seco total (SR/PST) en las especies estudiadas.

Los resultados demostraron que el crecimiento de las plantas en términos de acumulación de biomasa seca total y desarrollo del área foliar disminuyó en forma consistente tanto en solución nutritiva como en arena regada con soluciones nutritivas en condiciones de deficiencia de P (0,005 mM de P) en comparación con los tratamientos en condiciones de suficiencia (1,0 mM de P). Maíz en **soluciones nutritivas** tuvo una disminución de la biomasa seca y área foliar de 10,52 y 38,32 % respectivamente en comparación con las cultivadas bajo suficiencia de P; mientras que para berenjena la reducción fue de 77,89 y 85,1%.

Las plantas de maíz **cultivadas en arena regada** con soluciones nutritivas en condiciones de deficiencia de fósforo, mostraron una disminución de la biomasa seca y del área foliar de 39,92 y 35,02 % respectivamente, mientras que para berenjena fue de 54,02 y 62,51 %. Este resultado podría haber indicado una mayor respuesta de berenjena que maíz a las condiciones de deficiencias de fósforo, en término de las variables antes mencionadas.

En cuanto al balance entre el desarrollo de la parte aérea y de las raíces, expresado en términos de biomasa seca a través de las relaciones SA/SR y SR/PST se encontró que tanto en maíz como en berenjena hubo una mayor proporción de fotoasimilados para el desarrollo del sistema aéreo, que para el sistema radical en cualquiera de los medios de crecimiento; de esta manera, cuando las plantas crecieron en soluciones nutritivas con deficiencia (-P) de fósforo, la SA/SR tanto en maíz como en berenjena fue menor con relación a las cultivadas con suficiencia (+P) de fósforo; mientras que la correlación SR/ST fue mayor en condiciones de deficiencia de fósforo en comparación a las cultivadas en condiciones de suficiencia de fósforo, coincidiendo

con un menor peso seco total en plantas de las dos especie creciendo en soluciones nutritivas con +P y -P. Este resultado coincide con lo reportado por Ascencio (1996) quien encontró una alta relación SA/SR en *Amarantus dubius* y *Ruellia tuberosa* creciendo en condiciones de +P en comparación a -P y una alta relación SR/ST en -P respecto a +P; por otra parte, Sachay *et al.* (1991) encontraron que la relaciónSR/ST de plantas de maíz cultivadas en soluciones nutritivas, se duplicó en condiciones de deficiencia de fósforo después de un período de crecimiento de 50 días y Santana (2010) reportó una disminución de la relación SA/SR en condiciones de suficiencia de fósforo en la fase inicial del crecimiento (15 días) de *Crotalaria juncea* en soluciones nutritivas +P y -P; sin embargo en la medida que las plantas avanzaron en edad, la relación SA/SR se revirtió completamente. En maíz cultivado en arena regada con soluciones nutritivas, no hubo diferencias significativas entre los promedios de ambas relaciones; esto quizás debido a la modificación de la arquitectura radical haciendo raíces más largas pero más delgadas en condiciones de -P, lo cual ayudo a mantener el equilibrio en ambas relaciones; contrario al comportamiento de berenjena que mantuvo valores con tendencias similares para ambas relaciones creciendo en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, en soluciones nutritivas. Las diferencias entre maíz y berenjena son atribuibles a las diferencias fisiológicas entre las especies estudiadas.

Ambos cultivos, tanto **en macetas con suelo** como en cantero tuvieron un mayor desarrollo de su sistema aéreo en comparación al sistema radical, siendo maíz el más expresivo, considerando que las condiciones de crecimiento fueron distintas y que un gran número de raíces se pierde al momento de la cosecha de las plantas en cantero.

Cuadro 3. Desarrollo de plantas de maíz (*Zea mays* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.) en distintos medios de crecimiento.

Medio crecimiento	Especie	Peso Seco (g)	Área Foliar (cm ²)	SA/SR	SR/ST
1	Maíz	4,85 a*	1313,45 a*	4,27 a*	0,19 b
	Berenjena	8,64 a	834,90 a	8,25 a	0,11 b
2	Maíz	4,34 b	810,19 b	1,55 b	0,39 a*
	Berenjena	1,91 b	124,69 b	2,45 b	0,29 a
3	Maíz	10,22 a	1851,58 a	1,98 a	0,34 a
	Berenjena	7,96 a	740,45 a	6,44 a	0,13 b
4	Maíz	6,14 b	1203,18 b	2,05 a	0,33 a
	Berenjena	3,66 b	277,57 b	3,42 b	0,23 a
5	Maíz	13,41±1,2	1777,45±131,6	2,11	0,32
	Berenjena	1,27±0,2	100,96±18,14	3,27	0,24
6	Maíz	20,01±1,8	3221,46±632	10,31	0,09
	Berenjena	0,64±0,1	55,10±7,9	8,00	0,11

Medio de crecimiento: 1=Solución nutritiva suficiente de P (+P) (1,0 mM); 2=Solución nutritiva deficiente de P (-P) (0,005 mM); 3=Arena regada con solución nutritiva +P; 4=Arena regada con solución nutritiva -P; 5=Macetas con suelo y 6=Suelo en cantero. n=5. SA: Sistema aéreo; SR: Sistema radical; PST: Peso seco total.

*Diferencias significativas por especie en cada medio de crecimiento (t-Student) (P<0,05)

En términos generales, los valores de área foliar en ambas especies bajo condiciones de -P tuvieron promedios más bajos en comparación con las +P. Por otra parte, maíz creciendo en cantero, fue superior cuando se comparó con las cultivadas en macetas con suelo; sin embargo, el área foliar de berenjena en macetas con suelo fue casi el doble comparadas con aquellas en cantero; esto se debió, probablemente, a que maíz presenta un crecimiento más acelerado que berenjena. Esta observación fue importante para la planificación de los ensayos definitivos.

De la misma manera, la biomasa seca total de maíz en cantero con suelo mostró el más alto valor, seguida de las cultivadas en macetas con suelo y arena regada con solución nutritiva +P. El menor valor correspondió a las plantas cultivadas en soluciones nutritivas con -P.

Con relación al área foliar de berenjena, las plantas cultivadas en soluciones nutritivas +P y arena regada con solución nutritiva +P tuvieron promedios iguales, pero

superiores a las plantas cultivadas en arena regada con solución nutritiva -P, soluciones nutritivas -P, macetas con suelo y cantero con suelo.

La longitud radical total de cada muestra (2 plantas por especie en soluciones nutritivas +P y -P y en arena regada con soluciones nutritivas +P y -P) calculada a través de la relación: $L = 11/14 \times N^{\circ} \text{ intersecciones} \times \text{Unidad de cuadrícula}$ (Cuadro 4), mostró que los valores tanto de las raíces de maíz como de berenjena fueron superiores en ambos sustratos en -P (deficiencia). En plantas de maíz y berenjena cultivadas en soluciones nutritivas (-P), hubo un aumento de la longitud radical de 22,08 y 28,47% respectivamente, mientras que en las cultivadas en arena regada con soluciones nutritivas (-P), el aumento fue de 48,64 y 54,69 %. Este resultado es coincidente con lo planteado en muchos trabajos con relación al significativo aumento de la biomasa radical en plantas creciendo en condiciones de deficiencia de P, tal como lo discutieron García (1988), Fernández (1990), Arnua de (1994), Lynch *et al.* (1991) y Mollier y Pellerin (1999), entre otros, quiénes relacionaron la longitud de las raíces con el mecanismo de respuestas de las plantas a la deficiencia de fósforo en el medio de crecimiento; en este caso, el mayor aumento de la longitud radical no generó mayor acumulación de biomasa seca de raíces; lo cual se verificó en el resultado de biomasa seca total; esto debido a que las diferencias quizás obedecieron al patrón de distribución de la biomasa a nivel del sistema radical, generándose raíces secundarias más delgadas y largas en -P que contribuyeron con los valores de longitud radical encontrados en ambas especies.

Cuadro 4. Longitud radical total (m) de plantas de maíz (*Zea mays* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.) de 32 y 39 días después de la siembra respectivamente con -P y +P en dos medios de crecimiento (n=2).

Substrato	Especie	Nivel de P	Longitud Promedio de raíces (m)
Soluciones nutritivas	Maíz	-P	48,66 a*
	Maíz	+P	37,91 b
	Berenjena	-P	102,41 a
	Berenjena	+P	73,26 b
Arena regada con soluciones nutritivas	Maíz	-P	66,11 a
	Maíz	+P	33,96 b
	Berenjena	-P	57,55 a
	Berenjena	+P	26,08 b

+P=1,0 mM de P; -P=0,005 mM de P.

*: Letras diferentes dentro de cada especie y en cada sustrato indican promedios estadísticamente distintos entre los promedios ($p < 0,05$) (t-Student)

En conclusión, este trabajo permitió conocer por una parte, el comportamiento de maíz y berenjena creciendo bajo condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo en soluciones nutritivas y arena, así como en macetas y cantero con suelo. Por otra parte, las observaciones y el manejo de las plantas permitieron establecer los lapsos entre la siembra y el trasplante de las especies y la aparición de los síntomas característicos por la deficiencia de fósforo, todo lo cual permitió la planificación de los ensayos definitivos. La cuantificación de las variables estudiadas en este trabajo previo mostraron, para las plantas bajo estudio, una respuesta similar en condiciones de deficiencia de fósforo, tales como disminución del crecimiento en términos de acumulación de biomasa seca total y del desarrollo del área foliar total; aumento en la relación SA/SR en +P; aumento de la SR/ST y de la longitud de raíces en -P, haciendo las raíces más largas y delgadas, coincidiendo con la menor acumulación de biomasa seca total en -P que en +P en ambas especies.

Primera parte: CRECIMIENTO DE MAÍZ (*Zea mays* L.) Y ACTIVIDAD DE FOSFATASA ÁCIDA Y FITASA, EN SOLUCIONES NUTRITIVAS CON FOSFATOS Y FOSFITOS ANTES Y DESPUÉS DE UN PERÍODO DE RECUPERACIÓN

Condiciones climáticas dentro del cobertizo

El registro climático durante el transcurso del experimento reflejó promedios de radiación solar de $12,14 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ y los valores promedios de temperatura máxima y mínima fueron de $36,05$ y $19,27$ °C respectivamente, con valores promedios de humedad relativa máxima y mínima de $86,1$ y $28,1$ % respectivamente. Adicionalmente, el promedio de las mediciones instantáneas de radiación total fueron de $536,7 \text{ W.m}^{-2}$ mientras que la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se muestra en la Figura 7; estos valores se corresponden con registros de RFA obtenidos anteriormente en este mismo cobertizo, donde los máximos en días claros y despejados se encuentran entre 400 y $450 \mu\text{mol.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$

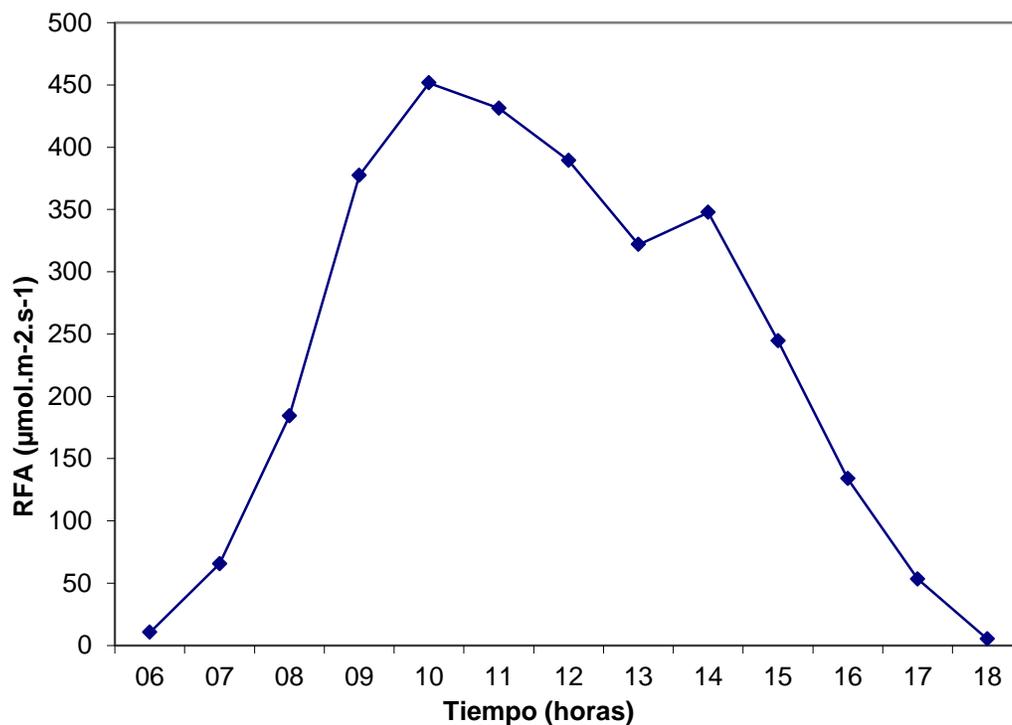


Figura 7. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) en $\mu\text{mol. m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ promedio diaria en el ensayo de maíz (*Zea mays* L.), en soluciones nutritivas, durante el desarrollo vegetativo.

Variación de la concentración osmótica (MiliOsmoles) en las soluciones nutritivas

Durante el experimento, desde la preparación de las soluciones nutritivas hasta el muestreo de las plantas, se observaron pequeñas variaciones de la concentración osmótica que es proporcional al potencial osmótico (Ψ) de una solución ($\Psi = CRT$, donde C es la concentración osmótica, R la constante universal y T la temperatura absoluta (°K) en las soluciones, siendo estas de 1,67; 1,33; 1,67 y 0,67 mOsm en aquellas con suficiencia (+P) de fosfato (T1); suficiencia (+P) de fosfito (T2); deficiencia (-P) de fosfato (T3) y deficiencia (-P) de fosfito (T4) respectivamente (Figura 8). Esto indica que la osmolaridad de las soluciones nutritivas preparadas para el ensayo fue similar en los diferentes tratamientos. Los resultados obtenidos permitieron descartar efectos diferentes a los derivados de los tratamientos, como consecuencia de las variaciones en el potencial osmótico de las soluciones.

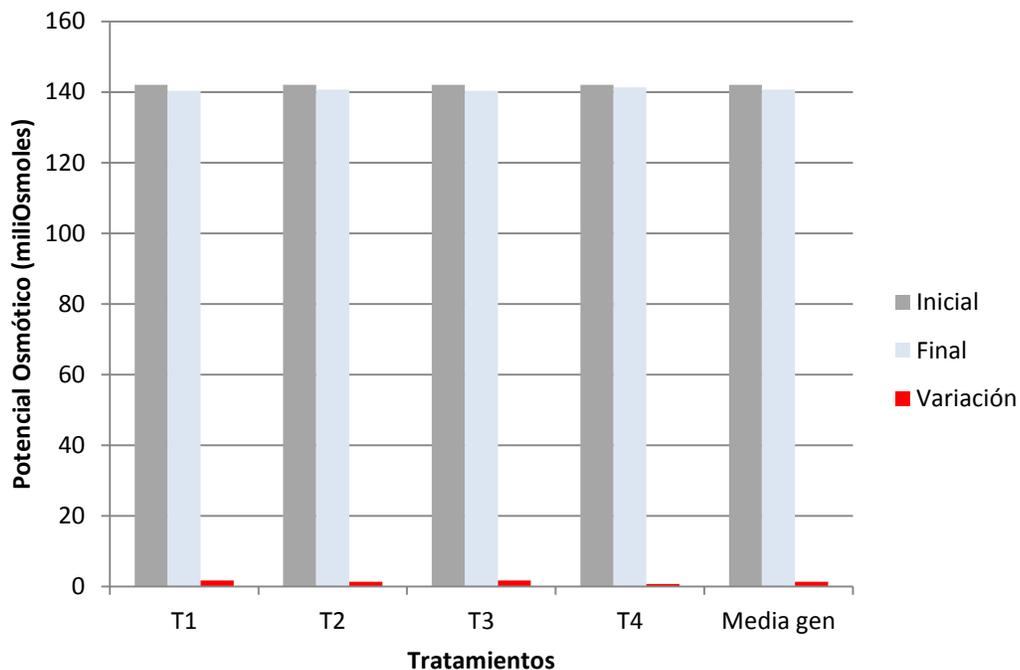


Figura 8. Variación del potencial osmótico de las soluciones nutritivas de maíz (*Zea mays* L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo y después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo. T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3= (-P fosfato) y T4=(-P fosfito) (Media gen= media general)

Variación de la temperatura en las soluciones nutritivas

Durante el experimento (primer muestreo antes del período de recuperación por deficiencia de fósforo), se observaron fluctuaciones de temperatura mínimas (08:30 a.m.), entre 24 y 25 °C donde comienza un ascenso con temperaturas máxima de 31 °C a las 01:30 p.m. y de 27 a 32 °C hacia las 05:30 p.m. en que se inician los descensos. Entre 01:30 y 05:30 p.m., los valores de temperaturas estuvieron en su mayoría sobre el promedio de la temperatura interna del cobertizo (TEPC) (Figura 9). En el período a la recuperación a la deficiencia de fósforo (Figura 10) las fluctuaciones fueron menores; no obstante, las temperaturas mínimas a las 08:30 a.m. fueron similares a las registradas antes de la recuperación, y comienza un ascenso hasta alcanzar temperaturas máximas promedios de 30 °C a la 01:30 p.m. y de 31 °C a las 05:30 p.m.; ambas temperaturas estuvieron por encima de la TEPC.

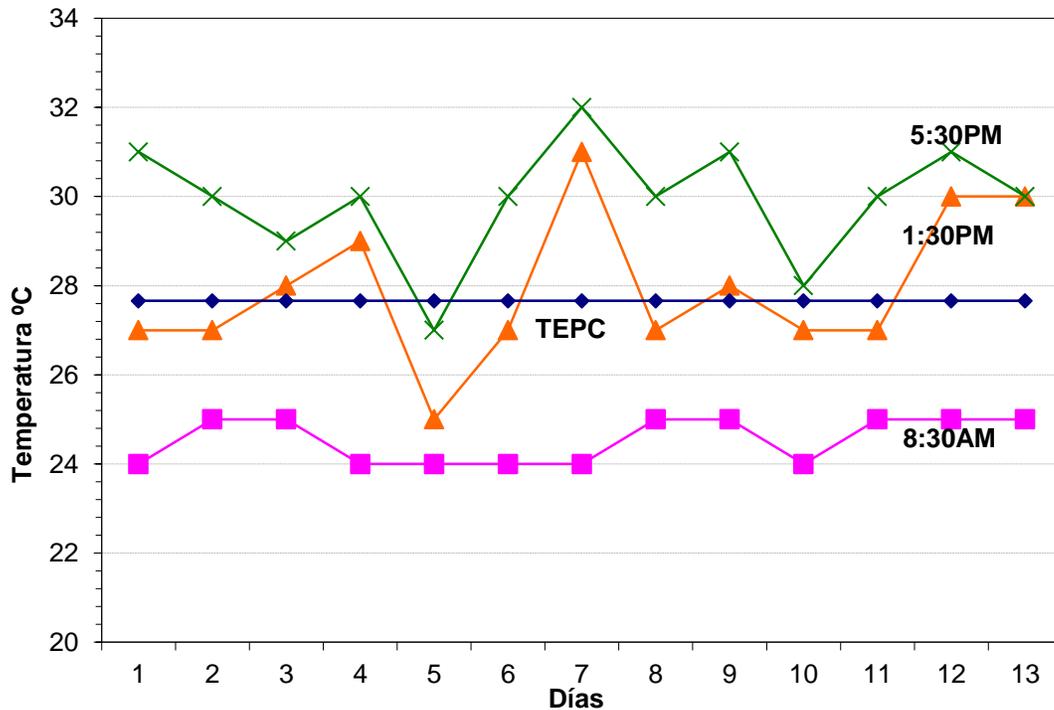


Figura 9. Fluctuaciones diarias promedio de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) antes del período de recuperación. TEPC= temperatura promedio diaria interna del cobertizo.

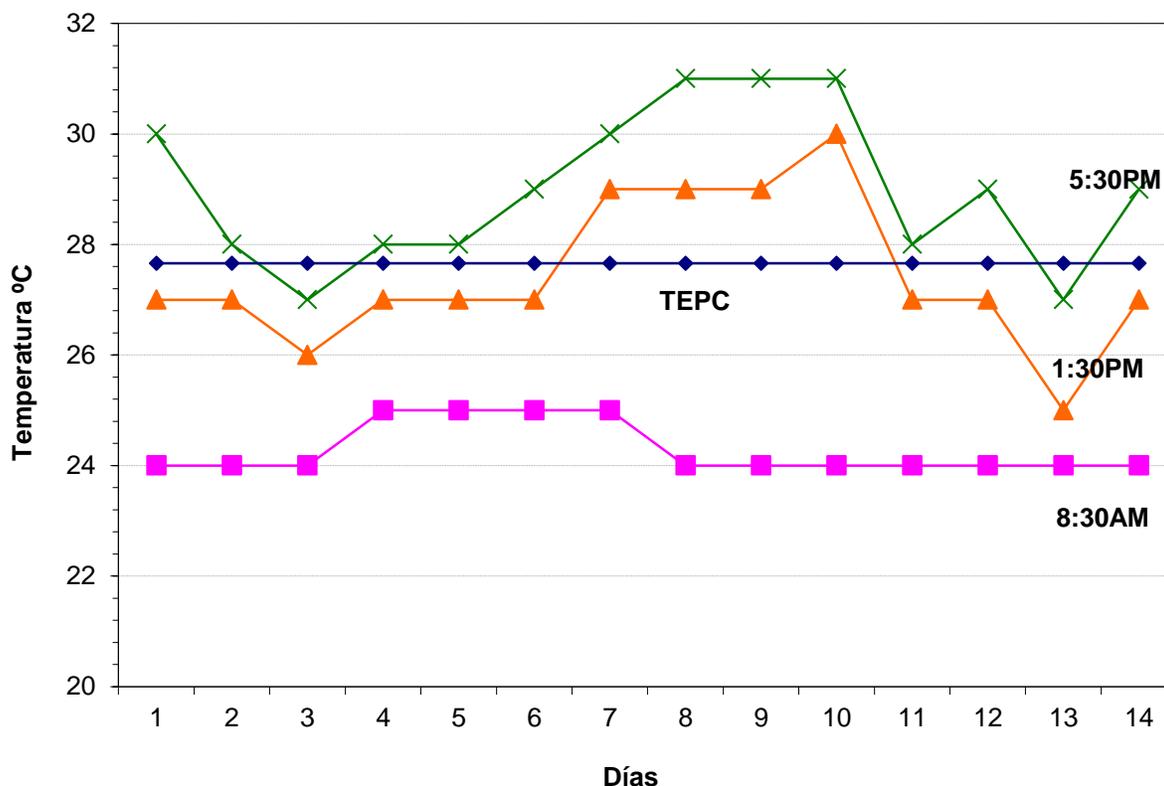


Figura 10. Fluctuaciones diarias promedios de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) durante el período de recuperación TEPC= Temperatura promedio diaria interna del cobertizo.

Las variaciones observadas en la temperatura de las soluciones nutritivas cuando se utilizan soluciones estáticas se corresponden con los valores obtenidos en otros experimentos realizados en este mismo cobertizo y aunque podrán parecer elevados se compensan con los bajas temperaturas nocturnas ya que no se observó necrosis en las raíces de ninguno de los tratamientos.

Variación del pH en las soluciones nutritivas

Las variaciones de pH durante el crecimiento de las plantas bajo condiciones de deficiencia de fósforo (Figura 11), mostraron para todos los tratamientos; con una tendencia hacia la acidificación en la medida que las plantas avanzaban en su crecimiento, debido probablemente a una liberación de cationes (H^+) a través de las raíces, como resultado del proceso respiratorio, encontrándose los valores más bajos

entre el cuarto y octavo día después del trasplante a las soluciones nutritivas; posteriormente se observó una alcalinización de la solución nutritiva.

El pH de las soluciones nutritivas al inicio del experimento estuvo dentro del rango de acidez ($T1 > T2 > T3 > T4$) siendo la media general de 6,5 al momento del trasplantar a los diferentes tratamientos , disminuyendo a valores alrededor de 5,70 que se mantuvo más o menos estable hasta el momento de cosechar las plantas. No se observó tendencia a la alcalinización de las soluciones nutritivas a excepción del pH de la solución T4 a los 4 y 7 días (Figura 11). De acuerdo con Ascencio y Lazo (2001) se ha demostrado que el pH es una propiedad inherente a la composición de la solución nutritiva, determinada por la concentración inicial de ácidos y bases, por lo que tal como se observó en este trabajo cada solución tiene una tendencia de variación de pH dependiendo de la composición. Lo importante es que las tendencias fueron similares. La tendencia hacia la acidificación ha sido observada por los mismos autores en otras especies cultivadas en medio líquido.

Durante el periodo de recuperación por aspersiones de fosetyl-Al de las plantas después del periodo de deficiencia, se observaron dos picos con tendencia a la alcalinización del pH (Figura 12) pero dentro del rango de acidez similar al del periodo anterior de crecimiento bajo condiciones de deficiencia de fósforo. Aunque siguieron la misma tendencia, el pH de la solución T3 fue menor que T4 al igual que durante el periodo anterior

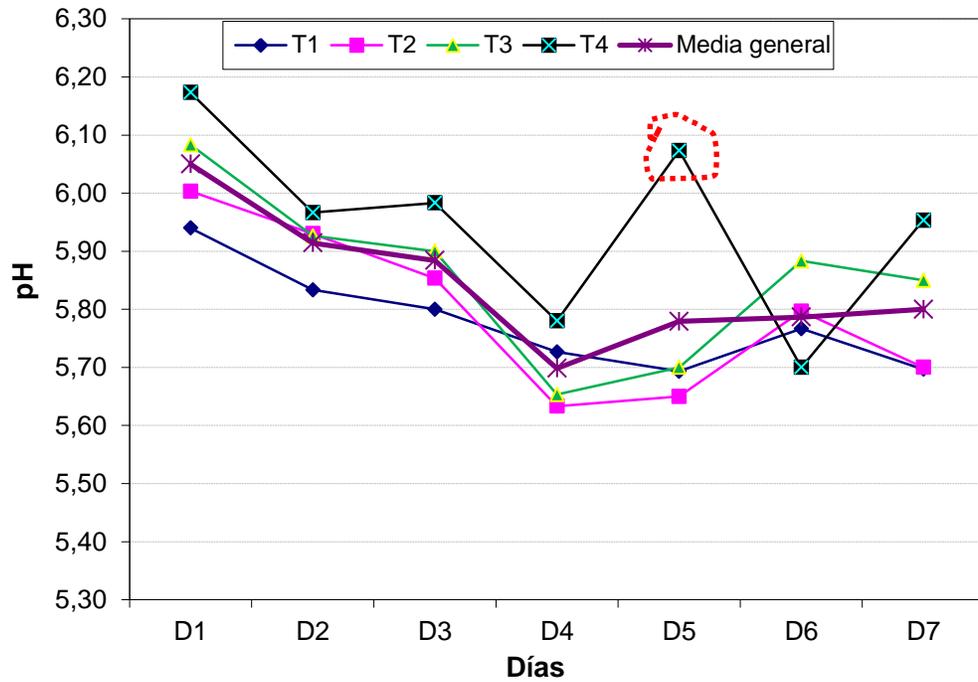


Figura 11. Variación del pH en la solución nutritiva durante el crecimiento del maíz (*Zea mays* L.) en condiciones de deficiencia y suficiencia de fósforo. T1 (+P fosfato), T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito).

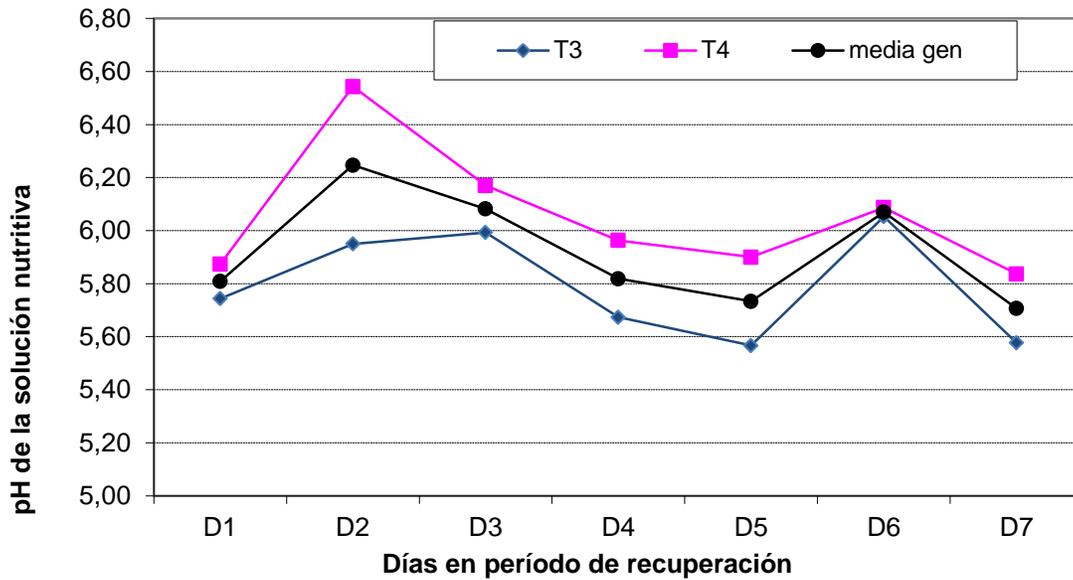


Figura 12. Variación del pH en la solución nutritiva durante el crecimiento del maíz (*Zea mays* L.) durante el período de recuperación de la deficiencia de fósforo por aspersiones con fosetyl-Al. (T3) fosfato y (T4) fosfito.

Biomasa seca

Los resultados de biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total de maíz a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P), deficiencia (-P) (Cuadro 5), demostraron que las plantas tuvieron un mayor crecimiento cuando se aplicó fosfato como fuente de fósforo. La solución nutritiva con fosfito redujo la biomasa de raíz en 31,71% observándose diferencias significativas sólo para el efecto individual de fuente de fósforo ($P < 0,05$) pero no se encontraron diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P ni para la interacción fuente*nivel de P.

En tallo, fosfito causó una reducción de 30,88% respecto a fosfato y la reducción en -P fue de 58,54%, con relación a +P, observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P ($p < 0,05$) pero no para la interacción fuente*nivel de P.

Para hoja, la mayor acumulación de biomasa seca, correspondió al tratamiento con T1 (+P fosfato). Igualmente, T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyeron la biomasa seca de hoja en 63,69; 57,54 y 69,83% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); mientras que T4 (-P fosfito) disminuyó en 28,95% respecto a T3 (-P fosfato), observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Con respecto a la acumulación de biomasa seca total, la menor acumulación correspondió a las plantas cultivadas en soluciones nutritivas con fosfito, cuya disminución fue de 41,76% con relación a las cultivadas en -P fosfato; mientras que la disminución en deficiencia (-P) fue de 39,42% respecto a suficiencia (+P) de fósforo, observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de fósforo ($p < 0,05$) pero no para la interacción fuente*nivel de P.

En el período de recuperación a los 14 días la biomasa seca de raíz en maíz de 38 dds en soluciones nutritivas con T3 (-P fosfato) (0,005 mM de KH_2PO_4) y T4 (-P fosfito) (0,005 mM de KH_2PO_3), después de la aplicación foliar de fosetyl-Al (T3R y T4R) (Cuadro 5); mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,05$). Se encontró que los tratamientos T3 (-P fosfato sin aspersiones de fosetyl-Al) y T3R (-P fosfato asperjadas con fosetyl-Al) redujeron la biomasa seca en 43,23 y 84,52%

respectivamente, con relación a T4 (-P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al); mientras que T3R (-P fosfato asperjado con el producto) se redujo en 78,76% respecto a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al); por lo que fosetyl-Al no aumentó la biomasa seca de raíz, indistintamente de la fuente de fósforo utilizada. De igual manera la biomasa seca de tallos, los tratamientos en T3 (-P fosfato sin aspersiones de fosetyl-Al) y T3R (asperjados con el producto) redujeron la biomasa seca en 52,25 y 57,66% respectivamente, con relación a T4 (-P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al); por lo que las aspersiones con fosetyl-Al no aumentaron la biomasa seca de tallos, observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$). Con relación a la biomasa seca de hoja de plantas después de la recuperación no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de los tratamientos ($p < 0,05$).

Estos resultados se reflejaron en la biomasa seca total; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

De acuerdo con los resultados de crecimiento de las plantas a los 24 días, en el tratamiento T1 (+P fosfato) siempre estuvo por encima de los demás tratamientos. Así mismo, las aspersiones foliares de fosetyl-Al durante el período de recuperación no produjeron cambios significativos en la acumulación de biomasa seca total en las plantas, tal como se puede observar de manera visual en las Figuras 13 y 14 donde se muestran plantas de maíz en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito y recuperación a la deficiencia de fósforo respectivamente.

Cuadro 5. Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds).

Tratamientos	Raíz	Tallo	Hoja ⁽¹⁾	Total
T1	0,87 a*	0,98 a	1,79 a	3,64 a
T2	0,55 b	0,65 b	0,65 bc	1,85 b
T3	0,77 a	0,38 a	0,76 b	1,91 a
T4	0,58 b	0,30 b	0,54 c	1,41 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo (Edad: 38 días)				
T3	0,88 bc *	0,47 b *	1,18 a	2,54 bc
T4	1,55 a	1,11 a	1,42 a	4,07 a
T3R	0,75 c	0,53 b	1,02 a	2,30 c
T4R	1,13 ab	0,93 a	1,04 a	3,19 b

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias dentro de cada órgano y total (DMS; $p < 0,05$)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis



Figura 13. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, cultivadas en soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo (fosfato y fosfito), durante el desarrollo vegetativo

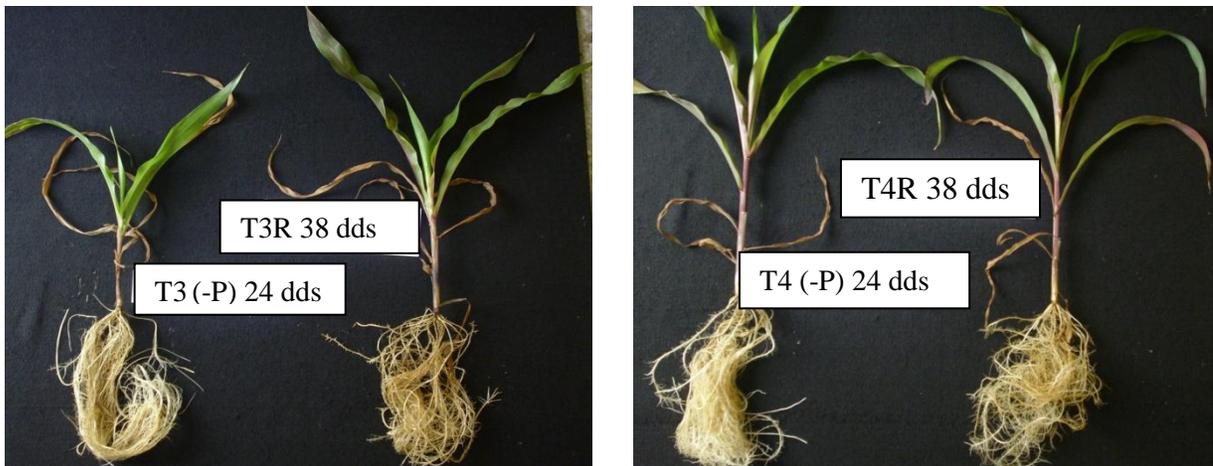


Figura 14. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) durante el desarrollo vegetativo, bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo (fosfato y fosfito) (T3 y T4) y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días, mediante aspersiones con fosetyl-Al (T3R y T4R). Edad de las plantas: 38 días.

Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Los resultados obtenidos para los componentes morfológicos del crecimiento SR/SA y SR/ST (Cuadro 6), demostraron que la relación SR/SA aumentó en 46,38% en los tratamientos en condiciones de -P con relación a aquellos en condiciones de +P y la SR/ST mostró una tendencia similar a la SR/SA. La relación SR/ST aumentó en 32,50% en los tratamientos en condiciones de -P con relación a aquellos en condiciones de +P (Cuadro 6), observándose en ambas relaciones diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P ($p < 0,05$); mientras que para el efecto individual de fuente de P ni para la interacción fuente*nivel de P no se observaron diferencias significativas. Para el período de la recuperación a la deficiencia de fósforo, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos. El significado fisiológico de ambas relaciones, se podría interpretar como el crecimiento compensatorio de biomasa a la parte radical que a la parte aérea, en plantas en condiciones de deficiencia de fósforo. Este aumento en la proporción de biomasa radical no se observó durante la recuperación con aspersiones de fosetyl-Al.

Cuadro 6. Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/PST) de plantas de maíz (*Zea mays* L.), a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds).

Relaciones del crecimiento		
Tratamientos	SR/SA	SR/PST
T1	0,32 b*	0,24 b
T2	0,42 b	0,29 b
T3	0,68 a	0,40 a
T4	0,69 a	0,41 a
Recuperación a la deficiencia de fósforo		
T3	0,54 a	0,35 a
T4	0,61 a	0,38 a
T3R	0,51 a	0,33 a
T4R	0,46 a	0,31 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito); T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias en cada relación.

Área foliar (AF) total por planta

El área foliar de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 7), demostraron que en los tratamientos con T2 (+P fosfito); T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) se observó una reducción de 65,28; 59,06 y 70,24% respectivamente, con relación a +P fosfato (T1) y esta reducción fue más acentuada en +P y -P fosfito; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis). Estos resultados demuestran que con fosfato de potasio (KH_2PO_4) se observó un mayor incremento del área foliar que con fosfito de potasio (KH_2PO_3), encontrándose los mayores porcentajes de reducción en los tratamientos con fosfito, con relación al fosfato. Por otro lado, las aspersiones foliares con fosetyl-Al, no produjeron un aumento en el área foliar de las plantas durante la recuperación a la deficiencia de fósforo, lo cual se puede observar de manera visual en plantas de maíz a los 24 días (Figura 15).

Cuadro 7. Área foliar total (cm^2) de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds).

Tratamientos	Área foliar total (cm^2)
T1	795,92 a*
T2	276,38 bc
T3	325,85 b
T4	236,88 c
Recuperación a la deficiencia de fósforo	
T3	302,06 a
T4	345,51 a
T3R	246,51 a
T4R	337,25 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

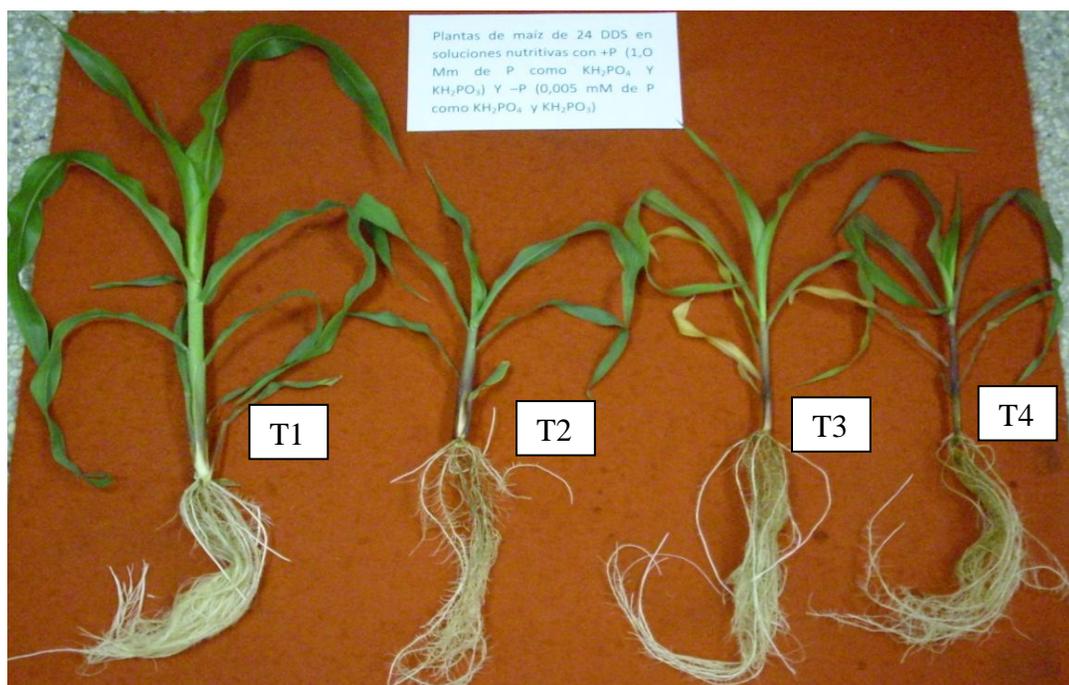


Figura 15. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, durante el desarrollo vegetativo con dos fuentes de fósforo (fosfato y fosfito). T1= (+P fosfato); T2= (+P fosfito); T3= (-P fosfato) y T4= (-P fosfito).

Concentración de clorofila total en hojas

La concentración de clorofila total en hojas por gramo de peso fresco foliar ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) y por unidad de área foliar ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) y medida en unidades Spad (método no destructivo), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 8), mostró una disminución desde T1 (+P fosfato) hasta T4 (-P fosfito). Debido a una leve clorosis en algunas plantas al momento del primer muestreo se utilizó un comparador (hojas sin clorosis) y al compararlo con los tratamientos se observó una disminución $T4 > T3 > T2 > T1$ equivalente a 56,18; 49,89; 44,94 y 21,57% respectivamente del contenido de clorofila lo cual se correspondió con una disminución por unidad de área foliar y con los valores de en 46,28; 43,41; 31,41 y 24,70% unidades Spad; observándose la mayor disminución en T2 (+P fosfito). Las condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con

fosfato y fosfito (T3 y T4), redujeron la clorofila en 37,14 y 42,86% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) con una reducción de 50% por unidad de área foliar y de 24,84 y 28,66% unidades Spad.

El contenido de clorofila foliar después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo sin aspersiones de fosetyl-Al en plantas T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) no varió al compararlo con las plantas asperjadas, por lo que el fosetyl-Al no estimuló la síntesis de clorofila “de novo” aunque las hojas no mostraron clorosis generalizada en las plantas. En la Figura 16 se muestra un aspecto de hojas de maíz de 24 días cultivadas en soluciones nutritivas con +P fosfato y fosfito y en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo.

Cuadro 8. Concentración de clorofila en hojas, clorofila total.cm⁻² de área foliar y unidades Spad de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds)

Tratamientos	Concentración de clorofila total en hojas (mg.g ⁻¹)	Concentración de clorofila total/área foliar (mg.cm ⁻²)	Unidades Spad
Comparador	0,45	0,006	41,7±2,7
T1	0,35	0,004	31,4±2,1
T2	0,25	0,003	28,6±1,2
T3	0,22	0,003	23,6±2,3
T4	0,20	0,002	22,4±2,4
Recuperación a la deficiencia de fósforo			
T3	0,15	0,003	19,2±1,6
T4	0,10	0,002	17,9±1,4
T3R	0,15	0,003	20,3±1,4
T4R	0,10	0,002	18,0±2,1

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

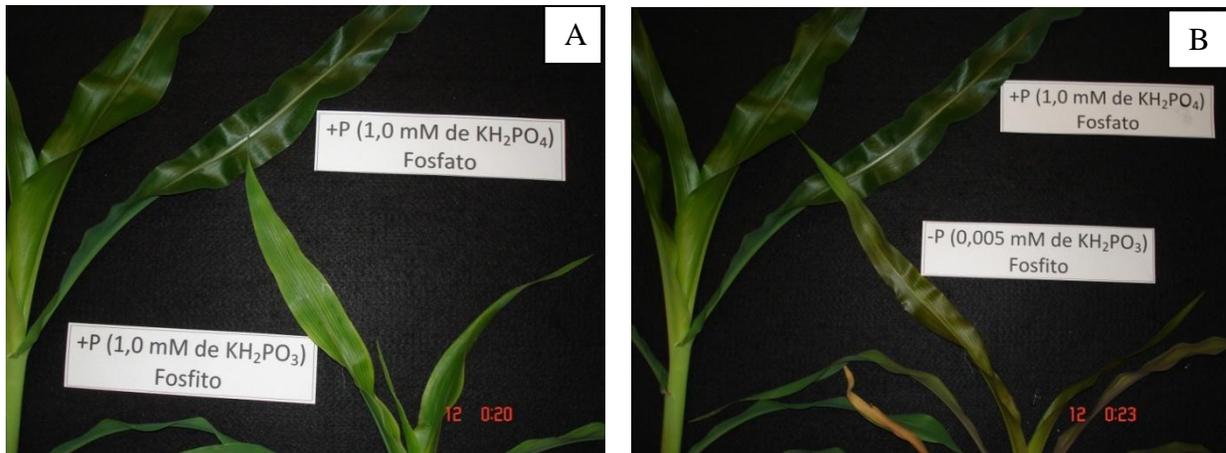


Figura 16. Hojas de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito (A) y en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (B).

Longitud total de raíces

Los resultados de la longitud total de raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) se muestran en el Cuadro 9, pudiéndose observar que a los 24 días aumentó significativamente bajo condiciones de deficiencia de fósforo tanto en T3 (-P fosfato), donde tuvo un aumento significativo de 46,54% con relación a T1 (+P fosfato); como en T4 (-P fosfito) donde hubo un aumento significativo de 53% con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas entre los tratamientos en todas las comparaciones (Prueba de t-Student; $p < 0,05$).

Después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo mediante aspersiones de fosetyl-Al se observó que aunque las plantas T3 (-P fosfato) sin asperjar tuvieron la mayor longitud de raíces esta disminuyó en las plantas asperjadas (T3R). Por otra parte la longitud de raíces en plantas T4 (-P fosfito) fue menor que en -P fosfato (T3) y no vario con las aplicaciones de fosetyl-Al. Estos resultados se muestran visualmente en las figuras 17, 18 y 19. Aunque se observa un posible efecto restrictivo del fosfito sobre la longitud radical, esto no significa que las plantas hayan mostrado respuestas a la deficiencia de fosfito, ya que de haber sido el caso se hubiera observado

una disminución en la longitud de las raíces de las plantas en recuperación (T4R) ya que la respuesta característica ante condiciones de deficiencia es el aumento en longitud radical total con el fin de explorar un mayor volumen de sustrato como una manera de acceder al fósforo que pudiera estar disponible.

El aumento en la longitud total de raíces bajo condiciones de deficiencia de fosforo está muy bien documentado en la bibliografía y en trabajos realizados en nuestros laboratorios; en tal sentido Narang *et al.* (2000), Otami y Ae (1996), Lynch *et al.* (1991) y Mollier y Pellerin (1999) indicaron que el crecimiento relativo de la raíz aparenta aumentar con la deficiencia de fósforo coincidiendo con lo reportado por Ascencio (1996), Ascencio y. Lazo (1997) Ferraroto (2009) y Santana (2010) García (1988), Fernández (1990), Arnuae (1994), quiénes relacionaron la longitud de las raíces con el mecanismo de respuestas de las plantas a la deficiencia de fósforo en el medio de crecimiento.

Cuadro 9. Longitud radical total de plantas de maíz (*Zea mays* L.), a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al.

Tratamientos	Longitud radical total (m)
T1	25,94 b*
T2	13,45 c
T3	48,52 a
T4	28,63 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo	
T3	51,97 a
T4	35,23 b
T3R	27,47 c
T4R	35,33 b

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito) T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras distintas indican promedios estadísticamente distintos entre las medias (t-Student; p<0,05)

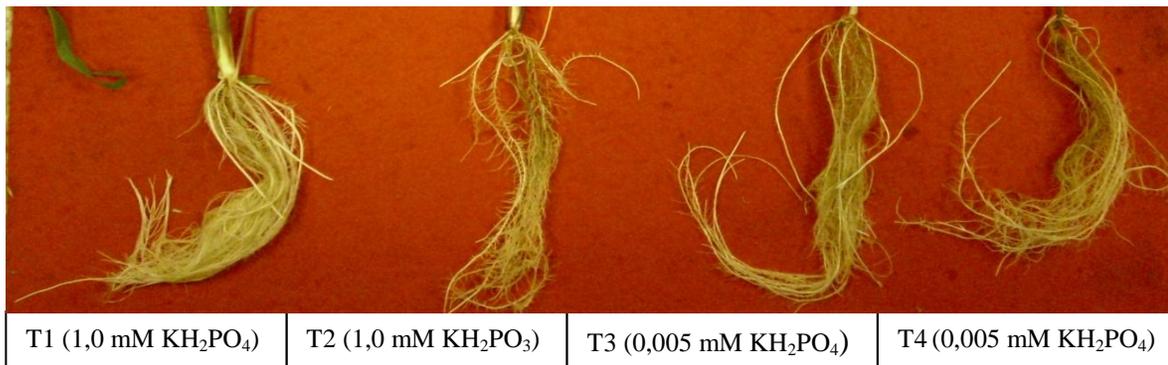


Figura 17. Raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfato y fosfito).

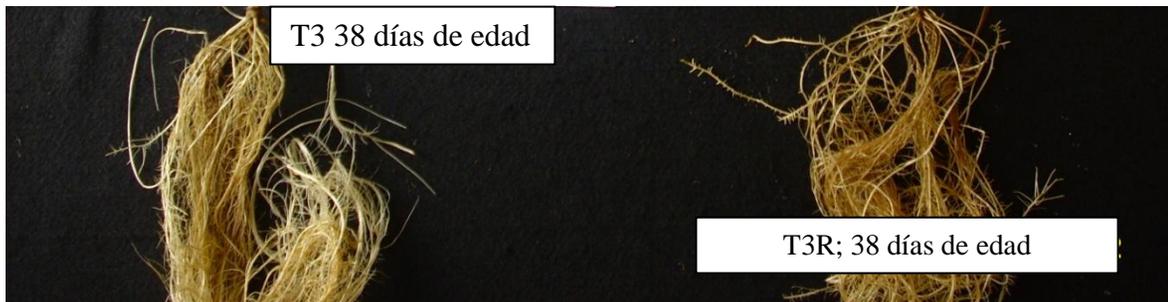


Figura 18. Raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 38 días, en condiciones de deficiencia (T3) de fósforo con fosfato y recuperación a la deficiencia de fósforo mediante aspersiones con fosetyl-Al (T3R) a los 14 días.



Figura 19. Raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 38 días, en condiciones de deficiencia (T4) de fósforo con fosfito y recuperación a la deficiencia de fósforo mediante aspersiones con fosetyl-Al (T4R) a los 14 días

Contenido de fósforo total en la biomasa seca total y por órganos

Los resultados del contenido de fósforo total en la biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total se muestran en el Cuadro 10 observándose que en raíz, los tratamientos en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) redujeron su contenido de P total radical en 93,15 y 88,66% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) y en 85,44 y 88,61%, con relación a T2 (+P fosfito).

En tallos, los tratamientos T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyeron el contenido de P total en un 49,78; 97,36 y 97,36% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato). En hojas se observó la mayor concentración de P total que se redujo en T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 69,30; 95,79 y 96,28% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato).

La reducción en P total fue $T2 > T3 > T4$ igual a 59,20; 95,49 y 96,33% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); encontrándose diferencias significativas entre los promedios de tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

A los 14 días de la recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 10) el contenido de P total aumentó en plantas del T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al) con relación a T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) en 61,82 y 72,73% respectivamente; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$), En tallos no se produjeron diferencias significativas en el contenido de P total; mientras que para hojas los tratamientos T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) redujeron el contenido de P total foliar en un 59,81 y 60,75% respectivamente; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Por su parte, el contenido de P total en biomasa seca total (planta entera) aumentó en el tratamiento con T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) respecto al tratamiento en las mismas condiciones sin asperjar (T3) en 54,46% y en 49,75% con relación al tratamiento en T4 (-P fosfito sin asperjar); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$)

De acuerdo con los resultados se podría señalar que esta respuesta pudo estar asociada a las aspersiones foliares de fosetyl-Al, aunque no se tradujo en una mayor

acumulación de biomasa seca, aunque las plantas no mostraron síntomas de la deficiencia visual de fósforo.

Cuadro 10. Contenido de fósforo total ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) en raíz, tallo, hoja y planta entera de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en soluciones nutritivas en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo (fosfato y fosfito) y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo (38 dds), mediante aspersiones con fosetyl-Al (38 dds).

mg de P total/g de biomasa seca				
Tratamientos	Raíz	Tallo	Hoja	Planta entera
T1	3,36 a ⁽¹⁾	2,26 a ⁽¹⁾	9,74 a ⁽¹⁾	41,94 a ⁽¹⁾
T2	1,58 a	1,14 b	2,99 b	17,11 b
T3	0,23 b	0,06 c	0,41 c	1,89 c
T4	0,18 b	0,06 c	0,31 c	1,54 c
Recuperación a la deficiencia de fósforo				
T3	0,15 c*	0,09 a*	0,43 a ⁽¹⁾	1,84 b*
T4	0,21 bc	0,22 a	0,42 a	2,03 b
T3R	0,36 ab	0,12 a	1,07 a	4,04 a
T4R	0,55 a	0,22 a	1,01 a	5,61 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (MDS; $p < 0,05$).

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis basado en la U de Mann-Whitney

Fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces

Los resultados del contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces (μg de $\text{Pi}\cdot\text{g}^{-1}$ de peso fresco) de plantas de maíz de 24 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días (Cuadro 11), demostraron que el fósforo soluble inorgánico en hoja se redujo en los tratamientos T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 54,20; 85,73 y 90,67% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato), observándose diferencias significativas para los factores simples de fuente y nivel de P; así como para su interacción fuente*nivel de P ($p<0,05$). Por otra parte, el contenido de Pi en las raíces de las plantas con fosfito (KH_2PO_3 en solución nutritiva) se redujo en 61,02% en comparación a fosfato (KH_2PO_4); observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P pero no para su interacción fuente*nivel de P ($p<0,05$).

En plantas después de la recuperación a la deficiencia de fósforo, el contenido de Pi foliar en los tratamientos con T3 y T4 (-P fosfato y -P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) fueron similares con una reducción de 72,26 y 72,90% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 62,39 y 63,27%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p<0,05$).

En raíces, los tratamientos T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al), T3 y T4 (-P fosfato y -P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) redujeron su contenido de Pi radical en 45,92; 54,46 y 56,31% respectivamente, con relación al tratamiento T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al); mientras que los tratamientos T3 y T4 (-P fosfato y -P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) redujeron su contenido de Pi en 20,71 y 23,93% respectivamente, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al), observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p<0,05$).

Los resultados demostraron que el contenido de fósforo soluble inorgánico en hojas y raíces fue mayor en el tratamiento T1 (+P fosfato), en comparación a los tratamientos con T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito). De igual manera, las

plantas en solución nutritiva con suficiencia (+P) de fósforo tuvieron mayor contenido de Pi foliar y radical que aquellas en condiciones de deficiencia (-P) de P.

El contenido de fósforo inorgánico en hojas y raíces después de la recuperación a la deficiencia de fósforo aumentó significativamente independientemente de la fuente de fósforo usada, lo cual podría atribuirse a las aplicaciones foliares de fosetyl-Al y aunque no se observó un aumento importante en la acumulación de biomasa las plantas no mostraron síntomas visuales de deficiencia de fósforo, a excepción de un menor tamaño.

Cuadro 11. Fósforo soluble inorgánico en hojas y raíces de plantas de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds).

µg de Pi.g ⁻¹ de tejido fresco		
Tratamientos	Hojas	Raíces
T1	23,69 a*	483,84 a
T2	10,85 b	162,95 b
T3	3,38 c	67,23 a
T4	2,21 c	51,86 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo		
T3	1,29 b	11,83 c
T4	1,26 b	11,33 c
T3R	4,65 a	14,92 b
T4R	3,43 a	25,98 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras diferentes dentro de cada órgano indican promedios estadísticamente distintos (DMS, p<0,05).

Actividad de la enzima fosfatasa ácida

Los resultados de la actividad de la fosfatasa ácida en la secreción radical obtenidos de plantas de maíz de 14 días de edad en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo creciendo en soluciones nutritivas con fosfato (KH_2PO_4) y fosfito (KH_2PO_3) (Cuadro 12), demuestran que hubo inducción de actividad de fosfatasa ácida bajo condiciones de deficiencia aunque fue menor en fosfito que en fosfato. Los aumentos en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito) fueron de 84,69 y 74,05% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); y en 86,94 y 77,85% con relación a T2 (+P fosfito).

La inducción de la actividad de fosfatasa ácida bajo condiciones de deficiencia de fósforo es un evento marcador de síndrome por deficiencia de fósforo en la mayoría de las plantas y ha sido utilizado como marcador fisiológico (Ascencio 1997).

Cuadro 12. Actividad de la fosfatasa ácida en la secreción de raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) de 14 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (n=3).

Actividad de la fosfatasa ácida			
Tratamientos	Fuente de P	Nivel de P	$\mu\text{mol PNP}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PsR}$
T1	Fosfato	+P	0,75
T2	Fosfito	+P	0,64
T3	Fosfato	-P	4,90
T4	Fosfito	-P	2,89

T1=(1,0 mM de KH_2PO_4), T2=(1,0 mM de KH_2PO_3), T3= (0,005 mM de KH_2PO_4) y T4= (0,005 mM de KH_2PO_3).

Actividad de la enzima fitasa

Los resultados de la actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de maíz de 14 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo en soluciones nutritivas (Cuadro 13); mostraron que la actividad fitasa fue similar bajo condiciones de suficiencia y disminuyo ligeramente en condiciones de deficiencia de fósforo tanto con fosfato como con fosfito y no se observó inducción de la actividad de fitasa por deficiencia de P, lo cual ha sido observado en otras especies.

Cuadro 13. Actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de maíz (*Zea mays* L.) de 14 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (n=3).

Actividad de la enzima fitasa			
Tratamientos	Fuente de P	Nivel de P	$\mu\text{g de Pi.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PsR
T1	Fosfato	+P	4,65
T2	Fosfito	+P	5,41
T3	Fosfato	-P	3,85
T4	Fosfito	-P	2,15

T1=(1,0 mM de KH_2PO_4), T2=(1,0 mM de KH_2PO_3), T3= (0,005 mM de KH_2PO_4) y T4= (0,005 mM de KH_2PO_3).

Índices de eficiencia de fósforo

Los valores obtenidos para la eficiencia de uso de fósforo (EUP), índice de acumulación de fósforo (IAP) de raíz, tallo y hoja, y la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de plantas de maíz de 24 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días (Cuadro 14), mostraron que la EUP expresada como g de biomasa seca total/g de P en la planta aumentó en los tratamientos con deficiencia de P; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

El índice de acumulación de P en raíces tallos y hojas expresados como mg de P en por g de biomasa seca total fue mayor en los tratamientos en T1 y T2 (+P fosfato y fosfito); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

La eficiencia de absorción de fósforo (EAP) expresada en mg de P en la raíz/g de biomasa seca de raíz, aumentó en condiciones de suficiencia de fósforo T1 y T2 (+P fosfato y fosfito); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días (Cuadro 14), los resultados mostraron que en las plantas en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) aumentó la EUP en 58,84 y 53,93% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con el producto) y en 71,93 y 68,57%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

El IAP de raíces en los tratamientos T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al), disminuyó en 40 y 60% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 64,71 y 76,47%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) y en tallos después de la recuperación a la deficiencia de fósforo, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

En cuanto al IAP de hoja, los tratamientos T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) disminuyeron el IAP en 64,58 y 79,17% respecto a T3R (-P

fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 48,48 y 69,70 %, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto), quién a su vez disminuyó en 31,25% respecto a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al); observándose diferencias significativas entre los tratamiento ($p < 0,05$).

En cuanto a la EAP expresada como mg de P en la raíz/g de biomasa seca de raíz, los tratamientos con T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) disminuyeron la EAP en 66,0 y 80,0% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con el producto) y en 64,58 y 79,17%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

De acuerdo con los resultados encontrados para la EUP antes y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo, hubo una mayor eficiencia de las plantas de maíz creciendo en condiciones de deficiencia de fósforo (-P); la EUP fue superior en condiciones de -P y en plantas que no fueron asperjadas con fosetyl-Al (T3 y T4). Por otra parte, es importante destacar después de la recuperación a la deficiencia de fósforo el IAP de raíces y hojas fue mayor en las plantas asperjadas con fosetyl-Al.

Para la EAP antes y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo, se observaron tendencias similares, lo que pudiera estar asociado al mayor contenido de P en raíces de plantas después de la recuperación, en respuesta a las aspersiones foliares de fosetyl-Al sobre estas plantas.

Cuadro 14. Eficiencia de uso de fósforo (EUP), índices de acumulación de fósforo (IAP) en raíces, tallos y hojas y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 24 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (38 dds).

Tratamientos	EUP	IAP raíz	IAP tallo	IAP hoja	EAP
T1	90,25 b	0,92 a	0,63 a	2,70 a	3,73 a
T2	112,04 b	0,84 a	0,61 a	1,61 a	2,80 a
T3	1050,38 a	0,12 b	0,03 b	0,21 b	0,28 b
T4	982,20 a	0,13 b	0,04 b	0,22 b	0,32 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo					
T3	1402,12 a	0,06 b	0,04 a	0,17 c	0,17 b
T4	2055,56 a	0,04 b	0,03 a	0,10 c	0,10 b
T3R	577,05 b	0,16 a	0,05 a	0,48 a	0,48 a
T4R	646,0 b	0,17 a	0,07 a	0,33 b	0,50 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales dentro de las medias de cada índice ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis basada en la U de Mann-Whitney).

Segunda parte: CRECIMIENTO DE BERENJENA (*Solanum melongena* L.) Y ACTIVIDAD DE FOSFATASA ÁCIDA Y FITASA, EN SOLUCIONES NUTRITIVAS CON FOSFATO Y FOSFITO ANTES Y DESPUÉS DE UN PERÍODO DE RECUPERACIÓN

Condiciones climáticas dentro del cobertizo

El registro climático reflejó promedios de radiación solar de $13,38 \text{ MJ.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$; valores promedios de temperatura máxima y mínima de $33,54$ y $20,05$ °C respectivamente, y promedios de humedad relativa máxima y mínima de $84,32$ y $27,01$ % respectivamente. Adicionalmente, el promedio de las mediciones instantáneas de radiación total fueron de $536,7 \text{ W.m}^{-2}$ y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se muestran en la Figura 20; correspondiéndose estos valores con registros anteriores en este mismo cobertizo.

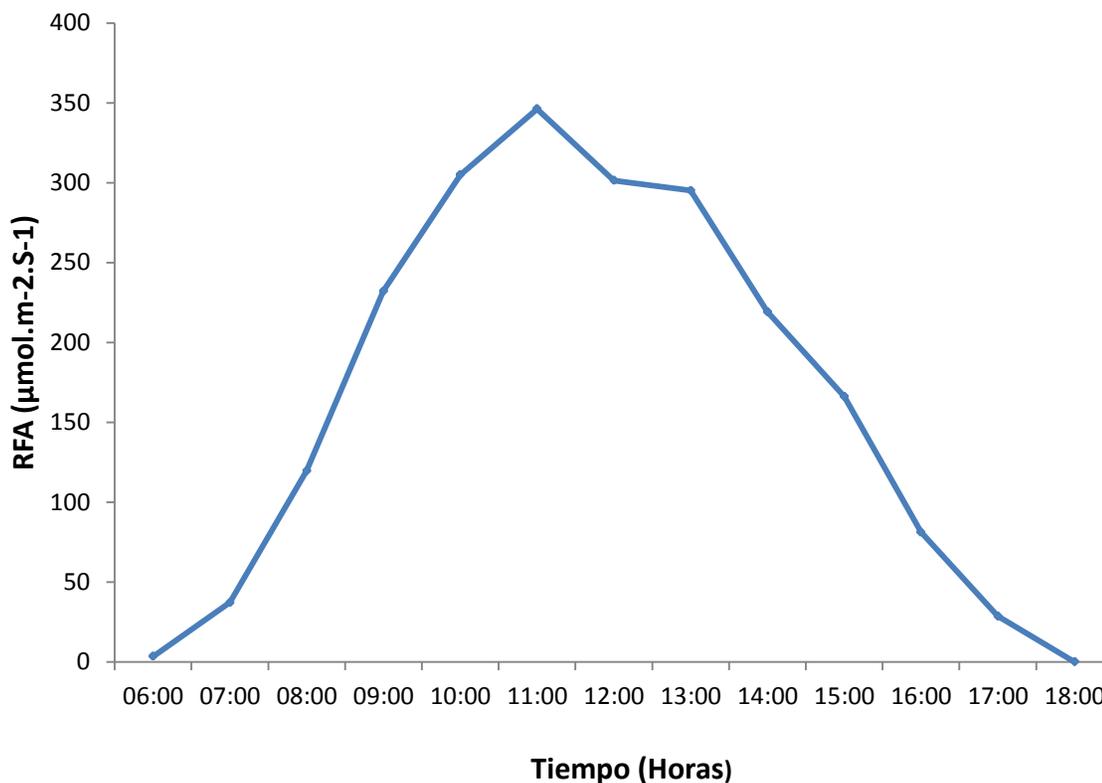


Figura 20. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) ($\mu\text{mol. m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) promedio diaria en el ensayo de berenjena (*Solanum melongena* L.), en soluciones nutritivas, durante el desarrollo vegetativo.

Variación de la concentración osmótica (MiliOsmoles) en las soluciones nutritivas

Durante el experimento de berenjena (*Solanum melongena* L.) en soluciones nutritivas, desde el momento del trasplante a las soluciones, hasta el momento del último muestreo, se observó una leve variación de la concentración osmótica inicial con relación a la concentración final (cosecha), siendo estas variaciones de 2,00; 1,67; 1,00 y 0,67 mOsm en T1 (+P fosfato); T2 (+P fosfito); T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) respectivamente (Figura 21); lo que indica que la osmolaridad de las soluciones nutritivas preparadas para este ensayo fue prácticamente similar en los diferentes tratamientos, lo que descarta efectos diferentes a los derivados de los tratamientos.

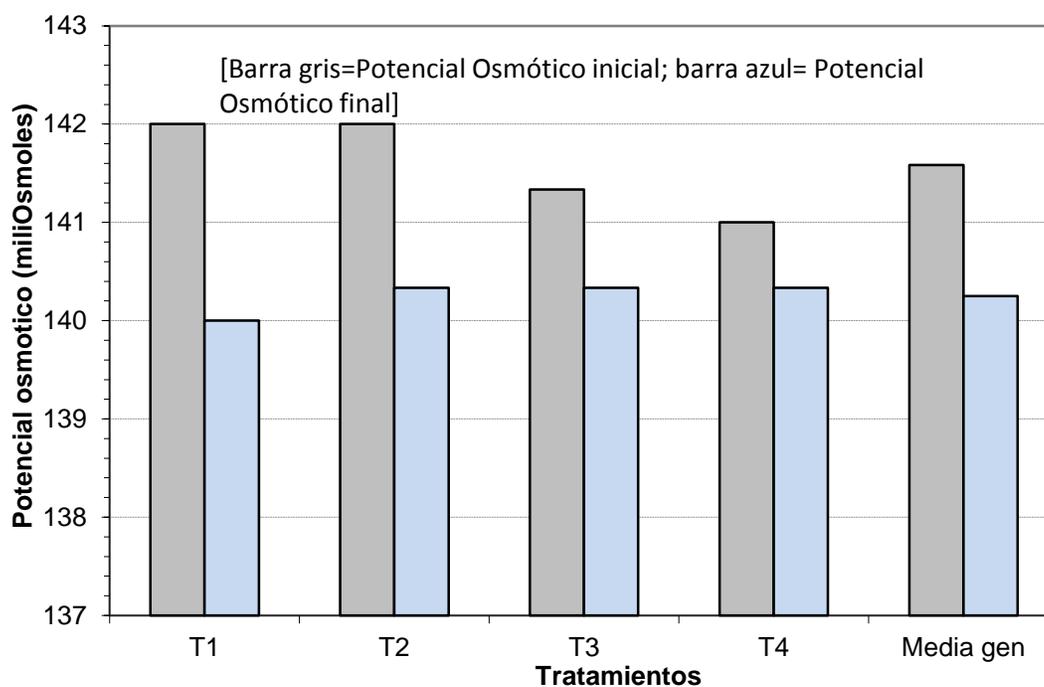


Figura 21. Variación del potencial osmótico (miliOsmoles) de las soluciones nutritivas durante el desarrollo vegetativo de berenjena (*Solanum melongena* L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo y después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo. [Media Gen= Media general]

Variación de la temperatura en las soluciones nutritivas

Durante el ensayo (primer muestreo, antes del inicio del período de recuperación) se observaron pequeñas variación en la temperatura mínima a las 08:30 a.m. de 1 °C (24 a 25 °C), con ascenso de 26 y 30 °C a las 01:30 p.m.; lo mismo se observó en los valores de temperaturas a las 5:30 p.m.; iniciándose un descenso, debido a las temperaturas nocturnas. Las temperaturas entre las 01:30 y 05:30 p.m. estuvieron sobre el promedio de la temperatura interna del cobertizo (TEPC) (Figura 22). En el período de recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días (Figura 23), las fluctuaciones de temperatura en las soluciones nutritivas fueron menores; sin embargo, la temperatura mínima a las 08:30 a.m. varió entre los 23 y 25 °C. A la 01:30 horas, hubo otra variación entre los 27 y 30 °C; mientras que para las 05:30 p.m., la variación de temperatura fue entre 28 y 31 °C. Tanto los valores de temperatura a las 13:30 horas como a las 17:30 horas estuvieron por encima de la TEPC (26,37 °C) (Figura 22).

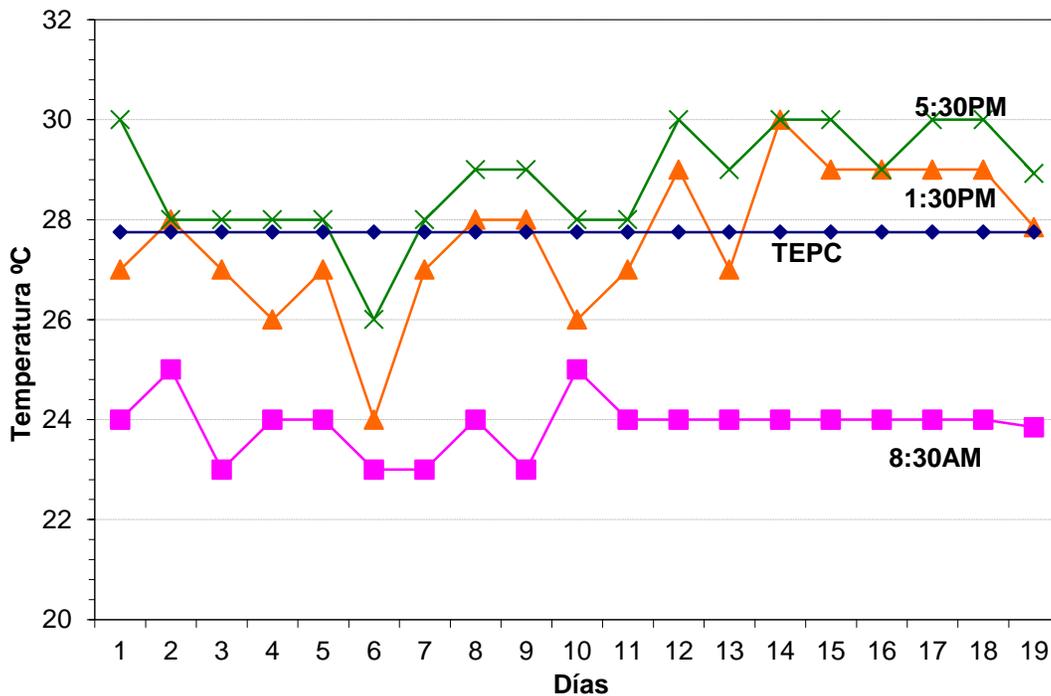


Figura 22. Fluctuaciones diarias promedio de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de berenjena en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo durante el primer muestreo, antes del período de recuperación (TEPC = Temperatura promedio interna dentro del cobertizo)

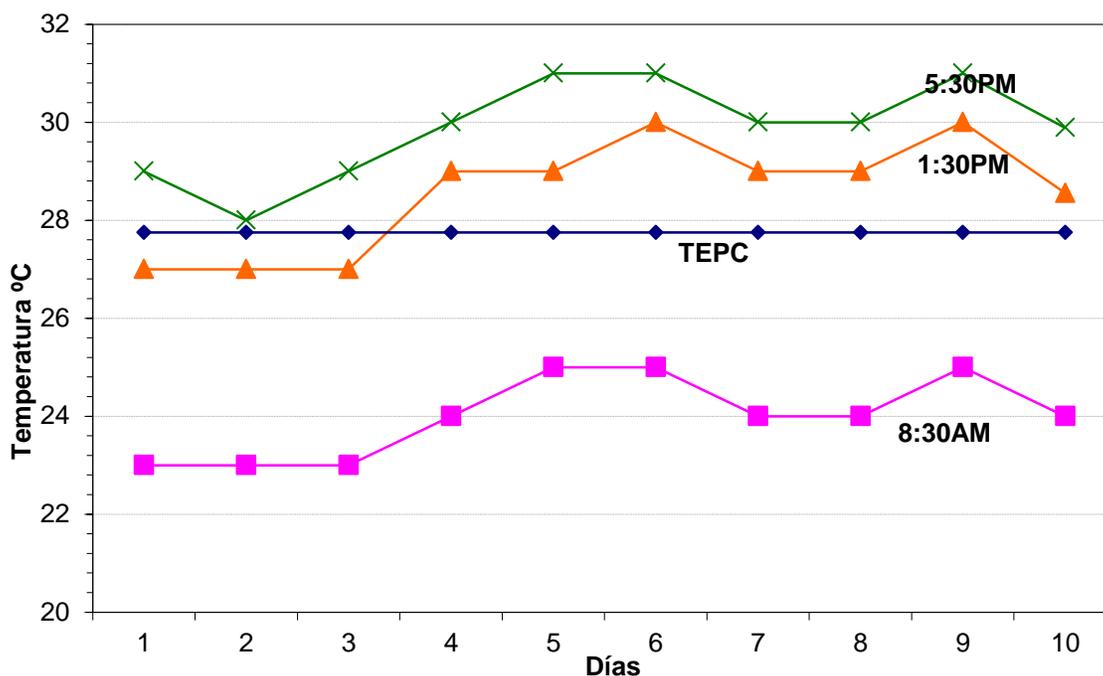


Figura 23. Fluctuaciones diarias promedio de temperatura en las soluciones nutritivas en contacto con las raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.), en condiciones de deficiencia de fósforo durante el período de recuperación (TEPC =Temperatura promedio interna del cobertizo)

Las variaciones de temperatura observadas en las soluciones nutritivas cuando se usan soluciones nutritivas estáticas (como en este caso) se corresponden con valores obtenidos en otros experimentos en este mismo cobertizo y aunque podrían parecer elevadas se compensan con las bajas temperaturas nocturnas.

Variación de pH en las soluciones nutritivas

Las variaciones de pH durante el crecimiento de las plantas bajo condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo (Figura 24) mostraron para todos los tratamientos una tendencia hacia la acidez a medida que las plantas crecían, encontrándose los valores más bajos a los 18 días después del trasplante a las soluciones nutritivas. Para T1 (+P fosfato) desde el inicio y hasta el día 8 el pH se mantuvo por debajo de la media general, es decir, con valores más ácidos pero no inferiores a 5,40; T2 (+P fosfito) mostró valores similares a los de la media general; en T3 (-P fosfato) se mantuvo por debajo de la media general a partir del cuarto día, hasta los 16 días y T4 (-P fosfito) se mantuvo por

encima de la media general, a excepción del día 10 después del trasplante, cuando experimentó una ligera tendencia hacia valores de pH más ácidos.

Durante la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 14 días mediante aspersiones de fosetyl-Al (Figura 25), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) mostraron una tendencia hacia la acidez durante todo el período de recuperación. El tratamiento T4 (-P fosfito) siempre estuvo por encima de la media general, contrario a lo observado para T3 (-P fosfato) que se mantuvo por debajo.

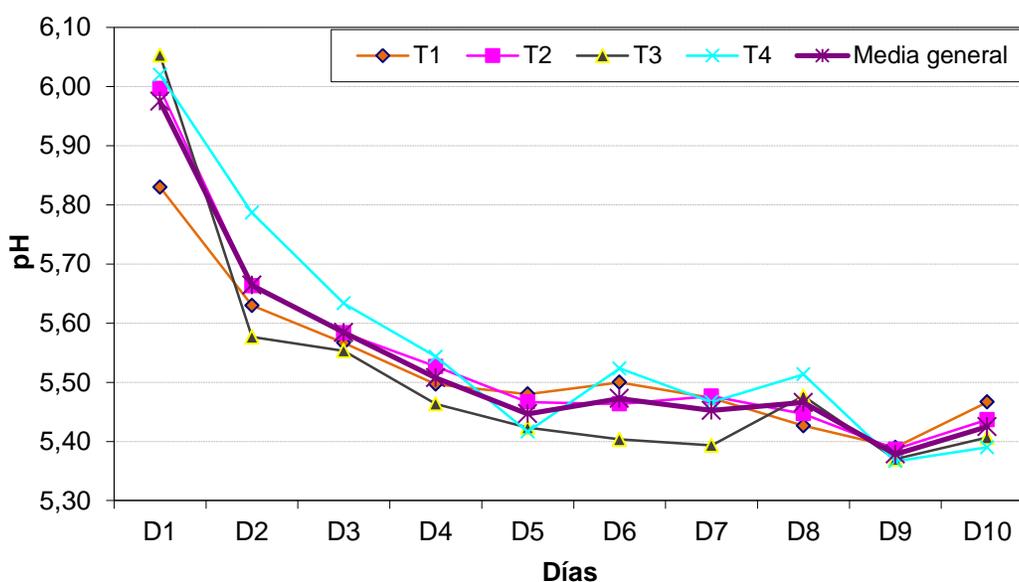


Figura 24. Variación del pH de la solución nutritiva durante el crecimiento de berenjena (*Solanum melongena* L.), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo. T1 (+P fosfato), T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito)

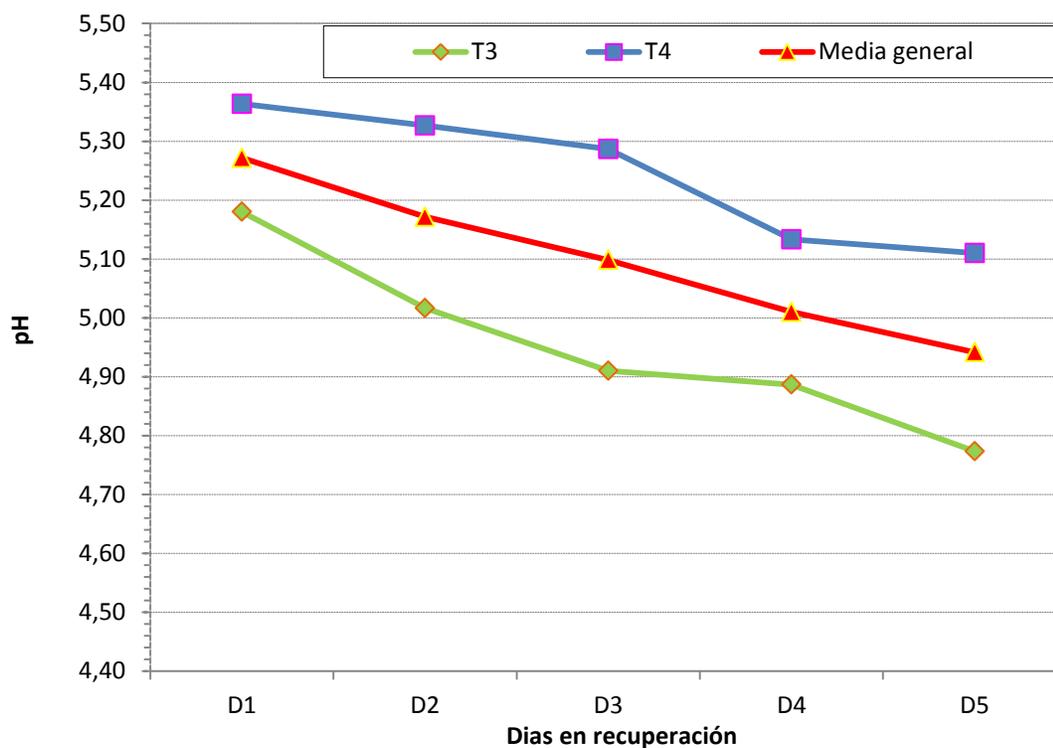


Figura 25. Variación del pH de la solución nutritiva durante el experimento de berenjena (*Solanum melongena* L.) durante el período de recuperación a la deficiencia de (T3) fosfato y (T4) fosfito.

Las variaciones de pH observados en este estudio se debieron probablemente a la excreción de ácidos orgánicos de bajo peso molecular o a una absorción de cationes; coincidiendo con lo expresado por Ascencio y Lazo (2001) quienes indicaron que los cambios en el pH de la solución nutritiva inducidos por las raíces de las plantas se debe fundamentalmente a 2 procesos: 1) excreción de ácidos orgánicos con el exudado radical y 2) absorción diferencial de aniones y cationes.

Biomasa seca total y por órganos

Los resultados de la biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total (planta entera) de berenjena, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo a los 54 días y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo durante 10 días (64 días de edad) (Cuadro 15), mostró una disminución de la biomasa de raíces en T2 (+P fosfito); T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) de 26,67, 31,11 y 43,33% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); observándose diferencias significativas para el efecto individual de fuente de P y para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$); pero no para el efecto individual de nivel de P.

En tallos fosfato (KH_2PO_4) aumentó la biomasa en 42,07% respecto a fosfito (KH_2PO_3) y los tratamientos en condiciones de suficiencia de fósforo (+P) aumentaron en 55,70% en +P respecto a -P; observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P pero no para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$).

En hojas T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyeron la biomasa en 45,46; 56,21 y 57,40% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) y T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 19,57 y 21,74% respectivamente con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P así como para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$).

La acumulación de biomasa total en T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyó en 46,79; 54,93 y 64,48% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyó en 33,24%, con respecto a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P así como para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$).

Después de la recuperación a la deficiencia de fósforo, para raíces, tallos, hojas y total no se observaron diferencias significativas.

Los resultados demostraron que fosfato como fuente de fósforo fue mayor a fosfito en el aumento de la biomasa por órgano y total y en algunos casos la biomasa en +P fosfito fue igual a -P fósforo y -P fosfito; lo que podría sugerir el poco valor metabólico que podría tener fosfito para generar incrementos de biomasa comparables a fosfato en

esta especie; lo cual se puede visualizar en la Figura 26. Así mismo, las aspersiones foliares con fosetyl-Al no hicieron posible la recuperación a la deficiencia de P, y que en consecuencia beneficiara la ganancia de biomasa total.

Cuadro 15. Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total (planta entera) de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

Biomasa seca (g)				
Tratamientos	Raíces	Tallos	Hojas	Total
T1	0,90 a*	2,12 a	3,38 a	6,39 a
T2	0,51 b	1,05 b	1,84 b	3,40 bc
T3	0,62 b	0,78 a	1,48 c	2,88 c
T4	0,66 b	0,62 b	1,44 c	2,72 c
Recuperación a la deficiencia de fósforo				
T3	0,66 a	1,39 a	1,75 a	3,80 a
T4	0,89 a	1,49 a	2,18 a	4,56 a
T3R	0,70 a	1,15 a	1,48 a	3,33 a
T4R	0,87 a	1,51 a	1,52 a	3,90 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (DMS; $p < 0,05$)



Figura 26. Plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, cultivadas en soluciones nutritivas con +P fosfato y fosfito (A) y -P fosfato y fosfito (B).

Relaciones del crecimiento: sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Los resultados obtenidos para los componentes morfológicos del crecimiento (SR/SA y SR/PST) (Cuadro 16), indicaron que la relación SR/SA se incrementó en 45,16% en los tratamientos en condiciones de deficiencia de fósforo (-P) respecto a los tratamientos en condiciones de suficiencia de P (+P) y la relación SR/ST mostró una tendencia similar encontrándose un aumento significativo bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo de 39,13%, con relación a aquellos en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo; observándose para ambas relaciones diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P pero no para el efecto individual de fuente de P ni para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$). Para el período de la recuperación a la deficiencia de fósforo por aspersiones foliares de fosetyl-Al, no se detectaron diferencias estadísticas significativas.

Los resultados para la SR/SA mostraron una mayor proporción de biomasa a la parte radical que a la parte aérea bajo condiciones de deficiencia de fósforo (-P) (Figura 27) y este aumento en la proporción de biomasa radical no se observó durante la recuperación con aspersiones de fosetyl-A (Figura 28).

Cuadro 16. Relaciones del sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

Relaciones del crecimiento		
Tratamientos	SA/SR	SR/ST
T1	0,16 b*	0,14 b
T2	0,18 b	0,15 b
T3	0,28 a	0,22 a
T4	0,60 a	0,25 a
Recuperación a la deficiencia de fósforo		
T3	0,22 a	0,18 a
T4	0,24 a	0,20 a
T3R	0,29 a	0,22 a
T4R	0,28 a	0,22 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (DMS; $p < 0,05$)

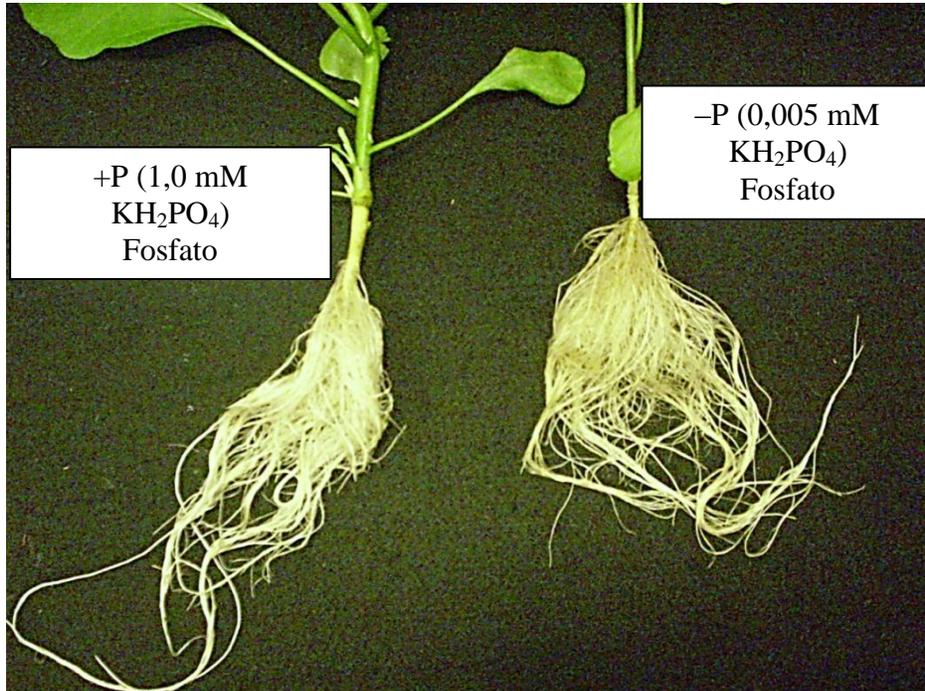


Figura 27. Desarrollo de raíces de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfato).

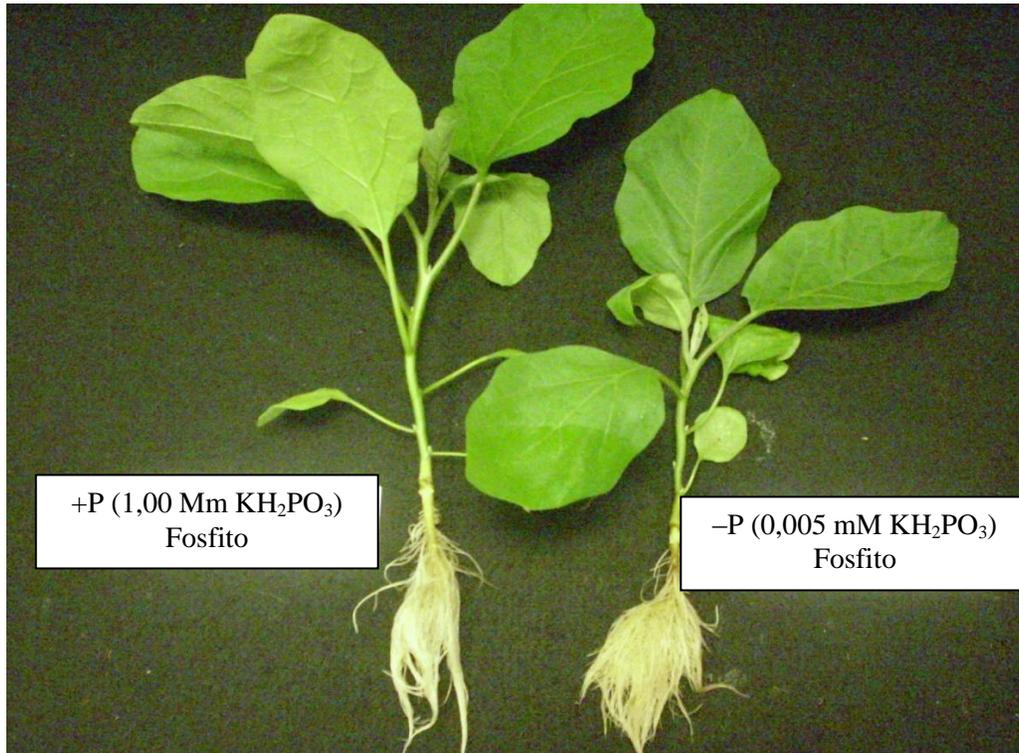


Figura 28. Desarrollo de raíces de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (fosfito).

Área foliar (AF) total por planta

El área foliar total de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 17), mostraron que en los tratamientos T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) se obtuvo una reducción de 50,34; 67,68; y 72,77 % con respecto a T1 (+P fosfato) y además, T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) disminuyeron en 34,92 y 45,18% respectivamente, con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas para los efectos individuales de fuente y nivel de P así como para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$). Durante el período de recuperación a la deficiencia de fósforo, cuando se evaluó este parámetro no se encontraron diferencias significativas.

Estos resultados demuestran con fosfato de potasio (KH_2PO_4) se obtuvo un mayor incremento de área foliar que con fosfito de potasio (KH_2PO_3); siendo el área foliar total con fosfato 2,01 veces mayor que T2 (+P fosfito); lo cual se puede visualizar en la Figura 29. Por otro lado, las aspersiones foliares de fosetyl-Al, no produjeron un aumento del área foliar de las plantas durante la recuperación a las deficiencias de fósforo.

Cuadro 17. Área foliar total (cm²) de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

Tratamientos	Área foliar (cm ²)
T1	1520,63 a
T2	755,20 b
T3	491,49 c
T4	414,03 c
Recuperación a la deficiencia de fósforo	
T3	533,73 a
T4	640,97 a
T3R	423,10 a
T4R	599,80 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (DMS; p<0,05)

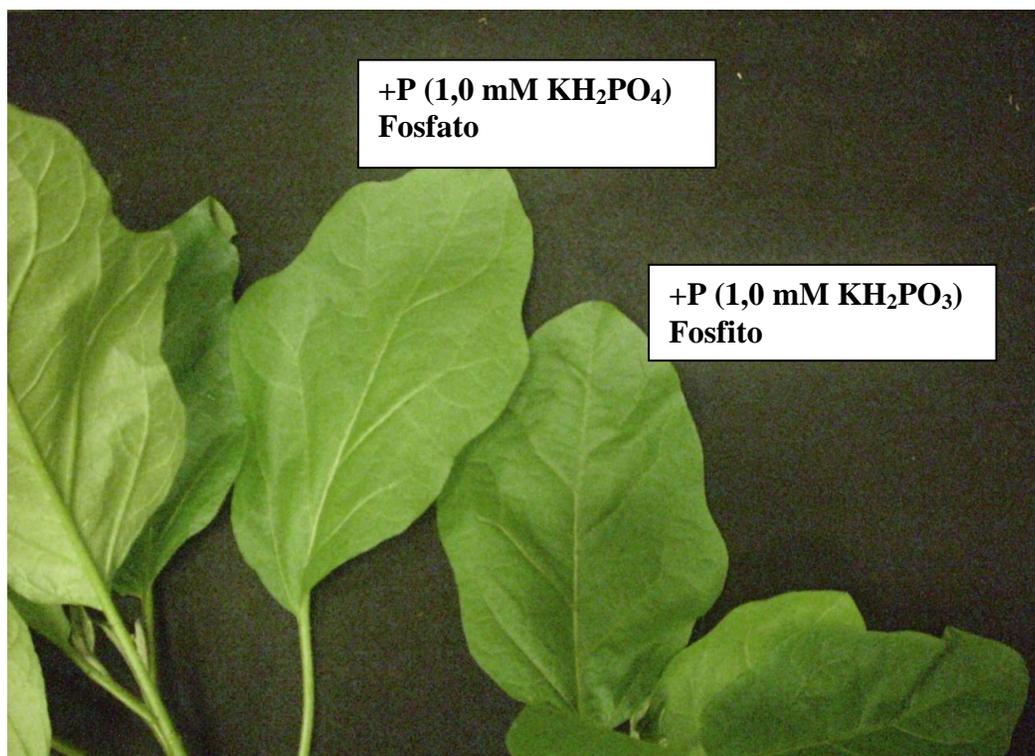


Figura 29. Desarrollo de las hojas de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito, durante el desarrollo vegetativo.

Concentración de clorofila total en hojas

La concentración de clorofila en hojas por gramo de peso fresco ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) y por unidad de área foliar ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$) y medida en unidades Spad (método no destructivo) en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo, con fosfato y fosfito, y después de un período de recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 18), mostró una disminución en T2 (+P fosfito) de 10%, con relación a T1 (+P fosfato) y -P fosfato (T3) y -P fosfito (T4) disminuyeron en 30 y 25% respectivamente respecto a T1 (+P fosfato); lo cual se correspondió con la disminución por unidad de área foliar y con los valores de unidades Spad.

El contenido de clorofila después de la recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 18) en plantas sin aspersiones de fosetyl-Al (T3, -P fosfato y T4, -P fosfito) no varió al compararlo con plantas asperjadas; por lo que el fosetyl-Al no estimuló la

síntesis de clorofila “de Novo” aunque las hojas no mostraron clorosis generalizada en las plantas.

Cuadro 18. Concentración de clorofila en hojas de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

Tratamientos	[Chl] (mg.g ⁻¹)	Chl/área foliar (mg.cm ⁻²)	Spad
T1	0,40	0,011	48,9±1,4
T2	0,36	0,010	46,7±1,2
T3	0,28	0,009	43,3±1,2
T4	0,30	0,009	44,1±1,6
Recuperación a la deficiencia de fósforo			
T3	0,29	0,19	42,9±1,2
T4	0,31	0,20	44,8±1,7
T3R	0,29	0,18	42,7±1,2
T4R	0,30	0,19	43,9±1,1

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

Longitud total de raíces

Los resultados de la longitud radical total de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) se muestran en el Cuadro 19, observándose que a los 54 días aumentó significativamente bajo condiciones de deficiencia de fósforo tanto en T3 (-P fosfato) que tuvo un aumento significativo de 32,06% con relación a T1 (+P fosfato) como en T4 (-P fosfito) con un aumento significativo de 65,62% con relación a T2 (+P fosfito) lo cual puede visualizarse en las Figuras 30 y 31; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (t-Student)

Después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo por aspersiones de fosetyl-Al a los 10 días (Cuadro 19) se observó que T3 (-P fosfato sin aspersiones de fosetyl-Al) tuvo un aumento significativo de 14,85% con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y el aumento de T4 (-P fosfito sin aspersiones del producto) con relación a T4R (-P fosfito asperjado con fosetyl-Al) fue de 13,38% , lo cual se

puede visualizar en las Figuras 32 y 33; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (t-Student)

El aumento en la longitud total de raíces bajo condiciones de deficiencia de fósforo ha sido bien documentada en otros trabajos en los cuales se ha indicado que este aumento en condiciones de deficiencia de fósforo es una respuesta adaptativa de las plantas a condiciones de escaso contenido de P en el medio de crecimiento (Ascencio, (1996); Ascencio y. Lazo, (1997); Ferraroto, (2009); Santana, (2010); García, (1988), Fernández, (1990) y Arnua de (1994). Así mismo, la disminución de la longitud radical total después de la recuperación a la deficiencia de fósforo podría estar asociada a las aspersiones foliares de fosetyl-Al, lo que coincide con lo reportado por Sukarno *et al.* (1993) quienes reportaron una inhibición del crecimiento de raíces de cebolla (*Allium cepa* L.) después de ser tratadas con etil fosfito de aluminio.

Cuadro 19. Longitud radical total de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

Tratamientos	Longitud radical total (m)
T1	65,00 b*
T2	27,38 c
T3	95,68 a
T4	79,65 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo	
T3	114,67 a
T4	112,73 a
T3R	97,64 b
T4R	82,76 b

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras distintas indican promedios estadísticamente diferentes entre las medias ($p < 0,05$) (t-Student)



Figura 30. Raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con fosfato y fosfito,



Figura 31. Raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito.

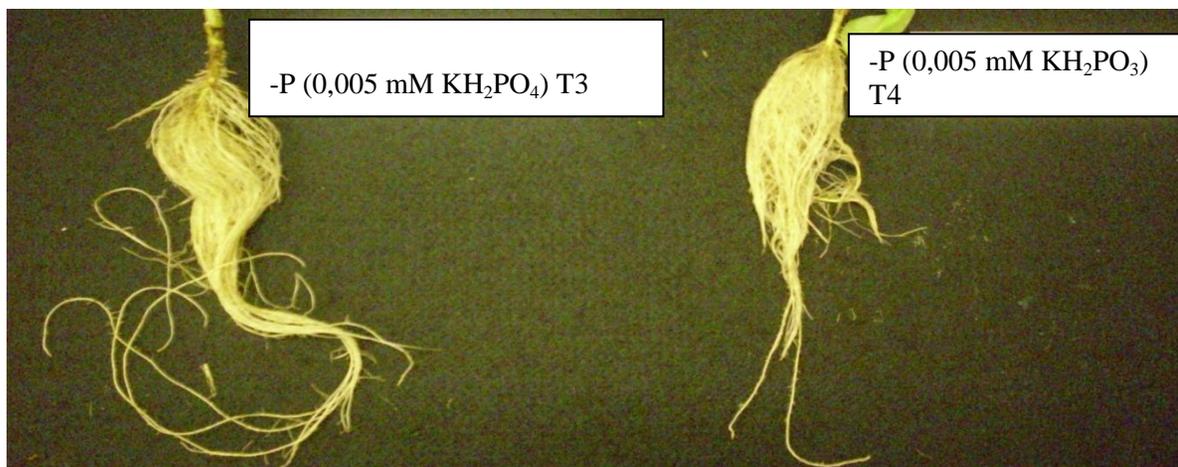


Figura 32. Raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 64 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito sin aspersiones de foscetyl-Al (T3 y T4).

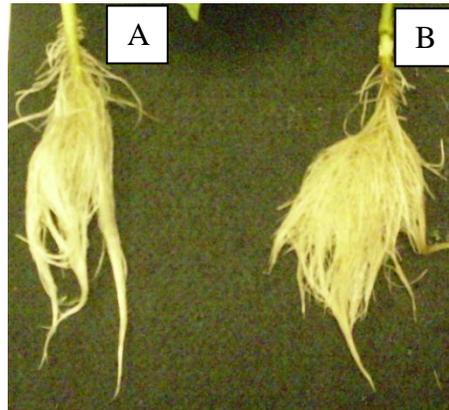


Figura 33. Raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 64 días, en soluciones nutritivas, en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones con fosetyl-Al. (A) T3R (-P fosfato asperjadas con fosetyl-Al); (B) T4R (-P fosfito asperjadas con fosetyl Al), durante el desarrollo vegetativo.

Contenido de fósforo total en la biomasa seca total y por órganos

Los resultados del contenido de fósforo total por órganos y total en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 20) observándose que en las raíces hubo una disminución de 69,70% en los tratamientos en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo, respecto a +P; observándose diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P pero no para el efecto simple de fuente de P ni para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$); en tallos, las disminuciones en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) fueron de 92,34 y 88,06% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) y de 91,23 y 86,32% respectivamente, con relación a T2 (+P fosfito); detectándose diferencias significativas entre los promedios de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis). En hojas se observó una mayor acumulación de P total que se redujo en T2 (+P fosfito), T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 30,91; 90,35 y 85,17% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); observándose diferencias significativas entre los promedios de tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Las reducciones del P total en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) fue de 87,48 y 84,64% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); y en 82,83 y 78,94%, con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas entre los promedios de tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

A los 10 días después de la recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 20) no se detectaron diferencias significativas para el P total en raíces, tallos y planta entera y en hojas el P total en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) sin aspersiones de fosetyl-Al se disminuyó en 69,30 y 72,34% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 68,24 y 71,38%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto); observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

De acuerdo con los resultados, el contenido de fósforo total en hojas planta entera fue mayor en los tratamientos en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo que en aquellos con deficiencia de fósforo (-P) y las aspersiones foliares con fosetyl-Al aumentó el P total en hojas pero este aumento no fue suficiente para incrementar el P total en la planta completa; esto podría interpretarse como una disminución de los mecanismos de redistribución del P aportado por el fosetyl-Al desde las hojas hacia otros órganos como tallos y raíces.

Cuadro 20. Contenido de fósforo total ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) en raíz, tallo, hoja y planta entera (total) de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

mg de P/g de biomasa seca				
Tratamientos	Raíz	Tallo	Hoja	Planta entera
T1	3,53 a*	6,53 a ⁽¹⁾	16,79 a ⁽¹⁾	75,31 a ⁽¹⁾
T2	2,40 a	5,70 a	11,60 b	54,93 a
T3	0,94 b	0,50 b	1,61 c	9,43 b
T4	0,86 b	0,78 b	2,49 c	11,57 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo				
T3	0,58 a	0,95 a	1,01 b*	10,64 a
T4	0,56 a	0,98 a	0,90 b	12,01 a
T3R	0,96 a	0,89 a	3,29 a	14,69 a
T4R	0,75 a	1,17 a	3,18 a	14,48 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales dentro de cada órgano y en planta entera indican promedios estadísticamente iguales (DMS; $p < 0,05$)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

Contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces

Los resultados del contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) de berenjena, en hojas (μg de $\text{Pi}\cdot\text{g}^{-1}$ de peso fresco de hoja (pfh)) y raíces (μg de $\text{Pi}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{pfr}$ y pfr), en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo (Cuadro 21), mostraron que para hojas, los tratamientos en condiciones de deficiencia de P (-P) redujeron el contenido de Pi foliar en 70,62% respecto a +P; observándose diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P; mientras que el efecto individual de fuente de P, así como la interacción fuente*nivel de P resultaron no significativas ($p < 0,05$). En raíces, disminuyó en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 78,89 y 82,47% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato); observándose diferencias significativas entre los promedios de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días (Cuadro 21) en hojas T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) disminuyeron su contenido de Pi en 59,66 y 56,27 % respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 45,08 y 40,46% con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto); observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis) y el Pi de raíces en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) disminuyó en 33,23 y 44,30% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) y en 31,88 y 43,18%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto); encontrándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

De acuerdo con los resultados, el contenido de Pi, en hojas fue mayor bajo condiciones de suficiencia (+P) de fósforo que en aquellos en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo, independientemente de la fuente de P usada. En raíces el contenido de Pi disminuyó en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito) al compararlos con T1 y T2 (+P fosfato y fosfito) y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo el Pi de hojas y raíces en los tratamientos asperjados con fosetyl-Al fue mayor que aquellos que no fueron asperjados; pero este aumento no hicieron posible la recuperación de las plantas.

Cuadro 21. Contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi), en hojas y raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días, mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds).

µg de Pi.g ⁻¹ de tejido fresco		
Tratamientos	Hoja	Raíz
T1	18,61 a*	316,13 a ⁽¹⁾
T2	14,41 a	343,98 a
T3	4,94 b	66,74 b
T4	4,75 b	55,42 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo		
T3	3,57 b ⁽¹⁾	44,14 b ⁽¹⁾
T4	3,87 b	36,82 b
T3R	8,85 a	64,79 a
T4R	6,50 ab	66,11 a

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales dentro de cada órgano indican promedios estadísticamente iguales (DMS; p<0,05)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

Actividad de la enzima fosfatasa ácida

Los resultados de la actividad de la fosfatasa ácida en la secreción radical obtenidos de plantas de berenjena de 25 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (KH₂PO₄ y KH₂PO₃) (cuadro 22), demuestran que hubo inducción de actividad de fosfatasa ácida bajo condiciones de deficiencia de fósforo; los aumentos en T3 y T4 (-P fosfato y -P fosfito) fueron de 95,51 y 88,95% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato) y de 90,54 y 76,74% con relación a T2 (+P fosfito).

La inducción de actividad de fosfatasa ácida bajo condiciones de deficiencia de fósforo ha sido señalado como marcado del síndrome por deficiencia de fosforo

(Ascencio, 1997). Por otra parte, las diferencias de actividad de fosfatasa ácida encontradas entre T3 y T4 (-P fosfato y fosfito) podría estar relacionado con el mayor peso del sistema radical en T3 (-P fosfato) que en T4 (-P fosfito) o a la menor biomasa seca encontrada en T2 (+P fosfito) respecto a T1 (+P fosfato); siendo la actividad fosfatasa ácida 22,26 veces mayor en T3 (-P fosfato) respecto a T1 (+P fosfato) y de 12,28 veces mayor en T4 (-P fosfito) que en T2 (+P fosfito); este resultado podría indicar que las plantas creciendo en -P fosfito no detectaron las deficiencias de fósforo tal y como lo hicieron en -P fosfato; por lo que fosfito de alguna manera enmascaró el síndrome por deficiencia de fósforo, lo cual ha sido reportado en otros trabajos (Carswell *et al.*, 1997 y Ticconi *et al.*, 2001).

Cuadro 22. Actividad de la fosfatasa ácida en la secreción de raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) de 25 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (n=3).

Actividad de la fosfatasa ácida			
Tratamientos	Fuente de P	Nivel de P	$\mu\text{mol PNP}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PsR}$
T1	Fosfato	+P	0,19
T2	Fosfito	+P	0,40
T3	Fosfato	-P	4,23
T4	Fosfito	-P	1,72

T1=(+P fosfato; 1,0 mM de KH_2PO_4), T2=(+P fosfito; 1,0 mM de KH_2PO_3), T3=(-P fosfato; 0,005 mM de KH_2PO_4) y T4=(-P fosfito; 0,005 mM de KH_2PO_3).

Actividad de la enzima fitasa

Los resultados de actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de berenjena a los 25 días en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo en soluciones nutritivas (Cuadro 23), mostraron una disminución de la actividad en condiciones de deficiencia de fósforo tanto en fosfato como en fosfito, por lo que no se observó inducción de la actividad fitasa por deficiencia de P, lo cual ha sido observado en otras especies.

Cuadro 23. Actividad de la enzima fitasa en la secreción de raíces de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 25 días de edad, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (n=3).

			Actividad de la enzima fitasa
Tratamientos	Fuente de P	Nivel de P	$\mu\text{g de Pi.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PsR
T1	Fosfato	+P	6,21
T2	Fosfito	+P	10,01
T3	Fosfato	-P	3,48
T4	Fosfito	-P	3,93

T1=(+P fosfato; 1,0 mM de KH_2PO_4), T2=(+P fosfito; 1,0 mM de KH_2PO_3), T3=(-P fosfato; 0,005 mM de KH_2PO_4) y T4=(-P fosfito; 0,005 mM de KH_2PO_3).

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados obtenidos para la eficiencia de uso de fósforo (EUP), índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíces, tallos y hojas, así como la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) en berenjena en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y después de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días (Cuadro 24), mostraron que la EUP (expresada como g de biomasa seca total/g de P en la planta), aumento en los tratamientos con deficiencia de fósforo; observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis)

El índice de acumulación de fósforo (IAP) de raíces (mg de P por g de biomasa seca total) no mostró diferencias significativas. El IAP de tallos disminuyó en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 83,65 y 72,12% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato), y en 89,63 y 82,32%, con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

El IAP de hojas disminuyó en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) en 78,79 y 65,91% respectivamente, con relación a T1 (+P fosfato), y en 83,82 y 73,99%, con relación a T2 (+P fosfito); observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

La eficiencia de absorción de fósforo (EAP) (mg de P en la raíz/g de biomasa seca de raíz) disminuyó en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo, observándose diferencias significativas para el efecto individual de nivel de P pero no para el efecto simple de fuente de P ni para la interacción fuente*nivel de P ($p < 0,05$).

Después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo, a los 10 días mediante aspersiones de fosetyl-Al (Cuadro 24) los resultados mostraron que la EUP en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) aumentó en 73,46 y 39,90% respectivamente, con relación a T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al), y en 25,62 y 28,53%, con relación a T4R (-P fosfito asperjado con el producto); observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$).

Para todos los índices de acumulación de fósforo (IAP de raíces, tallos y hojas) no se encontraron diferencias significativas entre los promedios de tratamientos ($p < 0,05$).

Los resultados para la EAP mostraron que T4 (-P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) disminuyó en 55% respecto a T3R (-P fosfato asperjado con el producto); observándose diferencias significativas entre los promedios de los tratamientos ($p < 0,05$).

Los resultados encontrados para la EUP podrían estar asociados a una eficiente respuesta de berenjena a las deficiencias extremas de fósforo. Por otra parte, las plantas durante el período de la recuperación a la deficiencia de fósforo con aspersiones foliares de Fosetyl-Al, fueron menos eficientes en cuanto a la producción de biomasa seca por cada mg de P contenida en la misma.

Tanto el IAP de tallo como de hoja en los tratamientos en condiciones de suficiencia de fósforo (+P) fueron mayores que en condiciones de -P. Tales diferencias pudieron ser debidas al desbalance entre el suministro de P a la planta o bien a procesos metabólicos internos relacionados con el suministro de fosfito (fosetyl-Al), debido a que en las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo en recuperación por aspersiones foliares con fosetyl-Al no hubo diferencias significativas.

El resultado encontrado para la EAP podría estar vinculado a una efectiva translocación basipeta del P en forma de fosetyl-Al, dado que las aspersiones con el producto se realizaron en la parte aérea de las plantas y la EAP se expresa en términos de mg de P en la raíz/g de biomasa seca de raíz, o las cantidades de P dentro de la raíz no fueron suficientes para incrementar significativamente la biomasa de la raíces en las plantas.

Cuadro 24. Eficiencia de uso de fósforo (EUP), índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíces, tallos y hojas y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito y de la recuperación a la deficiencia de fósforo a los 10 días mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (64 dds)

Tratamientos	EUP	IAP raíz	IAP tallo	IAP hoja	EAP
T1	85,70 b ⁽¹⁾	0,53 a*	1,04 a ⁽¹⁾	2,64 b ⁽¹⁾	3,63 a ⁽¹⁾
T2	63,80 c	0,68 a	1,64 a	3,46 a	4,40 a
T3	323,0 a	0,33 a	0,17 b	0,56 d	1,53 b
T4	235,62 a	0,33 a	0,29 b	0,90 c	1,30 b
Recuperación a la deficiencia de fósforo					
T3	365,71 a	0,16 a	0,24 a	0,57 a	0,87 ab*
T4	380,59 a	0,12 a	0,22 a	0,64 a	0,63 b
T3R	228,73 b	0,31 a	0,27 a	1,02 a	1,40 a
T4R	272,01 b	0,19 a	0,31 a	0,83 a	0,86 ab

T1=(+P fosfato), T2=(+P fosfito), T3=(-P fosfato), T4=(-P fosfito), T3R y T4R=(Asperjados con fosetyl-Al).

*: Letras iguales indican dentro de cada índice indica promedios estadísticamente iguales (MDS; p<0,05)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

DISCUSIÓN

Crecimiento de las plantas bajo condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo

Biomasa seca

Los resultados de acumulación de biomasa seca total de plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito, creciendo en soluciones nutritivas demostraron que tanto en maíz como en berenjena, la menor acumulación de biomasa seca total (planta entera) ocurrió en las plantas cultivadas en soluciones nutritivas con fosfito (KH_2PO_3) (Cuadro 5 y 15), con relación a las cultivadas en las mismas condiciones con fosfato (KH_2PO_4) lo que indica que las plantas demostraron mayor capacidad para metabolizar el fosfato como fuente de fósforo en comparación al fosfito lo cual se tradujo en una mayor ganancia de biomasa en ambas especies y la disminución en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo (niveles bajos de P) (Cuadro 5) respecto a +P (niveles suficientes de P) podría ser debida a la aparente modificación de la arquitectura radical que originó raíces más delgadas en ambas especie; sin embargo para berenjena la respuesta fue definida por la interacción entre fuente y nivel de fósforo (Cuadro 15) lo que demuestra que fosfato fue una fuente superior de fósforo en comparación a fosfito; los resultados de biomasa seca encontrados en este estudio podrían explicarse parcialmente por la reducción de la biomasa seca de raíces encontrada en +P fosfito en comparación a + P fosfato, coincidiendo esto con lo reportado por Barrett *et al.* (2002) quienes demostraron que el crecimiento de raíces de plantas disminuyó con la aplicación de fosfito. Así mismo, Sukarno *et al.* (1993) demostraron la inhibición del crecimiento de raíces de *Allium cepa* después de ser tratadas con etil-fosfito de aluminio, sugiriendo que el fosfito puede interferir con el metabolismo de algunas plantas. Igualmente, Carswell *et al.* (1996) encontraron que el crecimiento de raíces en *Brassica nigra* fue fuertemente inhibido por fosfito; el mismo señalamiento fue hecho por Varadarajan *et al.* (2002) en tomate (*Solanum lycopersicon*); de igual manera, Thao *et al.* (2008) encontraron que el crecimiento de raíces de espinaca (*Spinacea oleracea* L.) fertilizadas con fosfito fue inhibido, independientemente de que

se aplicara al suelo o en cultivo hidropónico. Al igual que para raíces, la biomasa de tallo no contribuyó a la ganancia de biomasa total en ninguna de las dos especies debido a que fosfito también redujo la biomasa de tallo, siendo el porcentaje de reducción mayor en berenjena que en maíz y los niveles deficientes de fósforo redujeron también la ganancia de peso seco de tallos lo que también originó menor ganancia de biomasa total en comparación a plantas con niveles suficientes de P (Cuadro 5 y 15); esto demuestra que la deficiencia de P estuvo asociada a la marcada reducción de la acumulación de biomasa seca en las plantas bajo estudio. Resultados similares fueron obtenidos por Fernández (1990) quién encontró reducciones significativas en la biomasa seca de plantas de frijol (*Vigna unguiculata*) en condiciones de deficiencia de P luego de 28 días de edad. Así mismo, Halsted y Lynch (1996) encontraron una disminución de la biomasa seca del vástago en especies C₃ y C₄ debido a la deficiencia de fósforo y por Belami, (2009) quién indicó que la baja suplencia de P redujo la biomasa seca de tallo en genotipos de papa (*Solanum tuberosum*). Por su parte, Santana (2010) encontró importantes reducciones en el vástago de *Crotalaria juncea* a distintas edades, creciendo en soluciones nutritivas en condiciones de deficiencia de fósforo. En este sentido Narang *et al.* (2000) indicaron que una fuente adecuada de fosfato inorgánico aumentó perceptiblemente la formación de la materia seca del tallo de las plantas.

Por otra parte, al igual que la biomasa seca de raíces y tallos, la biomasa foliar también fue afectada por fosfito y por las deficiencias de fósforo en ambas especies (Cuadro 5 y 15) lo que de alguna manera afectó en definitiva la ganancia de biomasa seca total; al respecto Förster *et al.* (1998) y Varadarajan *et al.* (2002) encontraron que plantas de tomate y pimentón cultivados hidropónicamente tratadas con fosfito técnico (Preparado del ácido fosforoso y neutralizado con KOH) y fosfito comercial, mostraron una significativa reducción del crecimiento en comparación con plantas fertilizadas con fosfato. En cuanto a los efectos de la deficiencia de fósforo sobre la biomasa seca encontrados en este estudio, los resultados se corresponden con lo reportado por Pleniscar *et al.* (1994) quienes encontraron reducciones de la biomasa seca de *Helianthus annuus* por deficiencia de fósforo. Igualmente, Rodríguez *et al.* (1998) encontraron una significativa reducción en la biomasa seca de trigo (*Triticum aestivum* L.) por las deficiencias de fósforo. De la misma manera, Ascencio y Lazo (1997)

señalaron que las deficiencias de fósforo afectó la biomasa seca de *Ruellia tuberosa* y *Euphorbia heterophylla*.

Las reducciones de la biomasa seca total encontradas en plantas de maíz y berenjena bajo condiciones de deficiencia de fósforo en este trabajo, se ha señalado como una respuesta común en otras especies cultivables tales como *Solanum lycopersicon* (Briceño, 2001), *Phaseolus vulgaris* (Bernal *et al.* 2007; Ascencio y Lazo, 2001), *Cajanus cajan* (Ascencio, 1996), *Gossypium hirsutum* (Oosterthuis, 2008) y especies no cultivables como *Desmodium tortuosum*, (Ascencio 1996 y Ascencio y Lazo 2001); *Crotalaria juncea* (Santana 2010).

Relación sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Los resultados de las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) de plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito, demostraron que ambas relaciones aumentaron en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo y disminuyeron en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo (Cuadro 6 y 16). Los resultados para las relaciones del crecimiento encontradas en ambas especies, podría explicarse parcialmente por la poca acumulación de biomasa seca de hojas, tallos y total en plantas de ambas especies, creciendo en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo, con relación a +P. en tal sentido, Ascencio (1996) indicó que lentitud en el suministro de algunos nutrimentos a la raíz, impuesta por la dinámica y fisicoquímica del suelo, las plantas deben explorar continuamente el sustrato mediante el crecimiento de las raíces. Este crecimiento debe realizarse en forma armónica con el de la parte aérea ya que la condición de balance de la correlación al menos en términos de peso seco, debe mantenerse para garantizar la sobrevivencia de la planta; así mismo, Poorter *et al.* (2012) establecieron que en condiciones de deficiencia de nutrimentos, puede ocurrir un gran aumento de la biomasa de raíz en detrimento del tallo y especialmente de la biomasa de foliar, lo que en definitiva obedece a un equilibrio funcional, expresado en términos de relaciones del crecimiento.

Estos resultados también coinciden con lo reportado por Sachay *et al.* (1991) quienes encontraron que la relación SR/ST de plantas de maíz cultivadas en soluciones nutritivas, se duplicó en condiciones de deficiencia de fósforo, después de un período de 50 días. De igual manera, Fageria y Baligar (1997) reportaron reducciones en la relación vástago raíz en plantas de maíz, en la medida que aumentaba la deficiencia de fósforo.

Área foliar total por planta

Los resultados de área foliar total de plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito (Cuadro 7 y 17) Demostraron que fosfito, aún en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo afectó significativamente el área foliar de maíz y berenjena en más de la mitad, en comparación a las plantas con T1 (+P fosfato), lo que en términos de producción de biomasa quedo evidenciado en la poca acumulación de biomasa seca total encontradas en T2 (+P fosfito). Además, las plantas creciendo en +P fosfito no mostraron las típicas características visuales a la deficiencia de fósforo; sin embargo observo una importante disminución del área foliar. Este resultado se corresponde con lo reportado por McDonald *et al.* (2001a) quienes indicaron que cuando el fosfito es usado como fuente de fósforo, éste podría enmascarar la deficiencia de P dentro de la planta, con lo que ésta no manifiesta las típicas características por deficiencias de P y en consecuencia se produce un pobre desarrollo lo cual afecta el rendimiento de los cultivos. De igual manera, Förster *et al.* (1998); Varadarajan *et al.* (2002) reportaron una significativa reducción del crecimiento de plantas de tomate y pimentón cultivadas hidropónicamente y tratadas con fosfito técnico y fosfito comercial, en comparación con plantas fertilizadas con fosfato. Resultados similares fueron encontrados por Moor *et al.* (2009).

Con relación a las diferencias en la reducción del área foliar en plantas de maíz y berenjena bajo condiciones de +P y -P, los resultados encontrados para ambas especies en las condiciones de este estudio se corresponden con lo reportado por Chaudhary y Fujita (1988) quienes observaron una severa reducción del área foliar en tres especies de leguminosas sometidas a la deficiencia de fósforo. Resultados similares fueron reportados por Dietz y Heilos (1990) quienes encontraron una reducción en el área foliar

de plantas de espinaca (*Spinacea oleracea*); Fernández (1990) en caraota y frijol; igualmente Lynch *et al.* (1991) en *Phaseolus vulgaris*; Jacob y Lawlor (1991) en *Helianthus annuus*, *Zea mays* y *Triticum aestivus*; Arnauade (1994) en *Phaseolus vulgaris*, *Vigna unguiculata*, *Solanum lycopersicon*, *Euphorbia heterophylla* y *Amaranthus dubius*, Pleniscar *et al.* (1994) pero en *Helianthus annuus*. Ascencio (1996) y Ascencio y Lazo (1997) en especies silvestres y cultivadas, De igual manera, Briceño (2001) en tomate; Blanco y Ascencio (2001) en *Amaranthus dubius* Mart. Así mismo, Cordero *et al.* (2005) en plantas de *Crotalaria spectabilis* creciendo en +P y -P, indicando que la deficiencia de fósforo estuvo asociada a una marcada reducción del área foliar. Resultados similares fueron reportados por Santana (2010), pero en *Crotalaria juncea*.

Concentración de clorofila total en hojas

Los resultados encontrados para la concentración de clorofila en hojas de plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito (Cuadro 8 y 18) indica que el fosfito no favoreció el contenido de clorofila en plantas de maíz y berenjena bajo las condiciones de crecimiento de este estudio; además las plantas en +P fosfito no disminuyeron su verdor en las hojas y sin embargo las concentración de clorofila foliar fue menor comparadas con las plantas en condiciones de +P fosfato aun cuando las concentraciones. Las diferencias encontradas una especie y otra podrían explicarse por las diferencias en la anatomía foliar, siendo las hojas de berenjena de mayor grosor que las de maíz.

Los resultados encontrados en este estudio coinciden con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) quiénes encontraron que la clorofila en hojas medida con Spad, (al igual que en este trabajo), de dos patrones de cítricas creciendo en suelo arenoso y soluciones nutritivas fueron similarmente bajas en las plantas control y plantas fertilizadas con fosfito en comparación con las plantas fertilizadas con fosfato y una combinación de fosfato + fosfito y además, los resultados encontrados con relación a la disminución de la concentración de clorofila en hojas causada por la deficiencia de fósforo en esta parte del trabajo coinciden con otros trabajos donde se ha demostrado

que la concentración de clorofila en hojas se ve disminuida en condiciones de deficiencia de fósforo; en tal sentido, Zhang *et al.* (2010) encontraron que el contenido de clorofila en hojas de una línea transgénica (S41) y de una línea control de *Agrostis stolonifera* cultivada durante 21 días en soluciones nutritivas, disminuyó en condiciones de deficiencia de fósforo o nitrógeno en comparación a las que crecieron en condiciones de suficiencia de ambos nutrimentos. Así mismo, Ayala-Silva y Beil (2005) encontraron que plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) cultivadas en soluciones nutritivas con deficiencia de fósforo y otros macronutrimentos después de 6-7 semanas, disminuyeron el contenido de clorofila en hojas en todos los casos estudiados; por su parte, Bojovic y Stajonovic (2005) demostraron que el contenido de clorofila total en hojas de 5 cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) creciendo en suelo bajo 5 niveles de fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio disminuyó significativamente en la medida que fósforo y nitrógeno fueron bajos; demostrando que el P y el N ejercen una fuerte influencia sobre el contenido de clorofila en todos los cultivares probados.

Longitud total de raíces

Los resultados encontrados para la longitud total de raíces (LR) en plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 9 y 19) demostraron que el fosfito causó una reducción importante en la longitud radical de ambas especies. Por otra parte, al comparar el incremento de la longitud radical entre plantas creciendo en -P fosfato y -P fosfito se pudo observar que el aumento en -P fosfato en ambas especies fue mayor que en -P fosfito lo cual podría interpretarse como un enmascaramiento de la deficiencia de fósforo, por lo cual las plantas no mostraron el aumento de la longitud radical, tal como lo hicieron cuando crecieron en condiciones de deficiencia de fósforo con fosfato. La reducción de la longitud total de raíces en T2 (+P fosfito) con relación a T1 (+P fosfato) tanto en maíz como en berenjena, podría estar asociada a lo señalado por Thao y Yamakawa (2010) quienes indicaron que fosfito (KH_2PO_3) produjo retraso y posterior daño a las raíces de plantas de lechuga creciendo hidropónicamente en presencia de fosfito. Por otra parte, se ha establecido que las respuestas morfológicas y moleculares

de las plantas a las deficiencias de fósforo son reprimidas por la presencia de fosfito. Los resultados obtenidos en esta primera parte del trabajo, al comparar la longitud radical total de las plantas en condiciones de suficiencia (+P) de fósforo con aquellos bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo en ambas especies, creciendo en igual fuente de fósforo, se encontró que tanto para maíz como para berenjena hubo un aumento significativo de la longitud total de raíces en plantas bajo condiciones de deficiencia de P (T3, -P fosfato) en comparación a T1 (+P fosfato). Estos resultados coinciden con lo señalado por Abel *et al.* (2002) quienes señalaron que la baja disponibilidad externa de fósforo aumenta la formación de pelos radicales y altera la arquitectura del sistema radical para incrementar la exploración de una mayor masa de suelo y aumentar la adquisición de fósforo. Por otro lado, Ascencio, (1996) encontró aumento en la longitud radical total en *Cajanus cajan* bajo condiciones de deficiencia de P. El mayor aumento de la longitud radical en maíz, así como el menor aumento en berenjena observado en T3 (-P fosfato) respecto a T4 (-P fosfito), podría sugerir que de alguna manera la respuesta de las plantas bajo condiciones de -P, cuando la fuente de fósforo en la solución nutritiva fue el fosfato fue muy diferente a la respuesta exhibida por las plantas en -P con fosfito como fuente de fósforo y dicho evento pudiera estar asociado a la atenuación de las respuestas por la presencia de fosfito.

Contenido de P total en la biomasa seca total (Planta entera)

Los resultados del contenido de fósforo total en planta entera (total) de maíz y berenjena a los 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito, permiten señalar que tanto en maíz como en berenjena se observaron importantes reducciones del contenido de P total en planta completa (Cuadro 10 y 20); la reducciones del contenido de fósforo total por órganos se vió reflejada en la disminución del contenido de fósforo total en planta completa; sin embargo, aun cuando en berenjena el contenido de fósforo en planta entera fue estadísticamente igual tanto en +P fosfato como en +P fosfito, este resultado no se reflejó en una mayor acumulación de biomasa seca ni área foliar de las plantas; esto podría indicar que el fosfito no se metaboliza de la misma forma como lo hace el fosfato y que quizás dentro de planta puede formar parte

de biomoléculas importantes a las cuales de alguna manera engaña, considerando que el P en la molécula de fosfito está más reducido que en la molécula de fosfato. En maíz la reducción en +P fosfito fue de más del 50% con relación a T1 (+P fosfato) y esto se reflejó en la mayor ganancia de biomasa seca y área foliar observada para plantas en +P fosfato.

Las diferencias encontrada tanto en maíz como en berenjena, entre los tratamientos bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con relación a +P coinciden con lo reportado por Watanabe *et al.* (2006) quienes indicaron que bajo condiciones de deficiencia de fósforo, el contenido de P total en raíces disminuye drásticamente. Así mismo, Santana (2010) encontró una disminución en el contenido de P total en raíces de plantas de *Crotalaria juncea* creciendo en soluciones nutritivas con -P en comparación a +P.

Contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces

Los resultados del contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces de plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) con fosfato y fosfito (Cuadro 11 y 21) indican que T2 (+P fosfito) (1,00 mM de KH_2PO_3 en solución nutritiva) causó una significativa disminución del contenido de fósforo soluble en hojas de maíz de más del 50% en comparación con T1 (+P fosfato), (1,00 mM de KH_2PO_4) lo cual podría indicar una selectiva absorción de fosfato que de fosfito por las plantas; lo que se reflejó en la disminución de más del 60% del Pi radical causada por fosfito. Así mismo, la deficiencia (-P) de fósforo causó en maíz una importante disminución de Pi radical; mientras que en berenjena, la deficiencia (-P) de fósforo produjo una reducción del Pi foliar del 70% y cerca del 80% del Pi radical con relación a +P.

La mayor disminución del contenido de fósforo soluble foliar de maíz en T2 (+P fosfito) se vio reflejado en la mayor disminución de biomasa seca total en T2 (+P fosfito) para ambas especies, lo que podría indicar que el fosfito lejos de favorecer el crecimiento de las plantas tuvo un efecto perjudicial; en tal sentido, Carswell *et al.* (1996 y 1997); Wells *et al.* (2000); Ticconi *et al.* (2001); Varadarajan *et al.* (2002); Singh *et al.*

(2003) señalaron que el fosfito está vinculado a efectos perjudiciales en las plantas y que su efecto es mayor cuando están deficientes de fósforo. Sin embargo, se ha señalado que como la concentración de Pi en el citoplasma está regulada en un estrecho rango por la eficaz homeostasis del fosfato, en el cual el Pi de la vacuola actúa como un buffer (Mimura *et al.* 1999), también es cierto que en raíces la concentración de P se mantiene constante en un rango de 6 mM (maíz) y de 2,4 mM (guisantes) aún bajo condiciones de deficiencia de fósforo, a menos que el Pool vacuolar esté agotado (Lee *et al.*, 1990).

Actividad de la enzima fosfatasa ácida

Los resultados encontrados para actividad de la enzima fosfatasa ácida en plantas de maíz y berenjena de 14 y 25 días, y después de 7 y 9 días del trasplante a las soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 12 y 22) indican que tanto para maíz como para berenjena, la actividad de la fosfatasa ácida aumentó en T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfato y fosfito) en comparación a los tratamientos en condiciones de suficiencia de fósforo (+P fosfato y +P fosfito); sin embargo, en maíz la actividad de la fosfatasa ácida en T3 (-P fosfato) se incrementó en 41,02% respecto a T4 (-P fosfito) y en berenjena el aumento de T3 (-P fosfato) respecto a T4 (-P fosfito) fue de 59,34% . Considerando que el nivel de actividad de fosfatasa ácida es variable entre las especies; no obstante, el mayor aumento en T3 (-P fosfato) podría ser atribuido o a la mayor biomasa seca observada en T3 (-P fosfato) en comparación a T4 (-P fosfito) o a una posible supresión de la respuesta en las plantas creciendo en T4 (-P fosfito), por la presencia de éste en la solución nutritiva.

Los resultados encontrados para la actividad de fosfatasa ácida, coinciden con muchos trabajos previos; en tal sentido, Tadano y Sakai (1991), Ascencio (1994 y 1997); Li *et al.* (1997); Rubio *et al.* (1990); Li y Tadano (1996) y Haran *et al.* (2000), afirmaron que la fosfatasa ácida es una enzima inducible debido a que su actividad y síntesis aumenta de manera significativamente en algunas especies de plantas, tanto silvestres como cultivadas cuando crecen bajo condiciones de deficiencia de P. Además, los resultados para maíz, también coinciden con lo reportado por Gaume *et al.* (2001),

quiénes encontraron actividad de la fosfatasa ácida en cuatro genotipos de maíz creciendo en condiciones de deficiencia de P.

Con relación a la disminución de la actividad de la fosfatasa ácida en plantas creciendo en condiciones de T4 (-P fosfito) como fuente de fósforo, los resultados encontrados aquí coinciden con los reportes de otros trabajos donde se investigaron los efectos de fosfito con relación a la actividad de la fosfatasa ácida; en tal sentido, Ticconi *et al.* (2001) encontraron que la actividad de la fosfatasa ácida en la secreción de raíces de *Arabidopsis* fue efectivamente impedida por fosfito. De igual manera, Carswell *et al.* (1996 y 1997) encontraron que la inducción de la fosfatasa ácida fue fuertemente inhibida en *Brassica nigra* y *B. napus* por la presencia de fosfito; del mismo modo, Varadarajan *et al.* (2002) reportaron supresión de la actividad de fosfatasa ácida por los tratamientos con fosfito en plantas de tomate creciendo en condiciones de deficiencia de fósforo.

Los resultados encontrados para ambas especies bajo las condiciones de este trabajo, se corresponden con los autores antes mencionados, dado que la actividad de fosfatasa ácida encontrada en plantas creciendo bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfito (-P fosfito, T4) fue menor que en aquellas creciendo en condiciones de -P fosfato (T3) como fuente única de P. esta observación podría interpretarse como un enmascaramiento debido a que las plantas creciendo en -P fosfito no detectaron la deficiencia de fósforo como lo hicieron las plantas en -P fosfato, lo cual podría deberse a procesos metabólicos internos asociados a la actividad genética de la planta; en tal sentido, Carswell *et al.* (1996) y Singh *et al.* (2003) coincidieron al expresar que fosfito podría producir un bloqueo específico de genes que codifican para la fosfatasa ácida inducible por la deficiencia de fósforo. Por otro lado Abel *et al.* (2002) y Wasaki *et al.* (2008) señalaron que la disminución del contenido de Pi en la planta actúa como una señal que dispara los mecanismos para la secreción y actividad de la fosfatasa ácida; sin embargo, aun cuando los contenidos de Pi tanto en hojas como en raíces de las plantas estudiadas en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo con fosfito (-P fosfito, T4) fueron bajos al igual que en aquellas crecidas en T3 (-P fosfato) en comparación a las crecidas en condiciones de suficiencia de fósforo (T1,+P fosfato y T2,+P fosfito), la actividad de la fosfatasa ácida fue diferente, siendo mayor en T3 (-P fosfato) que en T4

(-P fosfito), coincidiendo con lo expresado por Abel *et al.* (2002) quienes aseguraron que abundante Pi así como la presencia de fosfito reprime las respuestas morfológicas y moleculares de las plantas a las deficiencias de fósforo.

Actividad de la enzima fitasa

Los resultados encontrados para actividad de la enzima fitasa en plantas de maíz y berenjena de 14 y 25 días, y después de 7 y 9 días del trasplante a las soluciones nutritivas, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito, (Cuadro 13 y 23) indicaron que la actividad fitasa tanto en maíz como en berenjena aumentó en los tratamientos en condiciones de suficiencia de fósforo con fosfato y fosfito (T1 y T2) y se redujo en los tratamientos con deficiencia de fósforo con fosfato y fosfito (T3 y T4). De acuerdo con los resultados encontrados para ambas especies, se podría decir que en las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo no se indujo la actividad fitasa, independientemente de la fuente de fósforo usada en la solución nutritiva; ya que los valores de actividad fitasa en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito) estuvieron muy por debajo de los valores encontrados para los tratamientos en condiciones de suficiencia de fósforo T1 (+P fosfato) y T2 (+P fosfito).

Estos resultados contrastan con lo establecido por Bosse y Köcck (1998) y Briceño (2001) quienes si encontraron actividad fitasa en plantas de tomate; sin embargo los resultados para maíz y berenjena bajo las condiciones de este estudio coinciden con lo reportado por Gilbert *et al.* (1999) quienes encontraron que la deficiencia de fósforo no causó ningún incremento en la actividad fitasa en lupino bajo condiciones de -P. Igualmente, Santana (2010) no encontró actividad fitasa en el la secreción de raíces de *Crotalaria juncea* de 15 días de edad creciendo en soluciones nutritivas bajo condiciones de deficiencia (-P) de fósforo.

Con relación a la fuente de fósforo empleada en este estudio, se observaron diferencias entre los tratamientos cuando la fuente de P usada en la solución nutritiva fue fosfato o fosfito. Las diferencias encontradas tanto en maíz como en berenjena entre T1 y T3 (+P y -P fosfato) y entre T2 y T4 (+P y -P fosfito) podrían explicarse parcialmente como una posible restricción de la expresión de los mecanismos de las plantas asociadas

a la deficiencia de fósforo en presencia de fosfito. Aun cuando no se encontró ninguna referencia bibliográfica relacionada con los fosfito y la actividad fitasa; pero sin embargo, tal y como lo expresaron Li *et al.* (1997), la fitasa es una variante especial de fosfatasa ácida, por lo tanto se podría suponer que está vinculada a los mismos mecanismos de expresión argumentados por Ticconi *et al.* (2001), Carswell *et al.* (1996, 1997) y Varadarajan *et al.* (2002) quienes reportaron supresión de enzimas inducibles por la deficiencia de fósforo en presencia de fosfito.

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados encontrados para los índices de eficiencia de fósforo en plantas de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Cuadro 14 y 24) indican que la EUP tanto en maíz como en berenjena fue mayor en plantas creciendo en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo en comparación a las que crecieron en +P, independientemente de la fuente de fósforo usada en la solución nutritiva, lo que sugiere que ambas especies lograron por medio de diversas estrategias producir mayor cantidad de biomasa seca por cada g de fósforo total contenido en ella, en comparación a aquellas que crecieron en +P; lo cual pudiera interpretarse como un mecanismo de sobrevivencia de las plantas a las condiciones de deficiencia de fósforo.

Los resultados de la EUP para maíz creciendo en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo son indicativo de que esta especie en condiciones de deficiencia de fósforo logró producir mayor cantidad de biomasa seca por mg de P en la planta, en comparación a las plantas creciendo en condiciones de suficiencia de fósforo; tal como lo demuestran los resultados de EUP y EAP. En berenjena hubo una clara respuesta en el aumento de la EUP asociada a la deficiencia de fósforo en esta especie, tal como fue observada para maíz, pero la EAP solo mostró respuesta cuando las plantas crecieron con +P y -P, siendo la EAP menor en plantas en condiciones de -P. Por otro lado en maíz, la deficiencia de fósforo produjo una reducción del IAP en todos los órganos estudiados dado que los tratamientos en condiciones de deficiencia de fósforo T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito) observaron un menor valor que aquellos bajo

condiciones de suficiencia de fósforo T1 (+P fosfato) y T2 (+P fosfito). En berenjena, el IAP de tallo y hoja tuvieron resultados similares a los encontrados en maíz; sin embargo, aun cuando para esta especie no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en el IAP de raíz, la tendencia de los valores de T1 y T2 (+P fosfato y fosfito) fue hacia valores mayores en comparación a los valores de T3 y T4 (-P fosfato y fosfito (T3)).

Los resultados encontrados para el crecimiento y eficiencia de P tanto para maíz como para berenjena podrían interpretarse como una demostración de la activación de estrategias moleculares para la sobrevivencia en condiciones de deficiencia de fósforo; tal como lo señalaron, Blanco (1999) en *Amaranthus dubios* Mart.; Briceño (2001); Cordero *et al.* (2005). Por otro lado, tanto las plantas de maíz como de berenjena de este estudio presentaron bajo condiciones de -P una alta EUP y una baja EAP, lo cual contrasta parcialmente con lo discutido por Ascencio y Lazo (2001) quienes indicaron que una condición deseable en plantas que crecen bajo condiciones de deficiencia de fósforo sería una alta EUP y alta EAP. Sin embargo, en consideración a los mecanismos que permiten mejorar la eficiencia de utilización de nutrimentos, argumentadas por Gourley *et al.* (1993); Ascencio y Lazo (2001) recomendaron el índice de absorción de P relativo a la longitud radical y no al peso o biomasa seca del sistema radical, puesto que es una variable explicativa débil del proceso de absorción de nutrimentos por las raíces. En plantas de maíz de esta parte del trabajo no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos para la variable biomasa seca de raíz, creciendo en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo. Las diferencias quizás obedecieron a la forma en que se distribuyó la biomasa seca en las raíces de las plantas en estas condiciones; siendo en -P más delgadas y largas que en +P, lo cual contribuyó de manera sustancial a un incremento en la longitud radical que finalmente hizo posible las diferencias estadísticas encontradas para la variable longitud radical total entre los tratamientos bajo condiciones de +P y -P.

En conclusión, durante el crecimiento de las plantas de maíz y berenjena en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo, el fosfito redujo la biomasa seca por órgano y total en ambas especies; así mismo, las plantas en condiciones de deficiencia (-P) de fósforo redujeron la biomasa seca total; las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) aumentaron en condiciones de deficiencia (-P), independientemente de la fuente

de fósforo usada en las soluciones nutritivas; así mismo, en ambas especies el área foliar fue fuertemente reducida por fosfito y la deficiencia de fósforo también causó importantes reducciones del área foliar. En las especies bajo estudio; la concentración de clorofila en hojas se redujo con fosfito y la deficiencia de fósforo; de igual manera, fosfito causó una importante reducción de la longitud de raíces en ambos cultivos y la deficiencia de fósforo causó un aumento significativo en la longitud radical; así mismo, el P total por órganos y en planta entera (total) se redujo en condiciones de deficiencia de fósforo y fosfito redujo el contenido de P total en tallos, hojas y planta entera en comparación a fosfato. El fósforo soluble (P_i) de hojas y raíces se redujo en condiciones de deficiencia de fósforo; además, el P_i foliar en maíz fue menor en condiciones de suficiencia de fósforo con fosfito. La fosfatasa ácida se incrementó en condiciones de deficiencia de fósforo; mientras que para la fitasa no se indujo su actividad. La EUP disminuyó en condiciones de suficiencia de fósforo y aumentó en condiciones de $-P$; en maíz, el IAP de raíces, tallos y hojas disminuyó en condiciones de deficiencia de fósforo; mientras que berenjena no mostró cambios. La EAP para ambos cultivos disminuyó en condiciones de deficiencia de fósforo; por lo que fosfato resultó una fuente superior de fósforo para ambas especies en comparación a fosfito.

Recuperación de las plantas después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al.

Biomasa seca

Durante el período de recuperación a la deficiencia de fósforo de plantas de maíz (Cuadro 5) los tratamientos $-P$ fosfito (T4R) y $-P$ fosfato (T3R) que fueron asperjados con fosetyl-Al redujeron la biomasa seca con relación a aquellos que no fueron asperjados con fosetyl-Al T4R y T3R mientras que para berenjena no se encontraron diferencias significativas entre las medias de los tratamientos para ningún órgano ni en planta entera (Cuadro 15); el resultado para maíz pudo ser debido en parte a la también reducción de la biomasa seca de raíces, tallos encontradas en los tratamientos $-P$ fosfato y $-P$ fosfito que fueron asperjados con fosetyl-Al en comparación a los no asperjados;

este resultado podría interpretarse como un efecto restrictivo del fosfito en el crecimiento de las plantas de maíz, y dicho efecto se hizo más notorio cuando más bajo fue el estado nutricional de las plantas tal y como se reflejó en el tratamiento creciendo en condiciones de T4 (-P fosfito), coincidiendo este resultado con lo reportado por Thao y Yamakawa, (2008) quienes encontraron que el crecimiento de céleri (hidropónico) fertilizado a bajo fosfato fue reducido significativamente por la aplicación de 2 mM. l⁻¹ de fosfito. Así mismo, Moor *et al.* (2009) reportaron que cuando se aplicó fosfito foliarmente sobre plantas de fresa, éste no tuvo ningún efecto sobre el crecimiento de las plantas. Por otra parte, se podría decir que no hubo ninguna contribución del fosetyl-Al a incrementar la biomasa seca de las plantas lo que podría indicar que la respuesta normal de la planta a las condiciones de deficiencia de fósforo no se manifestó en T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al), por la menor biomasa seca total observada en dicho tratamiento; coincidiendo esto con lo reportado con Carswell *et al.*, 1996 quienes indicaron que el aumento en el crecimiento radical, como marcador de la respuesta al estrés por P, así como la biomasa seca de tallos y total fue fuertemente inhibido por aplicación de fosfito en *Brassica nigra*. Resultados similares fueron reportados por Thao *et al.* (2008a,b) y Thao y Yamakawa (2008) en espinaca japonesa. De igual manera, Barrett *et al.* (2002) demostraron que el crecimiento de tallos de *Corymbia calophylla* y *Banksia brownii*, disminuyó con aplicaciones de fosfito lo cual no hizo posible el aumento de la biomasa seca total.

Relación sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo, tanto en maíz como en berenjena a los 14 y 10 mediante aspersiones foliares con fosetyl-Al (Cuadro 6 y 16), no se encontraron diferencias significativas. Este resultado posiblemente esté relacionado al rápido deterioro de las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo con fosfato más que con fosfito y al escaso valor nutritivo de fosetyl-Al para mejorar el crecimiento general de las plantas.

Área foliar (AF) total por planta

Para ninguna de las dos especies, se encontraron diferencias significativas entre las medias de los tratamientos después del período de recuperación a la deficiencia de fósforo (Cuadro 7 y 17); sin embargo, la tendencia de los valores en los tratamientos T3R y T4R (-P fosfato y fosfito asperjados con fosetyl-Al) en ambas especies fue hacia valores más bajos; lo que podría interpretarse como ausencia de respuesta de las plantas a las aspersiones foliares de fosetyl-Al. Si el fosetyl-Al asperjado sobre las plantas tuviera valor como fertilizante el área foliar de ambas especies se hubiera incrementado, lo cual no fue el caso para ninguna de las dos especies estudiada.

Concentración de clorofila total en hojas

Los resultados encontrados para la concentración de clorofila foliar en ambas especie (Cuadro 8 y 18) indican que en plantas de maíz las aspersiones con fosetyl-Al sobre las plantas (-P fosfato y -P fosfito) la concentración de clorofila no varió por dichas aspersiones; este resultado junto con la ligera disminución del contenido de clorofila encontrado para berenjena en plantas asperjadas con fosetyl-Al demuestra el poco valor como nutrimento que tiene el fosfito al menos en las plantas estudiadas aquí coincidiendo esto con Bojovic y Stajonovic (2005) quienes aseguraron que el P ejerce una fuerte influencia sobre el contenido de clorofila en cultivos de trigo probados. Por otra parte, Bachiega *et al.* (2011) encontraron que la clorofila en hojas medida con Spad, (al igual que en este trabajo) de cítricas creciendo soluciones nutritivas fueron similarmente bajas en las plantas control y plantas fertilizadas con fosfito.

Longitud total de raíces

Los resultados para la longitud total de raíces tanto en maíz como en berenjena (Cuadro 9 y 19) indican que los tratamientos que fueron asperjados con fosetyl-Al (-P fosfato y -P fosfito) redujeron su longitud radical con relación a las plantas que no fueron asperjadas con el producto; esto podría interpretarse como una supresión de las

respuestas morfológicas de las plantas impuesta por la presencia de fosfito (fosetyl-Al); coincidiendo con lo expresado por Carswell *et al.* (1996 y 1997); McDonald *et al.* (2001b); Ticconi *et al.* (2001); Varadarajan *et al.* (2002) y Abel *et al.* (2002) quienes señalaron que la presencia de fosfito reprimen las respuestas morfológicas y moleculares de las plantas a la deficiencia de fósforo; evitando la adaptación de éstas a la deficiencia de fósforo, suprimiendo de forma específica la expresión de los genes inducibles por la deficiencia de P. El resultado encontrado en este estudio indica que de alguna manera las aspersiones de fosetyl-Al sobre las plantas interfirieron con la respuesta común de la planta engañándola, por lo que ésta no incrementa su longitud radical, lo cual es una respuesta típica cuando las plantas están en condiciones de deficientes de fósforo (fosfato) y esto se vió reflejado en los resultados de longitud radical de las plantas en el tratamiento con -P fosfato que no recibieron las aspersiones de fosetyl-Al. Por otro lado, es posible que las reducciones en la longitud radical de plantas en ambas especies en recuperación a la deficiencia de fósforo obedezcan a algún daño causado por fosfito a las raíces de las plantas en tales condiciones, lo que confirmaría lo planteado por Ticconi *et al.* (2001) quienes afirmaron que incluso las bajas concentraciones de fosfito aparentan ser perjudiciales para las plantas en condiciones de deficiencia de P, pero no en la que los cultivos están bajo condiciones de suficiencia de P.

Contenido de P total en la biomasa seca total (Planta entera)

Los resultados encontrados para el contenido de P total en biomasa seca de total (planta entera) de maíz (Cuadro 10) indicaron que las aspersiones con fosetyl-Al causaron un importante incremento del P total en las plantas; sin embargo, en berenjena no se encontraron diferencias significativas entre las medias de los tratamientos (Cuadro 20) pero la tendencia de T3R y T4R (-P fosfato y -P fosfito asperjados con fosetyl-Al) fue hacia valores más altos en comparación a T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones del producto). Esto podría sugerir un virtual antagonismo entre el fosfato (KH_2PO_4) y fosfito (KH_2PO_3) cuando el fosfito (fosetyl-Al) es incorporado a las plantas creciendo en condiciones de deficiencia de fósforo con fosfato; lo que en todo caso

podría conducido a la observada acumulación pero no a la utilización de este anión en los procesos metabólicos de maíz

Por otro lado, la mayor acumulación de P total en planta entera de maíz y en las hojas de berenjena, en T3R y T4R (-P fosfato y -P fosfito asperjados con fosetyl-Al) no se tradujo en una mayor acumulación de biomasa seca total para ninguna de las dos especies bajo estudio; tal como lo reflejaron los resultados encontrados para esta variable en T3R y T4R (-P fosfato y fosfito asperjados con fosetyl-Al) con relación a T3 y T4 (-P fosfato y fosfito aspersiones de fosetyl-Al) en ambas especies. En consecuencia, se podría señalar que el aporte de P por vía de aspersiones foliares de fosetyl-Al no tuvo beneficio alguno para la recuperación a la deficiencia de fósforo en plantas de maíz y berenjena cultivadas bajo las condiciones de este estudio. Estos resultados coinciden con lo reportado por Thao y Yamakawa (2010) quienes aseguraron que la adición de fosfito a la solución nutritiva a diferentes rangos de dosis desde muy baja ($0,05 \text{ mM. l}^{-1}$) a relativamente alto (2 mM. l^{-1}) incrementó sustancialmente el P total en lechuga, pero no mejoró el crecimiento de las plantas bajo varios niveles de suplencia de fosfato. Así mismo, Bachiega *et al.* (2011) en un estudio con 2 patrones de cítricas creciendo en suelo arenoso y soluciones nutritivas, reportaron que el fosfito incrementó el fósforo total en hojas y raíces por encima del tratamiento control, pero esto no causó un mayor crecimiento de las plantas.

El incremento del contenido de P total en las plantas sometidas a la recuperación de las deficiencias de fósforo por las aspersiones foliares de fosetyl-Al, asociado a la poca ganancia de biomasa seca en la planta, posiblemente esté relacionado con la dificultad de la planta para metabolizar fosfito, tal y como lo señalan numerosas publicaciones en las cuales se ha indicado que fosfito puede ser fácilmente absorbido por las hojas y raíces de las plantas, sin embargo, la misma literatura señala que no hay evidencias claras documentadas que indiquen que las plantas pueden usar fosfitos como una fuente directa de fósforo (Carswell *et al.*, 1996, Förster *et al.*, 1998; Schroetter *et al.*, 2006) o posiblemente a un confinamiento en la vacuola del P aportado por el fosetyl-Al a la planta.

Las mayores reducciones en T3 y T4 (-P fosfato y fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) respecto a T3R y T4R (-P fosfato y fosfito asperjados con fosetyl-Al), se

observaron en berenjena, por lo que las aspersiones de fosetyl-Al sobre las plantas incrementó de manera significativa el contenido de P total en hojas en ambas especies; sin embargo este mayor aumento no fue suficiente para incrementar la biomasa seca ni el área foliar en las plantas durante el período de recuperación a la deficiencia de fósforo.

Contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces

Los resultados encontrados en maíz y berenjena después de la recuperación (Cuadro 11 y 21) sobre el incremento del contenido de Pi soluble tanto en hoja como en raíces fueron mayores en T3R (-P fosfato asperjado con fosetyl-Al) lo cual podría sugerir que el fosfito no entra al metabolismo normal de la planta, lo que en todo caso, implicaría una mayor acumulación de P en la planta aportado por las aspersiones foliares de fosetyl-Al; lo cual coincide con lo reportado por Donovan-Alt *et al.* (2008), quienes analizaron la absorción, distribución sub-celular y efectos metabólicos de fosfito en células *in vivo* de tabaco, demostraron una distintiva acumulación citoplasmática de fosfito en células con deficiencia de fósforo. Por otra parte, hubo mayor acumulación de fósforo soluble en hojas que en raíces en ambas especies; sin embargo los altos contenidos de Pi en las raíces podrían indicar una rápida movilización del fosfito desde las hojas hasta las raíces.

Por otra parte, los altos contenidos de Pi soluble en hojas y raíces encontrados en maíz y los altos contenidos en hoja encontrados en berenjena, así como la menor ganancia de biomasa seca encontrada para ambas especies en T3R y T4R (-P fosfato y -P fosfito asperjados con fosetyl-Al) coinciden con lo señalado por Bachiega *et al.* (2011) quienes encontraron un incremento en la concentración de Pi soluble en hojas y raíces de 2 patrones de cítricas fertilizadas con fosfito, por encima del tratamiento control, pero ese incremento no se tradujo en un mayor crecimiento de las plantas. En consecuencia y considerando que el Pi soluble está asociado a las reacciones metabólicas de las plantas, se podría sugerir que el fosfito no tuvo ningún valor nutricional que favoreciera la recuperación de las plantas en ambas especies.

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados encontrados para los índices de eficiencia de fósforo tanto en maíz como en berenjena (Cuadro 14 y 24) en la recuperación de las plantas después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al indican que la EUP fue menor que en aquellos tratamientos creciendo en las mismas condiciones pero sin aspersiones de fosetyl-Al T3 (-P fosfato) y T4 (-P fosfito). Este resultado pudo ser debido a los incrementos de P total en las plantas asperjadas con fosetyl-Al y a la poca ganancia de biomasa seca coincidiendo esto con la aumento del IAP de raíz y hojas en ambas especies: por otra parte, los resultados de la EAP para ambas especie fueron coincidentes debido a que en las plantas que no fueron asperjadas con fosetyl-Al disminuyeron su EAP en comparación a plantas asperjada con fosetyl-Al. Más aún, los resultados anteriores se reflejaron en los valores de EUP y EAP encontrados en los tratamientos antes de la recuperación a la deficiencias de fósforo, debido a que las plantas en T3 y T4 (-P fosfato y -P fosfito sin aspersiones de fosetyl-Al) en ambas especies observaron un mayor valor en la EUP que aquellas plantas en las mismas condiciones pero asperjadas con fosetyl-Al (T3R y T4R) y la EAP de maíz en los tratamientos sin aspersiones de fosetyl-Al (T3 y T4) mostraron los más bajos valores de EAP; mientras que en berenjena esta tendencia no fue clara al comparar los tratamientos asperjados con fosetyl-Al (T3R y T4R) con aquellos sin las aspersiones del producto (T3 y T4) en ambas fuentes de fósforo.

En conclusión, Durante la recuperación de las plantas después del período de deficiencia de fósforo usando aspersiones de fosetyl-Al, la biomasa seca de maíz, se redujo por las aspersiones de fosetyl-Al; mientras que en berenjena, dichas aspersiones no tuvieron efecto alguno sobre esta variable; igualmente, las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST), así como el área foliar total en ambas especies, no sufrieron cambios con las aspersiones de fosetyl-Al; la concentración de clorofila en hojas de maíz tampoco sufrió cambios y en berenjena se redujo ligeramente. La longitud radical total disminuyó en ambas especies, por las aspersiones de fosetyl-Al. El contenido de fósforo total en raíces aumentó en maíz con las aspersiones de fosetyl-Al, mientras que en berenjena no se observaron cambios; al igual que el contenido de fósforo total en tallos

en ambas especies; sin embargo, en hojas aumentó en ambas especies; el P total en la planta entera (total) aumentó en maíz por las aspersiones de fosetyl-Al, mientras que en berenjena no sufrió cambios. El fósforo soluble en hojas y raíces aumentó en ambas especies por las aspersiones de fosetyl-Al. La EUP disminuyó en ambas especies; el IAP de raíz aumentó en maíz, mientras que en berenjena no sufrió cambios; al igual que el IAP de tallo en ambas especies; el IAP de hoja aumentó en maíz por las aspersiones de fosetyl-Al, mientras que en berenjena no experimentó cambios. La EAP disminuyó por las aspersiones foliares con fosetyl sobre plantas de ambas especies; por lo que las aspersiones con fosetyl-Al no mejoró la condición de deficiencia de fósforo, sino que por el contrario en algunos casos acentuó los efectos de la deficiencia de fósforo.

CAPITULO II: ENSAYO EN SUELOS

JUSTIFICACIÓN

En el capítulo I de este estudio se investigó el desarrollo y las respuestas fisiológicas de las plantas en soluciones nutritivas estáticas con aireación forzada, a objeto de efectuar un control riguroso del medio de crecimiento y conocer con exactitud la composición utilizando sustratos líquidos fuera de las interferencias derivadas de la complejidad física y biológica del suelo. Este segundo capítulo se diseñó con el objetivo de evaluar la respuesta agronómica, más que la fisiológica a las aspersiones foliares de fosetyl-Al el cual ha sido utilizado mayormente como un fungicida con el inconveniente de que este compuesto podría enmascarar la deficiencia de fósforo en las plantas, que de ser así, restringiría su uso como fungicida a condiciones de suficiencia de fósforo y no en cultivos en suelos con suplencia limitada. Dado que los suelos del estado Delta Amacuro también son pobres en fósforo y tanto el maíz como la berenjena, son cultivos importantes en la zona sujetos al ataque de hongos debido a la elevada humedad, la aplicación de fosetyl-Al en cualquiera de las presentaciones comerciales, es una práctica utilizada por productores de la zona.

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad del fósforo en el suelo se encuentra limitada por su tendencia a precipitar en presencia de iones metálicos divalentes como el calcio, magnesio, hierro y aluminio, a pH más ácidos o más alcalinos.

En los suelos ácidos e infértiles de la América Latina tropical (Sánchez, 1982), el contenido total de fósforo oscila entre 200 y 600 ppm y el fósforo disponible varía entre 1 y 5 ppm, razón por la cual se considera el elemento más limitante para la producción de los cultivos.

En Venezuela, Casanova (2005) señaló que los suelos ácidos con baja fertilidad natural, y generalmente denominados marginales, representan aproximadamente el 64% de la superficie del territorio nacional y uno de los nutrientes deficitarios es el fósforo;

sin embargo, Comerma y Paredes (1978) y Mogollón y Comerma (1994) cuando discuten las limitaciones agrícolas de los suelos en Venezuela establecieron que es el 32% de la superficie del país que tiene limitaciones de baja fertilidad.

Las plantas absorben fósforo en estado soluble, pero cuando se incorpora fósforo al suelo, más del 90% pasa rápidamente a formas insolubles no disponible, tales como fosfatos de calcio, fosfatos de aluminio y hierro, siendo estos últimos los de mayor predominio en Venezuela; de esta manera gran parte de los fertilizantes fosfatados que se aplican en el suelo no son aprovechados por las plantas sino que se almacenan en el suelo; sin embargo, el aprovechamiento de fósforo en la planta depende en gran parte de la eficiencia de absorción y utilización; en este sentido, Ascencio (1996) reportó que la utilización de los índices de eficiencia se fundamentan en la necesidad de interpretar un valor numérico puntual, más que un análisis de tendencias en cuanto a las relaciones entre la absorción de nutrimentos por las raíces y la capacidad de producción y distribución de biomasa y nutrimentos entre los diferentes órganos de la planta.

Ascencio y Lazo (2001) señalaron que en plantas de *Desmodium* y *Vigna unguiculata* el proceso de absorción de nutrimentos estuvo directamente asociado con alguna característica de la morfología radical como la longitud total y la superficie promedio, las cuales determinan en gran parte la eficiencia de las raíces para explorar la masa de suelo en condiciones naturales.

Por otra parte, Adu-Gyamfi *et al.* (1989) reportaron que la habilidad de cultivares para producir cantidades significativas de materia seca en condiciones de deficiencia de fósforo, probablemente se deba a la absorción activa de las raíces o al más eficiente uso de P para producir más biomasa.

En general, de acuerdo a Bailian *et al.* (1991) la eficiencia nutricional puede referirse como la cantidad de biomasa producida por unidad de nutrimento aplicado en el suelo, y depende de dos componentes principales: la eficiencia de absorción y la eficiencia de uso. El mismo autor señala que el primer componente depende de la eficiencia de absorción (cinético) y enraizamiento (parámetro morfológico). El segundo componente, depende de la eficiencia de translocación y la conversión en biomasa.

En el caso del fósforo, se considera como planta eficiente aquella que produzca mayor cantidad de materia seca por unidad de fósforo absorbido (Moura *et al.* 2001).

Por su parte, Föhse *et al.* (1988) aseguraron que la eficiencia de fósforo es una habilidad de las plantas para producir un porcentaje de su máxima producción (80%), bajo ciertos niveles de P.

De la misma manera, Gourley *et al.* (1993) en un estudio para definir la eficiencia de P en la planta, utilizaron los siguientes términos para expresar los índices de eficiencia de fósforo: 1) cantidad de biomasa aérea por recipiente, 2) Cantidad de fósforo externo para alcanzar 80% del rendimiento máximo; 3) Cantidad de materia seca (gramos) producida por mg de P en la planta, conocido como índice de eficiencia de fósforo; 4) Cantidad de P en la planta (mg) necesario para producir un gramo de materia seca, y 5) miligramo de fósforo por gramo de materia seca de raíces fibrosas.

El mayor número de fertilizantes de fósforo se encuentra en la forma de ortofosfatos o fosfatos simples, pero, el fósforo puede estar presente en otra formas químicas, como los fosfonatos, aún cuando son raramente encontrados en los fertilizantes y la industria agrícola (Mitchell y Adams, 2004). El termino fosfonato alude a algunos compuestos que contienen enlaces C-P; y algunos fosfonatos incluyen insecticidas, herbicidas y fungicidas. Todos ellos derivan de ésteres y sales del ácido fosforoso ($\text{HPO}(\text{OH})_2$). El ácido fosforoso es una sustancia sólida que al ser mezclado con agua forma un ácido fuerte y por sus características no puede ser usado en las plantas; sin embargo, al ser combinado con otras especies químicas disminuye su pH, es el caso de neutralizarlo con un álcali, típicamente hidróxido de potasio y la solución resultante contiene sales de fósforo mono y di potásicas. Alternativamente, el ácido fosfónico puede ser reaccionado con etanol para formar etil-fosfonato y el ion aluminio puede ser añadido durante su manufacturación para neutralizar el etil-fosfonato y el producto resultante es referido como Fosetyl-Al o etil fosfito de aluminio.

Los efectos del fosfito como fertilizantes fueron primeramente descritos por Adams en 1953. Los fosfitos (H_2PO_3) no son tan estables como los fosfatos (H_3PO_4) en un ambiente oxigenado tales como los encontrados en suelos agrícolas. Los fosfitos pueden ser convertidos a fosfatos por procesos de oxidación que pueden ser químicos, enzimáticos y biológicos. A altas dosis, los fosfitos han demostrado ser tóxicos para las plantas y existen investigaciones recientes donde se revisan los fosfitos como fertilizantes (Mitchell y Adams, 2004).

McDonald *et al.* (2001) encontraron que fosfito no es utilizado por la planta, pero sin embargo podría enmascarar la deficiencia de P dentro de ésta, con lo que no se manifiestan los síntomas típicos de las deficiencias de P. Aunque el fosfito (o fosfito contenido en compuestos tales como fosetyl-Al) ha sido ampliamente empleado en la agricultura como fungicida por varias décadas (y más recientemente como fertilizante fosforado) recientes estudios han despertado el interés por estudiar los fosfitos. El fosfito había sido tradicionalmente considerado hasta hace poco como metabólicamente inerte en animales y plantas. Hay nuevas evidencias, de que el fosfito puede hacer aparecer marcadas perturbaciones en el metabolismo de las plantas, y que esos efectos van en detrimento del crecimiento en condiciones de baja suplencia de P.

Por lo antes expuesto y con la finalidad de asociar los mecanismos fisiológicos a posibles respuestas de adaptación de especies vegetales a la limitada suplencia de fósforo, y los efectos de la aplicación de fosetyl-Al sobre el crecimiento, se realizó este trabajo con el objetivo de estudiar la respuesta fisiológica y bioquímica de las plantas de maíz (*Zea mays* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.) en suelo con disponibilidad limitada de fósforo a aplicaciones de fosfito como fertilizante o como fuente de fósforo.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este estudio es estudiar las respuestas de plantas de maíz (*Zea mays* L., híbrido H2020) y berenjena (*Solanum melongena* L., var. Negra larga) **en suelos con suplencia limitada de fósforo** a aplicaciones foliares de fosfato de potasio (KH_2PO_4) y fosetyl-Al (Etil fosfito de aluminio, producto comercial) durante la fase vegetativa en condiciones de cobertizo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la cantidad de biomasa, área foliar total, contenido de clorofila foliar y fósforo total en la biomasa seca de raíces y parte aérea en plantas de maíz y berenjena desarrolladas en suelo con suministro adecuado (+P) y limitado de fósforo (-P) en respuesta a aplicaciones foliares de fosfato y fosetyl-Al (Etil fosfito de aluminio), durante la fase vegetativa en condiciones de cobertizo.
2. Determinar los índices de eficiencia de uso (EUP) y absorción de fósforo (EAP).

MATERIALES Y MÉTODOS

Manejo del suelo y fertilización

El ensayo se realizó en el cobertizo descrito en el capítulo I utilizando bolsas de polietileno negra de 8 kg, con un suelo Franco-Limoso con bajo contenido de fósforo proveniente de la estación experimental del Instituto Tecnológico de Tucupita, en la Isla de Guara, Serie I, del Municipio Uracoa, estado Monagas, cuyas características físicas y química se presentan en el Cuadro 25.

Cuadro 25. Análisis de suelo

Parámetro		
Arcilla (%)	13,2	
Limo (%)	57,2	
Arena (%)	26,6	
Clase textural	FL	
pH 1:1 en agua	4,92	
C.E 1:1 en agua (ds m ⁻¹)	0,240	Bajo
Materia orgánica (%)	3,73	Medio
Fósforo (mg Kg ⁻¹)	34	Bajo
Potasio (mg Kg ⁻¹)	79	Medio
Calcio (mg Kg ⁻¹)	489	Bajo
Sodio (mg Kg ⁻¹)	42	Bajo
Magnesio (mg Kg ⁻¹)	72,80	Medio
Nitrógeno total (%)	ND	
Hierro (mg Kg ⁻¹)	422,4	Muy alto
Manganeso (mg Kg ⁻¹)	32,8	Alto
Cobre (mg Kg ⁻¹)	1,6	Alto
Zinc (mg Kg ⁻¹)	5,6	Alto

ND: No se determinó

El suelo fue humedecido durante 3 días y posteriormente se aplicó el desinfectante de suelo UNIFUME (Sodio N-metilditiocarbamato 40% p/v) a razón de 1 litro en 50 litros de agua para 10 m² de semillero, seguidamente se añadió agua para lavar el producto. El suelo se mantuvo húmedo por 10 días, luego se aireó por remoción del mismo y 14 días después se distribuyó en bolsas plásticas de 8 kg de capacidad. La

finalidad de desinfectar el suelo fue para eliminar nemátodos y microorganismos indeseados que pudieran interferir con la germinación y el desarrollo de las plantas bajo estudio.

La fertilización del suelo se hizo siguiendo las recomendaciones del Instituto de Edafología de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela; para maíz, se aplicaron 0,188 g de N en forma de Urea; 2,80 g de KH_2PO_4 disuelto en agua y 1,0575 g de K_2O . y para berenjena se aplicaron 1,7047 g de N en forma de urea; 3,3840 g de KH_2PO_4 disuelto en agua y 0,8460 g de K_2O . El suelo fue mezclado uniformemente y distribuido en las bolsas de 8 kg.

Diseño experimental

Para este ensayo se usó un diseño completamente aleatorizado en un arreglo de tratamiento factorial mixto 2×3 , dispuesto como sigue:

Factor A: Tipo de suelo

Con fertilizante (suelo +P) (fosfato)

Sin fertilizante (Suelo -P)

Factor B: fertilizantes fosforados aplicado al follaje

Aspersión con agua (Sin fertilizante) a la planta (Control)

Aspersión con KH_2PO_4

Aspersión con Fosetyl-Al

Los tratamientos estuvieron constituidos por:

En suelo fertilizado (+P)

T₁: asperjado con agua (Testigo)

T₂: Asperjado con fosfato (KH_2PO_4)

T₃: Asperjado con Fosetyl-Al

En suelo sin fertilizar (-P)

T₁: asperjado con agua (Testigo)

T₂: Asperjado con fosfato (KH_2PO_4)

T₃: Asperjado con Fosetyl-Al

Para determinar los niveles de +P y -P se hicieron experimentos preliminares en

macetas con suelo para probar con las especies bajo estudio el tiempo en que se produce la deficiencia de fósforo.

Tratamientos

Cada tratamiento se repitió 12 veces para un total de 72 plantas por especie. Las plantas del T1 se asperjaron con 100 ml de agua destilada; el T2 con una solución 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4); y el T3 con fosetyl-Al (Etil fosfito de aluminio) disuelto en agua, a razón de $2,5 \text{ g l}^{-1}$. Todas las aspersiones se hicieron asegurando que las plantas quedaran homogéneamente humedecidas con cada una de las aplicaciones.

Los ensayos de cada especie se montaron de manera sucesiva y no simultáneamente

Manejo de las plantas

Las semillas de maíz fueron sembradas directamente en las bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar. Se colocaron 4 semillas por bolsa y una vez germinadas y establecidas las plantas se ralearon a una planta por bolsa. Para berenjena se hizo un semillero previo en envases de plástico de 650 cm^3 con arena de río lavada y descarboxatada tal como se describió en el Capítulo I. Una vez germinadas y establecidas las plántulas a los 18 días se trasplantaron a las bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar regando en días alternos. Las plantas de maíz y berenjena se dejaron crecer por 31 y 57 días después de la siembra (dds) respectivamente, cuando se hizo el primer muestreo e inmediatamente se realizó la aspersión foliar usando un aspersor manual con las soluciones de fosfato, fosetyl-Al y el testigo (agua). Siete días después de la primera aspersión se hicieron nuevas aspersiones. En la Figura 34 y 35 se muestra el aspecto general de las plantas durante el ensayo.

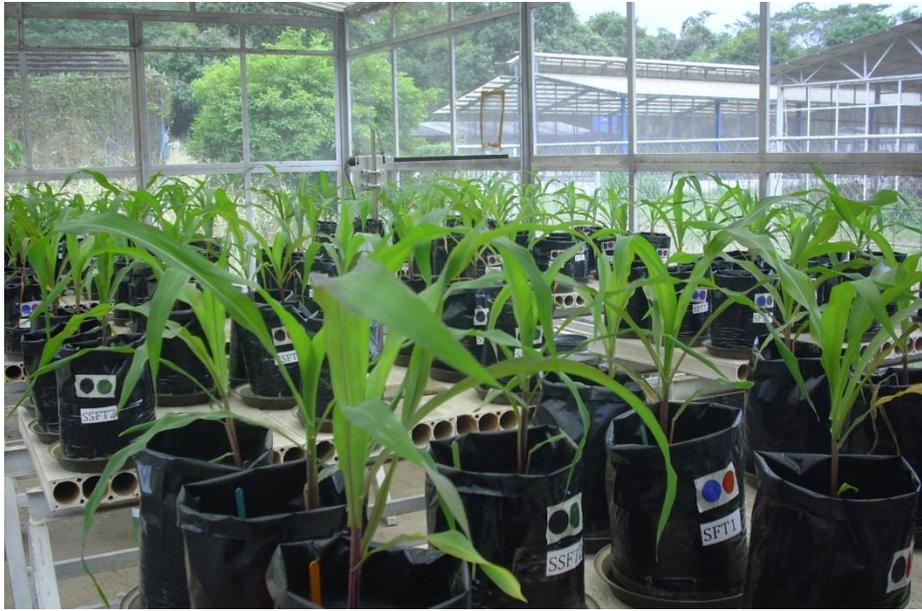


Figura 34. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, en condiciones de cobertizo



Figura 35. Plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar, en condiciones de cobertizo

Muestreo de las plantas

En maíz, a los 31 días después de la siembra (dds) se realizó un primer muestreo antes de la primera aspersión y un segundo muestreo a los 45 dds; es decir, a los 14 días después de dos aspersiones sucesivas con los tratamientos (con intervalo de 7 días). En berenjena, el primer muestreo se hizo a los 57 dds antes de las aspersiones y otro a los 69 dds; es decir, 12 días después de dos aspersiones sucesivas con los tratamientos (con intervalo de 7 días).

En el primer muestreo se cosecharon 8 plantas en cada especie y en el segundo muestreo 6 plantas en cada tratamiento y en cada especie.

VARIABLES MEDIDAS

Biomasa total y por órganos, área foliar total por planta, concentración de clorofila en hojas, contenido de fósforo total en la biomasa seca e índices de eficiencia de fósforo.

La metodología utilizada en estas determinaciones fue descrita en el Capítulo I.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS RESULTADOS

Los datos fueron analizados por análisis de la varianza; para cada una de las variables bajo estudio se verificó el cumplimiento de los supuestos de dicho análisis (normalidad, homogeneidad de la varianza de las observaciones, aditividad de los efectos e independencia de los errores). También se usó la prueba de comparaciones múltiples basado en la prueba de la diferencia mínima significativa ($p < 0,05$) para encontrar el mejor tratamiento en términos de variables analizadas de forma tal de encontrar significancia en el análisis de la varianza mencionado.

En los casos donde algunas de las condiciones referidas anteriormente no se cumplieron se usó la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones múltiples no paramétricas. Así mismo se empleó la estadística descriptiva para observar variabilidad dentro de un mismo tratamiento y la prueba de t-Student ($\alpha = 0,05$), para determinar diferencias debida a los tratamientos en algunas de las variables estudiadas.

Los detalles de los análisis estadísticos se encuentran en el CD anexo. Para el experimento factorial el análisis de la varianza se realizó de acuerdo al siguiente modelo lineal aditivo:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + F_j + S * F_{(ij)} + \varepsilon_{ijk} \text{ con } i=1,2; j=1,2; k=1,\dots,n_{ij}$$

Donde:

Y_{ijk} : Variable analizada

μ : Media general del ensayo

F_i : Efecto del i -ésimo suelo

N_j : Efecto de la j -ésima fertilización

$F * N_{(ij)}$: Efecto del i -ésimo suelo sobre la j -ésima fertilización

ε_{ijk} : Efecto del error experimental.

Para el análisis estadístico correspondiente a plantas de maíz y berenjena creciendo en suelo fertilizado y sin fertilizar (antes de la aplicación de fertilizantes fosforados al follaje); así como para aquellas variables que no cumplieron con algunos

de los supuestos del análisis de la varianza y fueron analizadas por pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis), el modelo lineal aditivo usado fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij} \text{ con } i=1,2; j=1,2$$

Dónde:

Y_{ij} : Variable analizada

μ : Media general

T_i : Observación del i-ésimo tratamiento

ε_{ij} : Error experimental.

RESULTADOS: ENSAYOS EN SUELOS

Primera parte: CRECIMIENTO DE MAÍZ (*Zea mays* L.), CULTIVADO EN SUELO FERTILIZADO Y CON SUPLENCIA LIMITADA DE FÓSFORO Y DESPUÉS DE APLICACIONES FOSFORADAS (FOSFATO Y FOSETYL-AI) AL FOLLAJE

Condiciones climáticas dentro del cobertizo

El registro climático durante los experimentos tanto para maíz como para berenjena (no fueron simultáneos) el promedio de radiación solar fue de $13,31 \text{ MJ.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$, la temperatura máxima y mínima de $32,84$ y $19,90$ °C respectivamente y humedad relativa máxima y mínima de $83,30$ y $26,37$ %. El promedio de mediciones instantáneas de radiación total fue de $536,7 \text{ W.m}^{-2}$ y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) tuvo transcurso diario en días despejados que se muestra en la Figura 36.

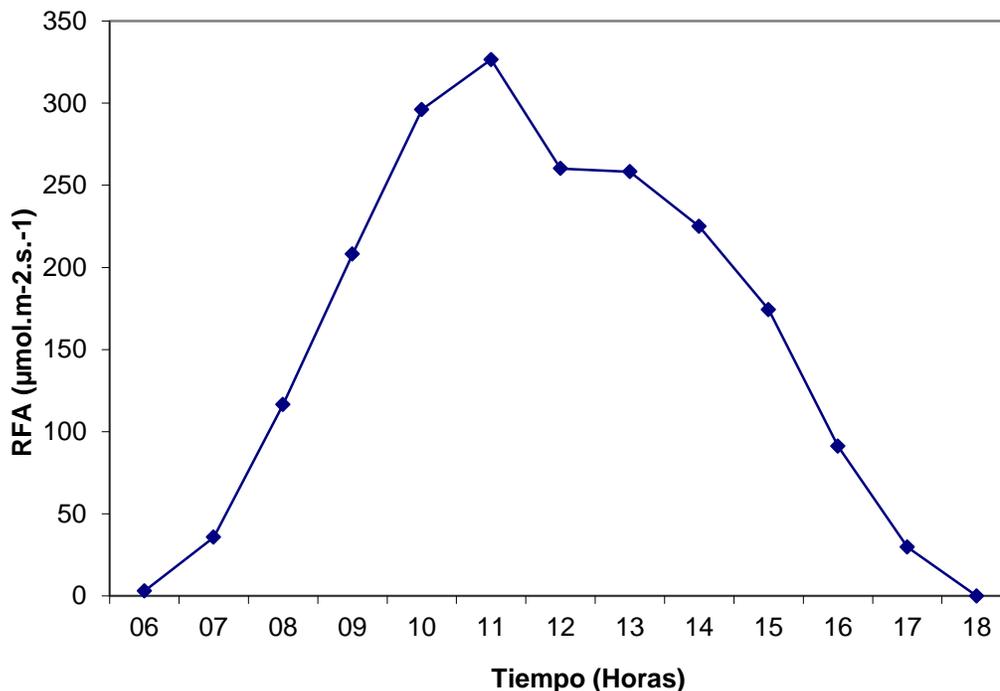


Figura 36. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) ($\mu\text{mol. m}^{-2} . \text{s}^{-1}$) durante el ensayo.

Biomasa seca total y por órganos

La biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total antes de las aspersiones fue menor en plantas cultivadas en suelo sin fertilizar en comparación con aquellas en suelo fertilizado, observándose diferencias significativas entre los promedios de plantas en suelo fertilizado y suelo sin fertilizar ($p < 0,05$). La disminución en raíces, tallos, hojas y total (planta entera) en suelo sin fertilizar fue de 27,87; 30,24; 23,81 y 26,05% respectivamente, en comparación a plantas cultivadas en suelo fertilizado.

Después de las aspersiones foliares con T1 (agua); T2 (fosfato) y T3 (fosetyl-Al) (Cuadro 26); la biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total, fue menor (27,87; 29,48; 24,72 y 26,47% respectivamente) en suelo sin fertilizar en comparación con las plantas en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas sólo para el efecto individual de suelo pero no para el efecto simple de fertilización ni para la interacción suelo*fertilización.

La Figura 37 ilustra un aspecto general de plantas de maíz de 31 días de edad y la Figura 38 plantas de maíz de 45 días de edad asperjadas con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3).

Cuadro 26. Biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Biomasa seca (g)				
Suelo	Raíces	Tallos	Hojas	Total
Fertilizado	0,53 a*	0,71 a	1,75 a	2,98 a
Sin fertilizar	0,38 b	0,49 b	1,33 b	2,21 b
Después de las aspersiones a las plantas: Edad 45 días				
Suelo fertilizado				
T1	3,19 a*	3,94 a	7,75 a	14,88 a
T2	2,49 a	3,43 a	8,47 a	14,39 a
T3	2,92 a	3,53 a	7,69 a	14,15 a
Suelo sin fertilizar				
T1	1,95 b	2,60 b	6,30 b	10,85 b
T2	2,23 b	2,74 b	6,16 b	11,13 b
T3	2,02 b	2,35 b	5,56 b	9,93 b

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada, T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua ($2,5 \text{ g.l}^{-1}$).

*: Letras iguales dentro de cada órgano y total indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (DMS; $p < 0,05$).



Figura 37. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 31 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar.

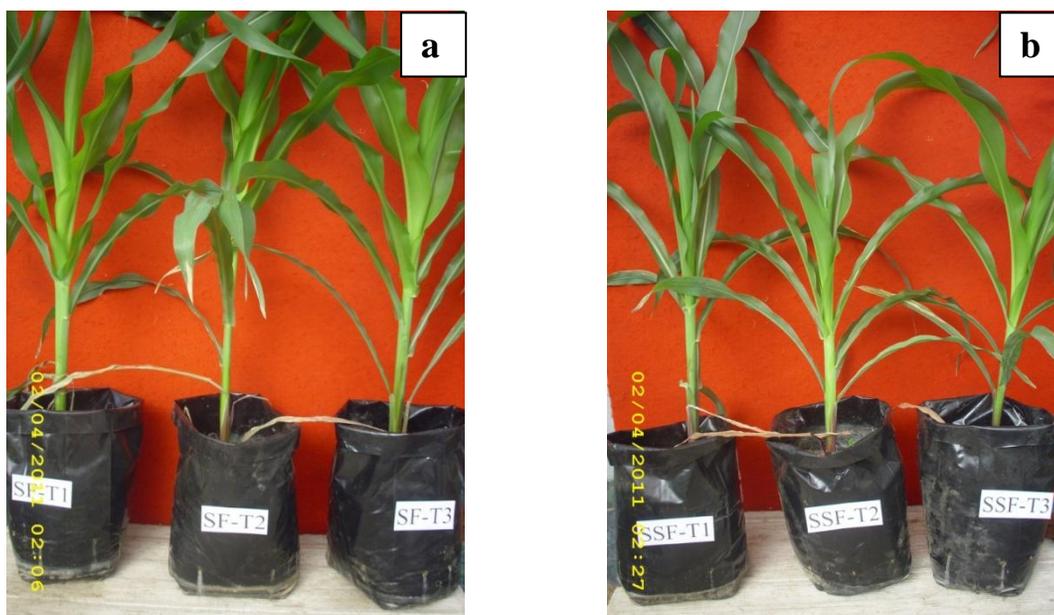


Figura 38. Plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 45 días, creciendo en bolsas con suelo fertilizado (a) y sin fertilizar (b), después de las aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3).

Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/PST)

Las relaciones del crecimiento sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de maíz (*Zea mays* L.) (Cuadro 27), no mostraron diferencias significativas entre los promedios de plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar ni después de las aspersiones con fosetyl-Al para los efectos individuales suelo y fertilización ni tampoco para la interacción suelo*fertilización ($p<0,05$). Este resultado pudiera derivarse de la distribución equitativa de fotoasimilados a las raíces y parte aérea; aunque hay que destacar que en condiciones de suelo una cantidad importante de raíces se podría perder al momento de ser recuperadas, lo que no ocurre en cultivos en soluciones nutritivas (ver capítulo I).

Cuadro 27. Relaciones del crecimiento sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 31 días de edad y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fósforo y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Relaciones del crecimiento		
Suelo	SR/SA	SR/ST
Fertilizado	0,21 a	0,18 a
Sin fertilizar	0,21 a	0,17 a
Después de las aspersiones a las plantas: Edad 45 días		
Suelo fertilizado		
T1	0,16 a	0,14 a
T2	0,17 a	0,14 a
T3	0,16 a	0,14 a
Suelo sin fertilizar		
T1	0,12 a	0,10 a
T2	0,13 a	0,11 a
T3	0,17 a	0,14 a

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua ($2,5\text{g.l}^{-1}$).

*: Letras iguales dentro de cada relación indican promedios estadísticamente iguales entre las medias ($p<0,05$).

Área foliar total por planta

El área foliar total de maíz (*Zea mays* L.) (Cuadro 28), disminuyó 28,34% en suelo sin fertilizar respecto en comparación con suelo fertilizado, observándose diferencias significativas entre los promedios de plantas en suelo fertilizado y suelo sin fertilizar ($p < 0,05$).

Después de aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3), se observaron diferencias significativas para los efectos individuales de suelo y fertilización pero no para la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$); los resultados indicaron que en las plantas asperjadas con fosetyl-Al en suelo fertilizado (T3) se obtuvo la menor área foliar total en comparación con las asperjadas con agua (T1) y con fosfato (T2). Las aspersiones con fosetyl-Al (T3) en plantas en suelo no fertilizado mostraron una tendencia estadísticamente similar en área foliar que con fosfato (T2) y agua (T1). En este sentido estos resultados muestran que no hubo estimulación del crecimiento del área foliar por aplicaciones de fosetyl-Al.

Cuadro 28. Área foliar total de plantas de maíz (*Zea mays* L.) a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Suelo	Área foliar total (cm ²)
Fertilizado	747,78 a
Sin fertilizar	535,83 b
Después de las aspersiones a las plantas	
Suelo fertilizado	
T1	2286,22 a
T2	2084,92 ab
T3	1808,82 bc
Suelo sin fertilizar	
T1	1455,95 d
T2	1489,76 d
T3	1699,17 cd

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras diferentes indican promedios estadísticamente distintos entre las medias (DMS; p<0,05).

Concentración de clorofila total en hojas

La concentración de clorofila en hojas por mg.g^{-1} peso fresco, unidad de área foliar (mg.cm^{-2}) y unidades Spad en plantas de maíz en suelo fertilizado y suelo sin fertilizar, y después de las aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) se puede observar en el Cuadro 29 lo cual indica que a los 31 días hubo una disminución tanto en mg.g^{-1} de peso fresco de hoja como por unidad de área foliar en plantas en suelo sin fertilizar, y que estas reducciones coincidieron con las reducciones obtenidas en unidades Spad, observándose diferencias significativas entre los promedios de unidades Spad de plantas en suelo fertilizado y suelo sin fertilizar ($p < 0,05$).

Después de aspersiones foliares la concentración de clorofila en hojas (mg.g^{-1}) disminuyó en las plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar, lo cual también se reflejó en unidades Spad; observándose diferencias significativas entre las medias de los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Los resultados obtenidos indican que la concentración de clorofila en hojas de maíz fue menor en plantas creciendo en suelo sin fertilizar (-P) que en fertilizado (+P); y que las aspersiones con fosetyl-Al no produjeron un aumento en la concentración de clorofila foliar. Todo lo contrario se observó al asperjar las plantas con fosfato ya que la concentración de clorofila foliar fue más del doble en comparación con las asperjadas con agua y fosetyl-Al, observándose valores similares en plantas con suelo fertilizado y sin fertilizar.

Cuadro 29. Concentración de clorofila en hojas de maíz (*Zea mays* L.) a los 31 días, en plantas con suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Concentración de clorofila en hojas			
Suelo	(mg.g ⁻¹)	(mg.cm ⁻²)	Spad
Fertilizado	0,61	0,32	35,6 a
Sin fertilizar	0,23	0,12	22,1 b
Después de las aspersiones a las plantas (45 días de edad)			
Suelo fertilizado			
T1	0,46	0,24	39,5 ab*
T2	0,80	0,42	45,6 a
T3	0,35	0,18	37,7 b
Suelo sin fertilizar			
T1	0,37	0,19	38,7 b
T2	0,76	0,40	43,9 a
T3	0,33	0,17	36,9 b

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras diferentes indican promedios estadísticamente distinto entre las medias (p<0,05) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Contenido de fósforo total en la biomasa seca total y por órganos

Los resultados del contenido de fósforo total en la biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total en plantas de maíz de 31 días de edad, cultivadas en suelo fertilizado (+P) y sin fertilizar (-P) y 14 días después de aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) se muestra en el Cuadro 30 donde se observa un mayor contenido de fósforo en la planta en suelo fertilizado con un aumento de 36,84; 28,91 y 22,97% en raíces, tallos y total respectivamente; observándose diferencias significativas entre los promedios de plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar ($p < 0,05$). Para hoja no se encontraron diferencias significativas.

Después de las aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3), a los 14 días se mantuvieron las diferencias en la concentración de fósforo de raíces, tallos, hojas y total solo que los valores observados fueron mayores en parte como consecuencia de un mayor crecimiento de las plantas; observándose diferencias significativas entre los promedios sólo para el efecto individual de suelo pero no para el efecto individual de fertilización ni para la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$). Sin embargo, para el fósforo total se observaron diferencias significativas entre los promedios para los efectos individuales de suelo y fertilización así como para la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$).

Los resultados indicaron que las aspersiones no causaron incrementos significativos del contenido de fósforo en las plantas por lo que las diferencias entre las plantas se originaron de haber crecido en suelo fertilizado y sin fertilizar; sin embargo, el fósforo total en la planta fue mayor con aspersiones foliares con fosfato (T1) que produjeron incrementos significativos sobre las plantas, en suelo fertilizado en comparación a las asperjadas con agua y con fosetyl-Al.

Cuadro 30. Contenido de fósforo total en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de biomasa de plantas de maíz a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Fósforo total ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco)				
Suelo	Raíces	Tallos	Hojas	Planta entera
Fertilizado	0,38 a	1,28 a	2,33 a	11,58 a
Sin fertilizar	0,24 b	0,91 b	2,06 a	8,92 b
Después de las aspersiones a las plantas				
Suelo fertilizado				
T1	3,16 a	8,63 a	17,30 a	80,16 a
T2	3,99 a	10,62 a	22,20 a	105,43 a
T3	2,88 a	9,12 a	19,94 a	86,13 b
Suelo sin fertilizar				
T1	2,49 b	5,44 b	13,23 b	59,32 c
T2	2,59 b	5,94 b	12,98 b	60,31 c
T3	2,16 b	5,18 b	14,62 b	58,81 c

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua ($2,5\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$).

*: Letras iguales dentro de cada órgano y en planta entera indican promedios estadísticamente igual (DMS; $p < 0,05$).

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados de los índices de eficiencia de fósforo en plantas de maíz cultivadas durante 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de realizar aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) a los 14 días (45 días de edad) (Cuadro 31), demostraron que no hubo diferencias significativas en la eficiencia de uso de fósforo (EUP) (g de biomasa seca total/g de fósforo en la planta), el índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíces y tallos (mg de fósforo en el órgano/g de materia seca total) y la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) (mg de fósforo en la raíz/g de biomasa seca de la raíz); sin embargo, el índice de acumulación de fósforo en hojas de plantas en suelo sin fertilizar disminuyó 17,02% en comparación con las de suelo fertilizado.

Después de las aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) la EUP en plantas T2, T1 y T3 en suelo sin fertilizar se redujo en 10,26; 9,32 y 2,01% respectivamente, con relación a las asperjadas con fosfato en suelo fertilizado; en las asperjadas con fosetyl-Al y con fosfato en suelo fertilizado disminuyó la EUP en 10,43 y 26,27% respectivamente, en comparación a las asperjadas con agua; mientras que en las asperjadas con fosetyl-Al se redujo en 17,69% con respecto a las asperjadas con fosfato, por lo que el fosetyl-Al no aumentó la eficiencia de uso de fósforo; observándose diferencias significativas para los efectos individuales de suelo y fertilización así como para su interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$).

En relación al IAP se observaron pocas diferencias entre los órganos aunque las hojas fueron las que más acumularon P por gramo de biomasa y al igual que la EAP se observaron pocas diferencias entre suelo fertilizado y sin fertilizar; por lo que para la EUP se observaron diferencias significativas entre los promedios para el efecto individual de fertilización así como para la interacción suelo*fertilización; pero no para el efecto individual de suelo ($p < 0,05$).

Los resultados de los índices de eficiencia permiten suponer que en el suelo no fertilizado había una reserva de fósforo y que las aspersiones con fosfato y fosetyl-Al ejercieron un efecto adicional limitante sobre el crecimiento de las plantas.

Cuadro 31. Eficiencia de uso de fósforo (EUP), índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíz, tallo y hoja y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de plantas de maíz a los 31 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar y después de 14 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (45 días después de la siembra).

Índice de Acumulación de fósforo (IAP)					
Suelo	EUP	Raíz	Tallo	Hoja	EAP
Fertilizado	263,45 a	0,13 a	0,43 a	0,78 b	0,74 a
Sin fertilizar	251,41 a	0,11 a	0,42 a	0,94 a	0,64 a
Después de las aspersiones a las plantas					
Suelo fertilizado					
T1	185,35 a	0,22 a	0,58 ab ⁽¹⁾	1,16 a	0,98 d*
T2	136,65 b	0,28 a	0,73 a	1,55 a	1,60 a
T3	166,02 b	0,20 a	0,64 ab	1,39 a	1,00 d
Suelo sin fertilizar					
T1	183,08 a	0,23 a	0,49 b	1,24 a	1,27 b
T2	185,01 a	0,23 a	0,55 b	1,17 a	1,15 bc
T3	169,43 b	0,22 a	0,52 b	1,48 a	1,07 cd

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4) y T3=Asperjado con fosetyl-Al (Etil fosfito de aluminio) disuelto en agua ($2,5\text{g.l}^{-1}$).

*: Letras iguales dentro de cada índice indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (DMS; $p < 0,05$)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

Segunda parte: CRECIMIENTO DE BERENJENA (*Solanum melongena* L), EN SUELO FERTILIZADO Y SUELO CON SUPLENCIA LIMITADA DE FÓSFORO Y DESPUÉS DE APLICACIONES FOSFORADAS (FOSFATO Y FOSETYL-AL) AL FOLLAJE

Biomasa seca total y por órganos

Los resultados de la biomasa seca de raíz, tallo, hoja y total de planta de berenjena cultivadas durante 57 días en suelo fertilizado (+P), sin fertilizar y después de 12 días de aplicar aspersiones con agua T1, fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) (Cuadro 32) demostraron que fue mayor en plantas en suelo fertilizado en comparación con las de suelo sin fertilizar, donde la biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total se redujo en 76,47; 73,33; 69,91 y 71,98% respectivamente; observándose diferencias significativas entre las plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar ($p < 0,05$).

Después de las aspersiones foliares a las plantas en suelo no fertilizado, la biomasa seca de raíces en plantas asperjadas con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) se redujo en aproximadamente 70% con relación a las de suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$). La misma reducción en biomasa seca se observó en tallos; sin embargo, la disminución en biomasa seca de hojas fue similar en plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar asperjadas con los mismos tratamientos.

Lo anterior originó una reducción en la biomasa seca total de plantas en los dos suelos siendo las más afectadas las asperjadas con fosetyl-Al en suelo sin fertilizar; observándose diferencias significativas entre los promedios de tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

La Figura 39 muestra plantas de berenjena de 57 días en suelo fertilizado y sin fertilizar y la Figura 40 las plantas de 69 días de edad después de aplicaciones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al.

Cuadro 32. Biomasa seca total y por órgano de plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Biomasa seca (g)				
Suelo	Raíz	Tallo	Hoja	Total
Fertilizado	0,68 a	1,20 a	2,26 a	4,14 a ⁽¹⁾
Sin fertilizar	0,16 b	0,32 b	0,68 b	1,16 b
Después de las aspersiones a las plantas				
Suelo fertilizado				
T1	1,48 a ⁽¹⁾	4,03 b*	5,10 a ⁽¹⁾	10,61 ab ⁽¹⁾
T2	1,84 a	5,22 a	5,65 a	12,72 a
T3	1,35 a	3,52 c	4,63 a	9,50 b
Suelo sin fertilizar				
T1	0,41 b	1,49 e	2,04 b	3,95 c
T2	0,49 b	1,72 d	2,17 b	4,38 c
T3	0,34 b	0,92 f	1,39 b	2,64 c

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras iguales dentro de cada órgano y total indican promedios estadísticamente iguales (p<0,05).

⁽¹⁾: (Prueba de Kruskal-Wallis)



Figura 39. Plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días de edad, creciendo en bolsas con suelo fertilizado y sin fertilizar.



Figura 40. Plantas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 69 días de edad, (a) creciendo en bolsas con suelo fertilizado (SF) y (b) suelo sin fertilizar (SSF), después de las aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-A1 (T3).

Relaciones sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Los resultados se las relaciones del crecimiento, sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de berenjena de 57 días en suelo fertilizado (+P) y sin fertilizar (-P) y después de aspersiones foliares con T1 (agua), T2 (fosfato) y T3 (fosetyl-Al) a los 12 días (69 días de edad) (Cuadro 33), demostraron que tanto la SR/SA como la SR/ST fueron mayores en plantas creciendo en suelo fertilizado lo que indica que una mayor proporción de biomasa se distribuye hacia las raíces, por lo que la SR/SA de plantas en suelo fertilizado aumento en 25% en comparación con las de suelo sin fertilizar; mientras que la SR/ST aumento en 18,75% observándose diferencias significativas entre las plantas en ambos suelos ($p < 0,05$).

Después de las aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) 12 días después, la SR/SA aumentó 12,50% en comparación con aquellas en suelo sin fertilizar, así como también se incrementó la SR/ST en 14,29%; observándose diferencias significativas en ambas relaciones solo para el efecto individual de suelo pero no para el efecto individual de fertilización ni para la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$); aunque las aspersiones foliares dentro de los tratamientos no tuvieron un efecto significativo sobre dichas relaciones.

Cuadro 33. Relaciones del crecimiento, sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST) de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Relaciones del crecimiento		
Suelo	SR/SA	SR/ST
Fertilizado	0,20 a*	0,16 a
Sin fertilizar	0,15 b	0,13 b
Después de las aspersiones a las plantas		
Suelo fertilizado		
T1	0,16 a	0,14 a
T2	0,17 a	0,14 a
T3	0,16 a	0,14 a
Suelo sin fertilizar		
T1	0,12 b	0,10 b
T2	0,13 b	0,11 b
T3	0,17 b	0,14 b

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH_2PO_4) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua ($2,5\text{g.l}^{-1}$).

*: Letras iguales dentro de cada relación indican promedios estadísticamente iguales (DMS; $p < 0,05$)

Área foliar total por planta

Los resultados del área foliar total de berenjena a los 57 días de edad cultivadas en suelo fertilizado (+P) y sin fertilizar (-P) y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) (69 días de edad) (Cuadro 34), demostraron que en las plantas a los 57 días en suelo sin fertilizar se redujo el área foliar total en 78,53% en comparación a las plantas creciendo en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre ambos suelos ($p < 0,05$).

Después de las aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) a los 12 días, el área foliar total de las plantas en suelo sin fertilizar se redujo en aproximadamente 50% en comparación a las de suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis).

Los resultados demostraron que las aspersiones con fosetyl-Al (T3) sobre plantas en suelo sin fertilizar afectaron en gran medida el área foliar de las plantas en suelo sin fertilizar, por lo que aunque no se afectó visiblemente el desarrollo de las plantas, las aspersiones con fosetyl-Al no suplieron la deficiencia de fósforo en el suelo para que las plantas alcanzaran el grado de desarrollo de las plantas en suelo fertilizado.

Cuadro 34. Área foliar total de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Suelo	Área foliar total (cm ²)
Fertilizado	1049,97 a*
Sin fertilizar	253,44 b
Después de las aspersiones a las plantas	
Suelo fertilizado	
T1	1804,53 a ⁽¹⁾
T2	1966,11 a
T3	1667,33 ab
Suelo sin fertilizar	
T1	875,03 c
T2	1091,28 bc
T3	750,21 c

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras diferentes indican promedios estadísticamente distintos entre las medias (p<0,05)

⁽¹⁾: (Prueba de Kruskal-Wallis)

Concentración de clorofila total en hojas

La concentración de clorofila en hojas por mg.g^{-1} peso fresco de hojas, unidad de área foliar (mg.cm^{-2}) y unidades Spad de berenjena a los 57 días de edad cultivadas en suelo fertilizado (+P) y sin fertilizar (-P) y después de 12 días de aplicar aspersiones foliares con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) (69 días de edad) (Cuadro 35), demostraron que a los 57 días la concentración de clorofila en mg.g^{-1} de peso fresco de hojas disminuyó en 48,57% en suelo sin fertilizar respecto a aquellas en suelo fertilizado y en 47,22% por unidad de área foliar. Estas reducciones coincidieron con las reducciones en unidades Spad; observándose diferencias significativas entre los promedios de unidades Spad de plantas en suelo fertilizado y suelo sin fertilizar ($p < 0,05$) (prueba de Kruskal-Wallis).

Después de las aspersiones foliares la concentración de clorofila en hojas (mg.g^{-1}) disminuyó en las plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar, coincidiendo también con la disminución de clorofila por unidad de área foliar y con unidades Spad; siendo la más afectada T3 (fosetyl-Al) en suelo fertilizado y sin fertilizar; observándose diferencias significativas para los efectos individuales de suelo y fertilización pero no para la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$).

Los resultados obtenidos indican que la concentración de clorofila en hojas de berenjena se vió afectada por el menor suministro de fósforo en plantas creciendo en suelo sin fertilizar (-P) en comparación con aquellas en suelo fertilizado (+P); así mismo, las aspersiones con fosetyl-Al sobre las plantas creciendo tanto en suelo fertilizado (+P) como sin fertilizar (-P) no aumentaron significativamente la concentración de clorofila en hojas, aunque en ningún caso se observó clorosis.

Cuadro 35. Concentración de clorofila en hojas de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Concentración de clorofila en hojas			
Suelo	(mg.g ⁻¹ pfh)	(mg.cm ⁻²)	Spad
Fertilizado	0,70	0,36	41,9 a ⁽¹⁾
Sin fertilizar	0,36	0,19	31,1 b
Después de las aspersiones a las plantas			
Suelo fertilizado			
T1	0,41	0,21	57,9 b*
T2	0,65	0,34	61,4 a
T3	0,30	0,16	51,0 c
Suelo sin fertilizar			
T1	0,32	0,17	39,4 e
T2	0,63	0,33	42,0 d
T3	0,29	0,15	37,4 e

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras diferentes indican promedios estadísticamente distintos entre las medias de unidades Spad (DMS; p<0,05)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

Contenido de fósforo total en órganos y en planta entera (total)

El contenido de fósforo en raíces, tallos, hojas y total en berenjena a los 57 días de edad, cultivadas en suelo fertilizado (+P) y sin fertilizar (-P) y después de 12 días de aplicar aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) (Cuadro 36), demostraron que en las plantas en suelo sin fertilizar disminuyó el contenido de fósforo en raíces, tallos, hojas y total en 78,43; 82,63; 84,43 y 81,79% respectivamente en comparación con plantas en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre los promedios de plantas creciendo en suelo fertilizado y sin fertilizar ($p < 0,05$).

Después de las aspersiones se redujo el contenido de P en plantas en suelo sin fertilizar, siendo las más afectadas las asperjadas con fosetyl-Al. En la planta entera el contenido de P total se redujo en plantas en suelo sin fertilizar en 62,58% en comparación con aquellas en suelo fertilizado por lo que las aspersiones foliares no suplieron la deficiencia de fósforo en estas plantas para alcanzar el nivel de P de las plantas en suelo fertilizado por lo que para raíces y hojas se observaron diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) (Prueba de Kruskal-Wallis), mientras que para tallos y total las diferencias fueron debidas a los efectos individuales de suelo y fertilización y no a la interacción suelo*fertilización ($p < 0,05$).

Los resultados indicaron que las aspersiones no causaron incrementos significativos del contenido de fósforo en las plantas, por lo que las diferencias se originaron por haber crecido en suelo fertilizado y sin fertilizar; sin embargo, el P total en la planta fue mayor con aspersiones foliares con fosfato en suelo fertilizado y sin fertilizar en comparación con agua y fosetyl-Al.

Cuadro 36. Contenido de fósforo total en raíces, tallos, hojas y planta entera (total) de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 54 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Fósforo total en la biomasa seca (mg.g ⁻¹ peso seco)				
Suelo	Raíz	Tallo	Hoja	Planta entera
Fertilizado	1,02 a	1,67 a	7,58 a	26,03 a*
Sin fertilizar	0,22 b	0,29 b	1,18 b	4,74 b
Después de las aspersiones a las plantas				
Suelo fertilizado				
T1	1,86 a ⁽¹⁾	8,60 b	10,72 a ⁽¹⁾	58,36 b
T2	2,12 a	11,53 a	11,92 a	69,57 a
T3	1,44 a	7,74 b	12,17 a	56,24 b
Suelo sin fertilizar				
T1	0,41 b	3,29 c	4,51 b	21,27 d
T2	0,77 b	5,38 b	5,81 b	31,98 c
T3	0,33 b	2,36 c	3,29 b	15,85 d

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras iguales dentro de cada órgano y planta entera indican promedios estadísticamente iguales (p<0,05)

⁽¹⁾: Prueba de Kruskal-Wallis

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados de los índices de eficiencia de fósforo en plantas de berenjena cultivadas durante 57 días, en suelo fertilizado (+P) y suelo sin fertilizar (-P) y después de realizar aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) a los 12 días (69 días de edad) (Cuadro 37), demostraron que la eficiencia de uso de fósforo (EUP) (g de biomasa seca total/g de fósforo en la planta) a los 57 días, en suelo fertilizado, disminuyó en 34,54% en comparación a aquellas en suelo sin fertilizar; observándose diferencias significativas entre plantas en suelo fertilizado y sin fertilizar ($p < 0,05$). El índice de acumulación de fósforo (IAP) en tallos y hojas (mg de fósforo en el órgano/g de materia seca total); disminuyó en suelo sin fertilizar en aproximadamente 40% en comparación con aquellas en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre plantas en ambos suelos ($p < 0,05$); mientras que el IAP de raíces así como la EAP resultaron no significativas.

Después de las aspersiones con agua (T1), fosfato (T2) y fosetyl-Al (T3) la EUP en T2 y T3 en suelo sin fertilizar disminuyeron en 11,01 y 26,81% respectivamente, con relación a T1 (agua) en 10,37 y 26,28% respecto a T1 (agua) en suelo fertilizado; en 10,81 y 26,64% respecto a T2 (fosfato) en suelo fertilizado; mientras que T2 (fosfato) en suelo sin fertilizar disminuyó la EUP en 19,89% respecto a T3 (aspersadas con fosetyl-Al) en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$).

Con relación al IAP solo se observaron diferencias para raíz entre suelo fertilizado y sin fertilizar; sin embargo, T1 (agua) y T3 (fosetyl-Al) disminuyeron en suelo sin fertilizar en 22,2 y 44,4% respectivamente, con relación a T2 (fosfato) en el mismo suelo y en 17,65 y 41,18% respecto a T1 (agua) en suelo fertilizado; observándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$) y el EAP disminuyó en suelo sin fertilizar por aspersiones de fosetyl-Al en comparación a T1 (agua) en suelo fertilizado.

Los resultados de los índices de eficiencia permiten establecer que posiblemente había reserva de fosforo en el suelo no fertilizado por los resultados encontrados en los

índices de absorción de P (IAP) y las aspersiones con fosetyl-Al sobre plantas en suelo sin fertilizar limitaron el crecimiento de las plantas.

Cuadro 37. Eficiencia de uso de fósforo (EUP), índice de acumulación de fósforo (IAP) en raíces, tallos y hojas y eficiencia de absorción de fósforo (EAP) de berenjena (*Solanum melongena* L.) a los 57 días, en suelo fertilizado y sin fertilizar, y después de 12 días de las aspersiones foliares con agua, fosfato y fosetyl-Al (69 días después de la siembra).

Índice de acumulación de fósforo (IAP)					
Suelo	EUP	Raíces	Tallos	Hojas	EAP
Fertilizado	160,83 b	0,25 a	0,41 a	1,84 a	1,53 a*
Sin fertilizar	245,69 a	0,20 a	0,25 b	1,03 b	1,51 a
Después de las aspersiones a las plantas					
Suelo fertilizado					
T1	184,10 a	0,18 a	0,81 a ⁽¹⁾	1,01 a ⁽¹⁾	1,26 b
T2	185,03 a	0,17 ab	0,90 a	0,94 a	1,14 bc
T3	169,41 ab	0,15 ab	0,82 a	1,28 a	1,07 cd
Suelo sin fertilizar					
T1	185,41 a	0,10 c	0,83 a	1,16 a	0,98 a
T2	135,71 c	0,18 a	1,29 a	1,28 a	1,61 a
T3	165,03 b	0,14 b	0,92 a	1,22 a	1,00 d

T1=Asperjado con 100 ml de agua destilada; T2=Asperjado 1,0 mM de fosfato (KH₂PO₄) y T3=Asperjado con fosetyl-Al disuelto en agua (2,5g.l⁻¹).

*: Letras iguales dentro de cada índice indican promedios estadísticamente iguales entre las medias (MDS; p<0,05)

DISCUSIÓN

Los resultados encontrados en este Capítulo del trabajo indican que tanto para maíz como para berenjena no hubo mayores restricciones para el desarrollo de las plantas; las diferencias encontradas entre una y otra especie podrían ser atribuibles a sus características fisiológicas, siendo maíz C_4 (Poaceae); mientras que berenjena es C_3 (Solanaceae). Maíz creciendo en suelo fertilizado y suelo con suplencia limitada de fósforo observó un rápido crecimiento, mientras que el crecimiento de berenjena fue mucho más lento.

Biomasa seca

Los resultados para maíz a los 31 días (Cuadro 26) y berenjena a los 57 días (Cuadro 32) evidencian como el factor nutricional afecta el desarrollo de las plantas, y además, destaca la importancia de la adición de fertilizantes de P a los suelos para mejorar la nutrición de estas; al respecto, Bates y Lynch (2000) indicaron que para incrementar la disponibilidad de fosfato inorgánico (P_i) se recomienda el uso de fertilizantes fosforados; sin embargo, además de su alto costo, la eficiencia de su uso es afectada por la facilidad con que el fosfato se transforma en complejos no aprovechables.

Considerando que esta parte del estudio se realizó en un suelo con características de sulfato ácido, y que buena parte del fósforo proporcionado en forma de fertilizante presumiblemente pudo haber sido fijado en el suelo en forma de fosfato de hierro, debido a los altos contenidos de éste encontrados según el análisis de suelo ($422,4 \text{ mg.kg}^{-1}$); al respecto, Casanova (1995) indicó que la menor aprovechabilidad de un nutrimento en el suelo está generalmente asociada con reacciones químicas que conducen a la formación de compuestos que no pueden ser absorbidos por el sistema radical, y que en efecto en suelos ácido de regiones tropicales y subtropicales con elevado contenido de óxido de hierro o de aluminio, se produce la fijación del fósforo lo cual hace a este elemento poco disponible para las plantas.

La disminución en la acumulación de biomasa seca total y por órganos encontrada tanto en maíz como en berenjena y causada por un deficiente suministro de

fósforo (suelo sin fertilizar) fue también reportada por Poorter *et al.* (2012); Belami (2009) en genotipos de papa; Ascencio (1996) en *Ruellia tuberosa*; Fernández (1990) en *Vigna unguiculata*; Lynch *et al.* (1991) en *Phaseolus vulgaris*; Lee *et al.* (1997) en tomate, Cordero *et al.* (2005) y Santana (2010) en *Crotalaria*; Qui e Israel (1992) en *Glycine max*; Pleniscar *et al.* (1994) en *Helianthus annuus*; Ascencio y Lazo (1997) en *Euphorbia heterophylla* y *Ruellia tuberosa*; Heasted y Lynch (1996) en especies con mecanismo fotosintético C₃ y C₄.

En maíz, el hecho de que las aplicaciones de T1 (agua), T2 (fosfato) y T3 (fosetyl-Al) no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos de las plantas en suelo sin fertilizar podría significar el muy bajo efecto de los tratamientos aplicados a las plantas lo cual sugiere la alta influencia del factor suelo en este estudio asociado al rápido crecimiento de las plantas en este medio. El resultado para maíz coincide con lo reportado por Schroetter *et al.* (2006) quienes encontraron que la aplicaciones foliares de fosfito de K no mejoró el crecimiento de plantas de maíz en un ensayo de campo y en condiciones de suficiencia y deficiencia de P.

El resultado para berenjena podría ser atribuible probablemente al poco valor metabólico de fosetyl-Al en las plantas de berenjena desarrolladas en suelo sin fertilizar y, en consecuencia, esta respuesta pudiera interpretarse como una señal indicativa de que las plantas no responden de manera adecuada a las aplicaciones de fosetyl-Al cuando crecen en suelo con suplencia limitada de fósforo, lo cual coincide con el planteamientos hechos en la hipótesis del trabajo. Los resultados encontrados en esta parte del trabajo, evidencian las aseveraciones planteadas por Carswell *et al.* (1996 y 1997); Förster *et al.* (1998); Guest y Grant (1991) y Schroetter *et al.* (2006) quienes indicaron que fosfito puede ser fácilmente absorbido por las hojas y raíces de las plantas; pero sin embargo, no hay evidencias claras documentadas que indiquen que las plantas pueden usar fosfitos (fosetyl-Al) como una fuente directa de fósforo, debido a que el fosfito, en apariencia, no es oxidado o metabolizado rápidamente en las plantas; En tal sentido, Carswell *et al.* (1996, 1997); Wells *et al.* (2000); Ticconi *et al.* (2001); Varadarajan *et al.* (2002); Singh *et al.* (2003) indicaron que el fosfito está vinculado a efectos perjudiciales en plantas deficientes de P exacerbando consecuentemente los efectos nocivos a la deficiencia de fósforo, lo cual coincide con el mayor porcentaje de disminución de la biomasa seca de

raíces y hojas encontradas para berenjena creciendo en suelo sin fertilizar a los 69 días, después de 12 días de la aplicación de fosetyl-Al. Así mismo, Ratjen y Gerendas (2009) indicaron que el efecto negativo producido por fosfito en el crecimiento de las plantas es más fuerte cuanto más bajo es el estado nutricional de P en las plantas; coincidiendo esto último con los resultados de biomasa seca encontrados en berenjena con aplicaciones de fosetyl-Al.

Relación sistema radical/sistema aéreo (SR/SA) y sistema radical/peso seco total (SR/ST)

Los resultados para las relaciones del crecimiento, Sistema Radical/Sistema Aéreo (SR/SA) y Sistema Radical/Peso seco total (SR/ST) de maíz (*Zea mays* L.) (Cuadro 27) y berenjena (*Solanum melongena* L.) (Cuadro 33) indicaron que para maíz no hubo diferencias en los promedios de plantas creciendo en suelo fertilizado y suelo con suplencia limitada de fósforo; este resultado podría explicarse por el rápido crecimiento de las plantas de maíz en suelo y a la posible distribución equitativa de fotoasimilados tanto para la parte radical como para la parte aérea debido a la rápida absorción de nutrientes en dicho medio; sin embargo, una cantidad importante de raíces se pierde al momento de ser recuperadas, cuando las plantas son cultivadas en suelo. El resultado para berenjena podría indicar que las plantas en condiciones de suelo fertilizado distribuyeron mayor cantidad de fotoasimilados para el crecimiento de tallos y hojas que para las raíces, lo cual quedó evidenciado en los valores de biomasa seca aérea y de área foliar total de las plantas creciendo en suelo fertilizado, en comparación a aquellas crecidas en suelo sin fertilizar; además, berenjena en suelo sin fertilizar podría haber modificado la arquitectura radical, haciendo sus raíces más largas y delgadas; en este sentido, Ascencio (1996) indicó que dada la lentitud en el suministro de algunos nutrimentos a la raíz, impuesta por la dinámica y fisicoquímica del suelo, las plantas deben explorar continuamente el sustrato mediante el crecimiento de las raíces. Este crecimiento debe realizarse en forma armónica con el de la parte aérea ya que la condición de balance de la correlación al menos en términos de peso seco, debe mantenerse para garantizar la sobrevivencia de la planta. Los resultados encontrados en

esta parte del trabajo pudieran estar vinculados a las diferencias encontradas en la biomasa seca por órganos y en la planta entera y a las modificaciones del sistema radical haciendo las raíces más gruesas en aquellas crecidas en suelo fertilizado y más delgadas en las crecidas en suelo con suplencia limitada de fósforo y contrastan con lo reportado por Ascencio y Lazo (2001); Sachay *et al.* (1991); dado que las plantas creciendo en suelo, están expuestas a otros factores que pudieron haber influido en los resultados encontrados en esta parte del estudio mostrados para berenjena; por el hecho de ser ambas relaciones características muy plásticas que pueden ser influenciada por diversos factores.

Los resultados para berenjena mostraron mayores valores que en maíz, probablemente por la diferencias en el hábito de crecimiento entre especies; además el sistema radical de berenjena creciendo en tales condiciones resultó ser más profuso que el de maíz, lo cual indudablemente está asociado a la amplia variabilidad entre las especies estudiadas. Este resultado contrasta con muchas investigaciones en diferentes cultivos Föhse *et al.* (1988); Khamis *et al.* (1990); Marschner (1995); Fageria y Baligar (1997); Kondracka y Richter (1997); Arnuaide (1994); sin embargo, Santana (2010) encontró mayor relación vástago/raíz en plantas de *Crotalaria juncea* de 20, 25 y 30 días de edad, creciendo en condiciones de suficiencia de fósforo en comparación a las que crecieron en el medio con deficiencia de fósforo.

Área foliar total por planta

Los resultados encontrados para área foliar total de maíz (Cuadro 28) y berenjena (Cuadro 34) demostraron que ambas especies fueron afectadas por la suplencia limitada de fósforo en cuanto al desarrollo del área foliar, lo cual fue reflejado en la menor acumulación de biomasa seca total de las plantas cuando crecieron en suelo sin fertilizar. Este resultado coincide con lo reportado por Fredeen *et al.* (1989) quienes indicaron que la deficiencia de P se ha señalado como la posible causa de reducción del área foliar, debido a una disminución en la expansión de las células epidérmicas foliares. Así mismo, la disminución del crecimiento foliar debido a las deficiencias de fósforo en especies de monocotiledóneas, tales como *Zea mays* y *Lolium perenne* fue señalada por

Assuero *et al.* (2004) y Kavanová *et al.* (2006) quienes argumentaron, que tales disminuciones son el resultado de una alteración de la división y elongación celular.

Tanto las disminuciones de biomasa seca de raíces, tallos, hojas y total (planta entera), así como la reducción del área foliar total encontrada para las plantas de maíz, crecidas en suelo sin fertilizar son coincidente con muchos trabajos donde se estudiaron los efectos de las deficiencias de fósforo sobre este parámetro en diversos cultivos; en este sentido, Fernández (1990) encontró reducciones significativas en la materia seca en plantas de frijol (*Vigna unguiculata*), en condiciones de deficiencia de P, luego de 28 días de edad. De la misma forma, Lynch *et al.* (1991) encontraron resultados similares pero en caraota (*Phaseolus vulgaris*). Por otra parte, Ascencio y Lazo (1997) señalaron que la deficiencia de fósforo disminuyó el peso seco y el área foliar en las especies *Ruellia tuberosa* y *Euphorbia heterophylla*, pero el efecto fue más pronunciado en el área foliar por una progresiva reducción tanto en el número como en el tamaño de las hojas. Así mismo, Chaudhary y Fujita (1988) observaron una reducción severa del área foliar en tres especies de leguminosas sometidas a la deficiencia de fósforo. Resultados similares reportan Cordero *et al.* (2005) en plantas de *Crotalaria spectabilis* creciendo en +P y -P, indicando que la deficiencia de fósforo estuvo asociada a una marcada reducción del área foliar. De igual manera, Jacob y Lawlor (1991) reportaron que la deficiencia de fósforo causó una reducción en el área foliar en plantas de *Helianthus annuus*, *Zea mays* y *Triticum aestivus*, lo cual estuvo asociado a una mayor cantidad de células por unidad de área foliar en hojas deficientes de P, pero sin embargo, de menor tamaño. Así mismo, Arnuaude (1994) reportó una fuerte reducción en el área foliar en plantas de *Phaseolus vulgaris*, *Vigna unguiculata*, *Solanum lycopersicon*, *Euphorbia heterophylla* y *Amaranthus dubius*, en condiciones de deficiencia de fósforo. Los mismos resultados fueron encontrados por Pleniscar *et al.* (1994) pero en *Helianthus annuus*. Así mismo, Briceño (2001) encontró una importante reducción del área foliar de plantas de tomate creciendo bajo condiciones de deficiencia de fósforo. Resultados similares fueron reportados por Santana (2010) en *Crotalaria juncea*.

Por otra parte, tanto la reducción del área foliar de maíz y berenjena creciendo en suelo con suplencia limitada de fósforo con aplicaciones de fosetyl-Al al follaje en comparación a las que les fue aplicado fosfato también en suelo con suplencia limitada

de fósforo quizás obedeció a diferencias en el hábito de crecimiento entre una y otra especie y a una posible alteración del metabolismo de las plantas impuesta por el fosetyl-Al cuando es aplicado en plantas que crecen bajo condiciones de deficiencia de fósforo; coincidiendo esto con Moor *et al.* (2009) quienes no encontraron ningún efecto de fosfito sobre fresa cuando fue aplicado foliarmente en plantas deficientes de P. Así mismo, Förster *et al.* (1998) y Varadarajan *et al.* (2002) encontraron una significativa reducción del área foliar asociada al crecimiento de tomate y pimentón en comparación con plantas fertilizadas con fosfato.

Concentración de clorofila total en hojas

Los resultados obtenidos en esta parte del trabajo (Capítulo II) tanto en maíz (Cuadro 29) como en berenjena (Cuadro 35), indicaron que la concentración de clorofila en hojas se vio afectada por el menor suministro de fósforo a las plantas (suelo con suplencia limitada de fósforo) en comparación a aquellas en suelo fertilizado; este resultado demuestra la gran importancia que tiene la nutrición fosforada en los cultivos coincidiendo con lo reportado por Bojovic y Stajonovic (2005) quienes demostraron que el contenido de clorofila total en hojas de 5 cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) creciendo en suelo bajo 5 niveles de fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio disminuyó significativamente en la medida que fósforo y nitrógeno fueron bajos; demostrando que el tanto el P y como el N ejercieron una fuerte influencia sobre el contenido de clorofila en todos los cultivares probados.

Desde el punto de vista de su importancia, la clorofila juega un papel importante en el desarrollo del sistema asimilatorio de las plantas, por lo que una disminución de la concentración de clorofila en hojas (mg.g^{-1} y mg.cm^{-2}) indudablemente afecta la tasa de fotosíntesis de las plantas y consecuentemente su crecimiento. Los resultados encontrados en esta parte del trabajo también coinciden con otros trabajos donde se ha enfatizado que la concentración de clorofila en hojas se ve disminuida en condiciones de deficiencia de fósforo; en tal sentido, Zhang *et al.* (2010) encontraron que el contenido de clorofila en hojas de una línea transgénica (S41) y de una línea control de *Agrostis stolonifera* cultivada durante 21 días en condiciones de deficiencia de fósforo o

nitrógeno, disminuyó en comparación a las que crecieron en condiciones de suficiencia de ambos nutrimentos. Así mismo, Ayala-Silva y Beil (2005) encontraron que plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) cultivadas con deficiencia de fósforo y otros macronutrimentos después de 6-7 semanas, disminuyeron el contenido de clorofila en hojas en todos los casos estudiados.

Por otra parte, los resultados para maíz y berenjena en este estudio demostraron que las aplicaciones con fosetyl sobre el follaje de las plantas en ambas especies creciendo tanto en suelo con suplencia limitada como en suelo con adecuada suplencia de fósforo afectaron los contenidos de clorofila de las hojas; contrario a lo ocurrido en plantas de ambas especies en las mismas condiciones de crecimiento pero con aplicaciones de fosfato; esto quizás pudo obedecer a la rápida absorción de fosetyl-Al desde las hojas y a las diferencias moleculares entre fosfato y fosetyl-Al, lo que en consecuencia, posiblemente pudo haber alterado la maquinaria metabólica de ambas especies atenuando las rutas bioquímicas y desacelerando los procesos metabólicos internos para la producción de clorofila. Los resultados encontrados en esta parte del trabajo también coincide con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) quienes reportaron una importante disminución de la clorofila en hoja de cítricas (medida con Spad al igual que en este trabajo) tanto en las plantas control y las tratadas con fosfito en comparación con las plantas tratadas con fosfato y una combinación de fosfato más fosfito.

Contenido de fósforo total en la biomasa seca total y por órganos

Los resultados para el contenido de fósforo total en la biomasa seca total de maíz (Cuadro 30) y berenjena (Cuadro 36) demostraron que los bajos contenidos de fósforo encontrados en raíces, tallos y hojas de ambas especies creciendo en suelo con suplencia limitada de fósforo se reflejaron en una distintiva disminución del contenido de P total en la planta completa en comparación a las plantas que crecieron en suelo con adecuada suplencia de P; por lo que la disminución del contenido de P en las plantas de ambas especies se reflejó en las disminuciones de la biomasa seca y área foliar encontradas para las plantas de ambas especies que crecieron en suelo con suplencia limitada de fósforo; en éste sentido, Marschner (1995) indicó que el fosfato afecta el crecimiento

porque está involucrado en una gran cantidad de procesos metabólicos y es un componente integral de intermediarios de la respiración y la fotosíntesis. Por su parte, Bernal *et al.* (2007) encontró que la reducción del crecimiento de la parte aérea de plantas de caraota variedad C60 se debió parcialmente a la disminución del contenido de P soluble disponible para los procesos celulares. Así mismo, Pérez-Corona y Verhoeven (1999) estudiando la distribución de la biomasa de tres especies del género *Carex* (Cyperaceae) cultivadas en suelo con diferentes contenido de fósforo encontraron interacciones significativas entre la distribución de la biomasa y el contenido de fósforo en la planta en relación con el estatus de fósforo en el suelo.

Por otra parte, los resultados para el contenido de P total en ambas especies permiten señalar que las aplicaciones al follaje de fosfato y fosetyl-Al no causaron incrementos significativos del contenido de fósforo total en ningún órgano de las plantas; por lo que los incrementos encontrados pudieron ser debidos a la diferencia entre los contenidos de P en el suelo (fertilizado y sin fertilizar); sin embargo, el contenido de P total en planta entera se incrementó significativamente en ambas especies por las aplicaciones de fosfato y disminuyó por las aplicaciones de fosetyl-Al tanto en suelo fertilizado como en suelo sin fertilizar, siendo las más afectadas aquellas que crecieron en suelo con suplencia limitada de fósforo y además, en el caso de berenjena con aplicaciones al follaje de agua (control) y fosetyl-Al; este resultado, encontrado tanto para maíz como para berenjena coincide con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) en cítricas, quienes encontraron mayor contenido de P total en hojas y raíces en aquellas plantas fertilizadas con fosfato en comparación a las fertilizadas con fosfito.

Índices de eficiencia de fósforo

Los resultados para los índices de eficiencia de fósforo tanto en maíz (Cuadro 31) como en berenjena (Cuadro 37), indicaron que la EUP para berenjena fue mayor cuando las plantas crecieron en suelo con suplencia limitada de fósforo, sin embargo para la especie maíz no hubo diferencia, esto podría obedecer a la diferencia en la arquitectura radical entre una especie y otra; sin embargo la longitud radical no fue medida en esta parte del trabajo y más aún, la EAP para ambas especie no mostró diferencia entre suelo

con suplencia limitada de fósforo y suelo con adecuada suplencia de P. Por otro lado, los IAP de tallos y hojas de berenjena aumentaron en suelo con adecuada suplencia de fósforo y este resultado coincide con lo reportado por Rao *et al.* (1995) quienes evaluaron 7 tipos de pastos y 12 leguminosas forrajeras y encontraron que un incremento en la fertilidad mejoró la absorción de fósforo en ambos grupos; sin embargo, bajo deficiencia de fósforo, los pastos tuvieron una mayor EUP estimada como g de biomasa seca del vástago por g de fósforo dentro de la planta, Así mismo, Ascencio (1996) y Ascencio y Lazo (1997) encontraron que la EUP estimada como biomasa seca producida por mg de fósforo total en *Euphorbia heterophylla*, *Cajanus cajan* y *Desmodium tortuosum*, fue mayor en el tratamiento en condiciones de deficiencia de fósforo, contrario a lo encontrado para la EAP expresada como mg de P en la planta por gramo de biomasa seca de raíces, que disminuyó significativamente en el tratamiento en condiciones de deficiencia de P; en tal sentido, Marschner (1995) expresó que la capacidad que muestran las plantas para crecer en un medio con bajo contenido de P, depende tanto de la eficiencia de uso de P como de la eficiencia de absorción de fósforo. Por otra parte, Ascencio y Lazo (2001) encontraron que plantas de frijol presentaron una alta EUP cuando crecieron en suelo con una fuente continua de Ca-P. Así mismo, Cordero *et al.* (2005) reportaron resultados similares en *Crotalaria spectabilis* y Briceño (2001) en tomate. Más recientemente, Santana (2010) reportó un aumento de la EUP de casi 9 veces en condiciones de deficiencia de fósforo en *Crotalaria juncea* L.

El evidente aumento de la EUP en maíz y berenjena con T1 (control) creciendo en suelo con adecuada suplencia de P en comparación a plantas con aplicaciones de fosfato y fosetyl-Al al follaje, así como como en berenjena con T1 (agua) en suelo con suplencia limitada de P en comparación a las que les fue aplicado fosfato y fosetyl-Al; como la reducción del IAP de tallos de maíz y raíces en berenjena, así como la reducción de la EAP en ambas especies causada por fosetyl-Al podrían estar vinculadas a una estrategia de ambas especies para sobrevivir en condiciones de escasa disponibilidad de fósforo, tal como lo señalaron Adu-Gyamfi *et al.* (1989) quienes postularon que la habilidad de los cultivares para producir cantidades significativas de materia seca en condiciones de deficiencia de fósforo, probablemente se deba a la absorción activa de las raíces o al más eficiente uso de P para producir más biomasa. Por otro lado, Ascencio y

Lazo (2001) indicaron que la combinación deseable para un cultivo creciendo en condiciones de deficiencia de fósforo sería una elevada EAP y EUP; este argumento solo se cumplió para las plantas de berenjena a los 57 días cuya EUP en suelo con suplencia limitada de fósforo fue superior a aquellas crecidas en suelo con adecuada suplencia de P. Este resultado pudiera estar asociado a una mayor o menor capacidad de respuesta a las deficiencias de fósforo entre ambas especies, lo cual se fundamentaría en las diferencias fisiológicas de las dos especies estudiadas. Aún cuando no se encontró ninguna referencia relacionada con alguno de estos índices y las aplicaciones de fosetyl-Al, se podrían indicar que las plantas demostraron hacer un mejor uso del fósforo cuando se le suministró en forma de fosfato que en forma de fosfito, lo cual se evidenció en los valores de EAP encontrados en este ensayo; lo que hace presumir que el fosetyl-Al aparentemente no se metabolizó de la misma forma como lo hizo el fosfato en plantas de berenjena de este estudio.

Este resultado demuestra la incapacidad de ambas especies para metabolizar el fosfito (fosetyl-Al) dado que los valores encontrados para los contenidos de P total en plantas de ambos cultivos creciendo en suelo fertilizado y suelo con suplencia adecuada de fósforo con aplicaciones de fosetyl no se reflejaron en los valores de ninguno de los índices de P estudiados.

En resumen, la biomasa total y por órganos de plantas de maíz y berenjena se redujo significativamente cuando las plantas crecieron en suelo sin fertilizar en comparación a las crecidas en suelo fertilizado; después de las aspersiones con los tratamientos, maíz redujo igualmente su biomasa seca total y por órganos en suelo sin fertilizar, en berenjena las aspersiones foliares con los tratamientos no impidieron las reducciones de biomasa seca de raíces en suelo sin fertilizar; así mismo, la biomasa seca de tallos se vio disminuida en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y las aspersiones con agua y fosetyl-Al produjeron también una importante disminución de la biomasa de tallos en suelo sin fertilizar mientras que T2 (fosfato) la aumentó; no obstante, la reducción más severa ocurrió en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y asperjadas con fosetyl-Al (T3); así mismo, la biomasa seca de hoja disminuyó en plantas creciendo en suelo sin fertilizar, lo que consecuentemente condujo a una disminución importante

de la biomasa seca total en plantas de berenjena creciendo en suelo sin fertilizar; siendo las más afectadas las plantas en suelo sin fertilizar asperjadas con T3 (fosetyl-Al). En maíz a los 31 y 45 días no se afectaron las relaciones del crecimiento, mientras que en berenjena tanto la SR/SA como la SR/ST aumentaron en plantas creciendo en suelo fertilizado y las aspersiones con los tratamientos no afectaron dichas relaciones en ambas especies; el área foliar de maíz a los 31 días y berenjena a los 57 días, se redujo de manera significativa en plantas creciendo en suelo sin fertilizar; así mismo las aspersiones con los tratamientos sobre ambas especies no produjeron aumento alguno del área foliar total de las plantas que crecieron en suelo sin fertilizar; sin embargo, el área foliar de berenjena asperjadas con fosetyl-Al resultó ser la más afectada. así mismo, la concentración de clorofila en hojas de maíz a los 31 días y berenjena a los 57 días se vio afectada por las deficiencias de fósforo (suelo sin fertilizar) y las aspersiones con T1 (agua) y T3 (fosetyl-Al) sobre ambas especies en plantas creciendo en suelo fertilizado, causaron una reducción de la concentración de clorofila, mientras que fosfato la aumentó; así mismo, las reducciones de la concentración de clorofila en suelo sin fertilizar fueron mayores, siendo las asperjadas con T3 (fosetyl-Al) las más afectadas.

El contenido de fósforo total en raíces, tallos y planta entera (total) de maíz a los 31 días disminuyó significativamente en plantas creciendo en suelo sin fertilizar; mientras que para berenjena a los 57 días el contenido de P total en raíces, tallos, hojas y total disminuyó significativamente también en suelo sin fertilizar. Después de las aspersiones con los tratamientos, en maíz a los 45 días, el contenido de P total de raíces, tallos y hojas disminuyó en plantas creciendo en suelo sin fertilizar, pero en la planta entera, creciendo en suelo fertilizado, el contenido de P total en plantas con aspersiones de agua y fosetyl-Al disminuyó, mientras que con fosfato aumentó; así mismo, las aspersiones foliares con los tratamientos no aumentaron el contenido de P total de las plantas cuando crecieron en suelo sin fertilizar; en berenjena, las aspersiones foliares con los tratamientos sobre plantas creciendo en suelo sin fertilizar no aumentaron el contenido de P total radical y fosetyl-Al fue la que tuvo el menor contenido de fósforo en raíces de plantas en suelo sin fertilizar; mientras que el contenido de P total en tallos y hojas se redujo con las deficiencias de fósforo (suelo sin fertilizar) y con las aspersiones foliares con fosetyl-Al; consecuentemente, el contenido de fósforo total en

la planta entera de berenjena se vio afectado por las deficiencias de fósforo y también por las aspersiones foliares con fosetyl-Al. Los índices de eficiencia de fósforo no fueron afectados en ninguna de las condiciones de crecimiento de maíz a los 31 días; sin embargo, el IAP de hojas aumento en plantas creciendo en suelo fertilizado. En berenjena a los 57 días, la EUP aumento en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y el IAP de tallos y hojas aumento en plantas creciendo en suelo fertilizado. Después de las aspersiones con los tratamiento sobre maíz a los 14 días (45 días de edad) la EUP de plantas en suelo sin fertilizar se redujo por efecto de los tratamientos y fosetyl-Al y fosfato causaron una disminución en plantas creciendo en suelo fertilizado; la EUP de plantas asperjadas con fosetyl-Al en ambos suelos no varió. Así mismo, el IAP de tallos aumentó en plantas en suelo fertilizado; mientras que la EAP de plantas en suelo fertilizado se redujo con las aspersiones de agua y fosetyl-Al, y fosfato junto con fosetyl-Al redujeron la EAP de plantas en suelo sin fertilizar. En berenjena, después de las aspersiones con los tratamientos a los 12 días (69 días de edad) La EUP de plantas creciendo en suelo sin fertilizar y asperjadas con agua aumentó, mientras que con fosfato y fosetyl-Al disminuyó; el IAP en raíces y tallos de plantas creciendo en suelo sin fertilizar disminuyó y con fosfato aumentó; finalmente, las aspersiones con los tratamientos causaron una disminución de la EAP en suelo fertilizado; mientras que en suelo sin fertilizar, fosetyl-Al redujo la EAP de las plantas.

DISCUSIÓN INTEGRAL DE LA INVESTIGACIÓN

Los resultados encontrados para maíz (*Zea mays* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.) creciendo en soluciones nutritivas en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito, así como en suelo fertilizado (+P) y suelo sin fertilizar (-P) con aplicaciones foliares de fosetyl-Al demostraron que no hubo una respuesta favorable para la mayoría de las variables analizadas por aplicaciones de fosfito.

Aunque las plantas absorben y traslocan fácilmente el fosfito, tal como fue reportado por Carswell *et al.* (1996 y 1997); Guest y Grant (1991) éste aparentemente no es metabolizado en las plantas ya que antes del período de recuperación de maíz y berenjena de 24 y 54 días, en condiciones de suficiencia (+P) y deficiencia (-P) de fósforo con fosfato y fosfito (Capítulo I); en ambas especies, tanto fosfito como la deficiencia (-P) de fósforo redujeron la biomasa seca por órganos y total (planta completa) (Capítulo I, Cuadro 5 y 15), el área foliar total (Cuadro 7 y 17) y la concentración de clorofila en hojas (Cuadro 8 y 18); por lo que los resultados para ambas especies coinciden con otros trabajos donde se encontró que fosfito disminuyó el crecimiento de fresa (Moor *et al.*, 2009), tomate (*Solanum lycopersicon*) y pimentón (*Capsicum annuum* L.) (Förster *et al.*, 1998 y Varadarajan *et al.*, 2002); maíz (Shrotter *et al.*, 2006), espinaca (*Spinacea oleracea*) espinaca japonesa (*Brassica rapa* var. Komatsuna) céleri (*Apium graveolens* L.) (Thao *et al.* 2008a,b) Lechuga (*Lactuca sativa* L.) (Thao y Yamakawa, 2008).

Por otra parte, la marcada reducción del área foliar, así como de la reducción en la acumulación de biomasa seca total encontradas para maíz y berenjena en condiciones de deficiencia de fósforo en este trabajo (Capítulo I), son coincidentes con la respuesta encontrada en una gran variedad de plantas donde se ha evaluado la deficiencia de fósforo sobre estos parámetros, tal como fue reportados por Fernández (1990), Arnuaide (1994), Ascencio (1996), Holsted y Lynch (1996), Ascencio y Lazo (1997), Briceño (2001); Cordero (2005), Oosterhuis (2008), Bernal *et al.* (2007), Belami (2009) y Santana (2010). Así mismo, en -P las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) aumentaron en condiciones de deficiencia de fósforo (Capítulo I, Cuadro 6 y 16); lo cual

indica que las plantas de ambas especies en condiciones de deficiencia de fósforo lograron por medio de diversos mecanismos distribuir mayor cantidad de fotoasimilados hacia sus raíces y al parecer las plantas que crecieron en condiciones de suficiencia de fosfito observaron una respuesta similar a las que crecieron con +P fosfato pero sin embargo la respuesta en acumulación de biomasa seca total y área foliar fue muy diferente, lo que en todo caso entrañaría una respuesta de las plantas antes los bajos contenidos de fósforo total dentro de las plantas (en la forma de fosfito) y en condiciones de deficiencia de fósforo (Capítulo I, Cuadro 10 y 20), y además, el fósforo soluble (Pi) de hojas y raíces se redujo en condiciones de deficiencia de fósforo; encontrándose además, que el Pi foliar en maíz fue menor en condiciones de +P con fosfito (Capítulo I, Cuadro 10 y 20); todo lo cual causó una respuesta común a la encontrada en otras especies bajo iguales condiciones de crecimiento manifestada en un retardo en el crecimiento, reducción del área foliar y disminución en la concentración de clorofila tal como se evidenció en los valores para este último parámetro en ambas especies (Capítulo I), coincidiendo en primer lugar con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) quienes encontraron que la clorofila en hojas medida con Spad (al igual que en este trabajo), de dos patrones de cítricas fueron similarmente bajas en las plantas control y aquellas fertilizadas con fosfito en comparación con las fertilizadas con fosfato y una combinación de fosfato más fosfito; además, la disminución de la concentración de clorofila por la deficiencia de fósforo fue reportada por Zhang *et al.* (2010) en *Agrostis stolonifera*; Ayala-Silva y Beil (2005); Bojovic y Stajonovic (2005) en trigo (*Triticum aestivum* L.), tal como se discutió en el Capítulo II.

En ambas especies, la eficiencia de uso interno del fósforo (EUP) disminuyó en +P y aumentó en -P; resultados similares fueron reportados por García y Ascencio (1992) en tomate (*Solanum lycopersicon*); Ascencio (1996) en *Euphorbia heterophylla*, *Cajanus cajan* y *Ruellia tuberosa*; Briceño (2001) también en tomate (*Solanum lycopersicon*); Santana (2010) en *Crotalaria juncea*; además, en maíz el IAP de raíces, tallos y hojas disminuyó en -P; mientras que berenjena no mostró cambios (Capítulo I, Cuadro 14 y 24) y contrario a lo reportado en otros trabajos, la EAP para ambos cultivos disminuyó en -P independientemente de la fuente de fósforo usada en la solución nutritiva (Capítulo I, Cuadro 14 y 24); sin embargo, la alta EUP en niveles de P bajos (-

P) coincidió con lo expresado por Belami (2009), Ascencio y Lazo (2001), Moura *et al.* (2001), Marschner (1995), Adu-Gyanfi *et al.* (1989) y Föhse *et al.* (1988) quienes coincidieron en afirmar que la habilidad de los cultivares para producir cantidades importantes de biomasa seca creciendo en condiciones de deficiencia de fósforo, probablemente se deba al más eficiente uso de P para producir más biomasa o a la activa absorción de las raíces, lo que en todo caso garantizaría su sobrevivencia en las condiciones de -P.

En ambas especies, fosfito causó una importante reducción de la longitud de raíces lo que confirma lo reportado por Sukarno *et al.* (1993) en cebolla (*Allium cepa*); Barret *et al.* (2002); Ticconi *et al.* (2001) en Arabidopsis y Thao y Yamakawa (2010) en lechuga (*Lactuca sativa* L.), y la deficiencia de fósforo (-P fosfato) produjo un aumento significativo de la longitud radical (Capítulo I, Cuadro 9 y 19); este resultado confirma lo reportado en otras investigaciones donde se reportaron incrementos de la longitud radical en diversos cultivos por las deficiencias de fósforo tal como fue señalado por Arnuae (1994), Ascencio (1996), Sachay *et al.* (1991), Marschner (1995), Abel *et al.* (2002) y discutido en el Capítulo I de este estudio.

Los evidentes incrementos de fosfatasa ácida en condiciones de deficiencia de fósforo (-P fosfato) (Capítulo I, Cuadro 12 y 22) encontrados en ambas especies, guardan una relación directa con los contenidos de P encontrados en plantas en condiciones de deficiencia de fósforo en este primer Capítulo del trabajo y coinciden con los reportes de otros trabajos donde se ha señalado la actividad de la enzima fosfatasa ácida como marcadora de la deficiencia de fósforo; sin embargo, cuando la fuente de fósforo fue el fosfito, la secreción de la enzima por las raíces de ambas especies fue menor en condiciones de -P con fosfito que con -P fosfato, lo que podría confirmar lo señalado por Carswell *et al.* (1996) quienes encontraron una disminución de la actividad de fosfatasa ácida y fosfofructoquinasa en plantas de *Brassica nigra* tratadas con fosfito, sugiriendo que fosfito interfiere con la respuesta de la planta a la deficiencia de fósforo dado que ambas enzimas son consideradas marcadoras de la deficiencia de fósforo; así mismo, Abel *et al.* (2002) postularon que la presencia de fosfito reprime la expresión de genes que codifican para la fosfatasa ácida; por otra parte, en ambas especies no se indujo la actividad de la enzima fitasa (Capítulo I, Cuadro 13 y 23).

Los resultados encontrados en este estudio podrían sugerir que fosfato resultó una fuente superior de fósforo para ambas especies en comparación a fosfito; lo cual quedó evidenciado en los resultados obtenidos después de 14 y 10 días (maíz y berenjena respectivamente) de la recuperación a la deficiencia de fósforo mediante aspersiones de fosetyl-Al, donde la biomasa seca de raíces, tallos y total de maíz, se redujo por las aspersiones de fosetyl-Al (Capítulo I, Cuadro 5); mientras que en berenjena no se observaron cambios (Capítulo I, Cuadro 15); así mismo, las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) (Capítulo I, Cuadro 6 y 16) y el área foliar total (Capítulo I, Cuadro 7 y 17) en ambas especies, no sufrieron cambios; al igual que la concentración de clorofila en hojas de maíz (Capítulo I, Cuadro 8), mientras que en berenjena se redujo (Capítulo I, cuadro 18).

En maíz el contenido de P total en raíces aumentó y en berenjena no experimentó cambios (Capítulo I, Cuadro 10 y 20), al igual que el contenido de fósforo total en tallos en ambas especies; sin embargo, en hojas aumentó en ambas especies; mientras que el P total en la planta entera (total) aumentó en maíz y en berenjena no sufrió cambios; así mismo, el fósforo soluble en hojas y raíces aumentó en ambas especies (Capítulo I, Cuadro 11 y 21); este resultado es coincidente con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) quienes encontraron que fosfito incrementó el fósforo total y soluble en hojas y raíces de cítricas pero no mejoró el crecimiento de las plantas; así mismo Thao *et al.* (2008a, b) encontraron que la adición de fosfito causó incrementos significativos en el contenido del fósforo total en plantas de céleri y lechuga, pero no hubo una mejora en el crecimiento de las plantas.

En este trabajo (Capítulo I) la EUP disminuyó en ambas especies; el IAP de raíz aumentó en maíz, mientras que en berenjena no sufrió cambios (Capítulo I, Cuadro 14 y 24); esto evidencia una atenuación de la respuesta de las plantas ante la presencia de fosetyl-Al (fosfito) y el aumento del IAP de tallo en ambas especies, así como en el IAP de hoja en maíz causado por las aspersiones de fosetyl-Al y la ausencia de respuesta en berenjena, confirman que los contenidos de P dentro de las plantas no fueron adecuados (P en forma de fosfito) para incrementar el crecimiento y la corrección de la deficiencia de fósforo en ambas especies; esto quizás debido a que el P en fosfito se encuentra más reducido que en fosfato; así mismo, la observada disminución de la EAP así como de la

longitud radical total en ambas especies podría ser interpretado como una respuesta contraria a la esperada, por lo que las aspersiones foliares de fosetyl-Al sobre plantas de ambas especies no logró mejorar la condición de deficiencia de fósforo, sino que por el contrario en algunos casos acentuó los efectos de ésta.

En el experimento en suelo (Capítulo II), la biomasa seca por órganos y total (planta entera) de maíz a los 31 días y berenjena a los 57 días se redujo significativamente cuando las plantas crecieron en suelo sin fertilizar (Capítulo II, Cuadro 26 y 32); después de las aplicaciones fosforadas al follaje, maíz en suelo con suplencia limitada de fósforo redujo igualmente su biomasa seca total y por órganos, mientras que berenjena en el mismo suelo, las aspersiones foliares con los tratamientos no impidieron las reducciones de biomasa seca de raíces.

La biomasa seca de tallos se vio disminuida en suelo sin fertilizar y las aspersiones con agua y fosetyl-Al produjeron también una importante disminución de la biomasa de tallos, mientras que fosfato la aumentó; sin embargo, la reducción más severa ocurrió en plantas creciendo en suelo sin fertilizar con aplicaciones al follaje de fosetyl-Al; así mismo, la biomasa seca de hoja disminuyó en plantas creciendo en suelo sin fertilizar, lo que consecuentemente condujo a una disminución importante de la biomasa seca total en plantas de berenjena creciendo en suelo sin fertilizar; siendo las más afectadas las plantas en suelo sin fertilizar asperjadas con fosetyl-Al; este resultado confirma la observada disminución del crecimiento de ambas especies en el experimento en soluciones nutritivas en condiciones de suficiencia y deficiencia de fósforo con fosfato y fosfito (Capítulo I) y además confirma lo planteado por varios autores quienes indicaron que fosfito produce efectos perjudiciales sobre las plantas sólo cuando están deficientes de fósforo (Carswell *et al.* (1996 y 1997), Förster *et al.*, 1998; Ticconi *et al.*, 2001, Varadarajan *et al.*, 2002 y Schroetter *et al.*, 2006).

Las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) en maíz a los 31 y 45 días no se afectaron, mientras que en berenjena a los 57 días en suelo fertilizado, tanto la SR/SA como la SR/ST aumentaron y las aspersiones con los tratamientos a los 14 y 12 días (maíz y berenjena) no afectaron dichas relaciones en ambas especies (Capítulo II, Cuadro 33); este resultado podría explicarse por las diferencias entre las especies estudiadas. El área foliar de maíz a los 31 días y berenjena a los 57 días, se redujo de

manera significativa en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y las aplicaciones con los tratamientos a los 14 y 12 días respectivamente sobre ambas especies, no produjeron aumento alguno del área foliar total de las plantas; sin embargo, el área foliar de berenjena creciendo en suelo fertilizado y asperjadas con fosetyl-Al resultó afectada en comparación al testigo (Capítulo II, Cuadro 28 y 34); dicho resultado contrasta con las afirmaciones de algunos investigadores quienes enfatizaron los efectos perjudiciales de fosfito sobre plantas deficientes de P, pero no en plantas fertilizadas con fosfato (Carswell *et al.*, (1996 y 1997), Ticconi *et al.*, 2001, Varadarajan *et al.*, 2002 y Schroetter *et al.*, 2006).

La concentración de clorofila en hojas de maíz a los 31 días y berenjena a los 57 días se vió afectada por las deficiencias de fósforo (suelo sin fertilizar) y las aspersiones con agua (T1) y fosetyl-Al (T3) sobre ambas especies creciendo en suelo fertilizado, causaron una reducción de la concentración de clorofila, mientras que fosfato la aumentó; así mismo, las reducciones de la concentración de clorofila en suelo sin fertilizar fueron mayores, siendo las asperjadas con fosetyl-Al las más afectadas (Capítulo II, Cuadro 29 y 35); este resultado confirma los resultados encontrados para esta variable en plantas de ambas especies creciendo en soluciones nutritivas con suficiencia y deficiencia de fósforo con fosfato y fosfito (Capítulo I) coincidiendo además con lo reportado por Bachiega *et al.* (2011) quienes encontraron que la clorofila en hoja de cítricas (medida con Spad) de plantas control y las tratadas con fosfito fueron similarmente bajas en comparación con las plantas tratadas con fosfato. El contenido de fósforo total en raíces, tallos y planta entera (total) de maíz a los 31 días en suelo sin fertilizar disminuyó significativamente; y en berenjena a los 57 días también en suelo sin fertilizar, el P total en raíces, tallos, hojas y total también disminuyó (Capítulo II, Cuadro 30 y 36).

Después de las aspersiones con los tratamientos, en maíz a los 45 días, el contenido de P total de raíces, tallos y hojas disminuyó en plantas creciendo en suelo sin fertilizar, y fosetyl-Al produjo una disminución del P total en la planta entera creciendo en suelo fertilizado y fosfato lo aumentó (Capítulo II, Cuadro 30). En berenjena a los 69 días, las aplicaciones fosforadas al follaje de plantas creciendo en suelo con suplencia limitada de fósforo no aumentaron el contenido de P total radical; sin embargo, fosetyl-

Al; produjo el menor contenido de fósforo total en raíces; mientras que el contenido de P total en tallos y hojas se redujo con las deficiencias de fósforo (suelo sin fertilizar) y también con las aspersiones foliares con fosetyl-Al; consecuentemente, el contenido de fósforo total en la planta entera de berenjena se vió afectado por las deficiencias de fósforo y por las aspersiones foliares con fosetyl-Al (Capítulo II, Cuadro 36); aun cuando en esta parte del trabajo no se midió el contenido de fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces, se sabe que el Pi soluble representa solo una pequeña fracción del fósforo total usado para las reacciones bioquímicas y metabólicas de las plantas y en consecuencia, se podría asumir que, al igual que en el experimento en soluciones nutritivas con +P y -P fosfato y +P y -P fosfito; las reducciones en los contenidos de P internos causadas por fosfito (fosetyl-Al) en ambas especies fueron determinantes en la reducciones del crecimiento, área foliar y contenidos de clorofila en hojas de ambas especies en las condiciones de crecimiento de esta parte del trabajo (Capítulo II). Los índices de eficiencia de fósforo no fueron afectados en ninguna de las condiciones de crecimiento de maíz a los 31 días; sin embargo, las hojas fue el órgano con mayor acumulación de P (Capítulo II, Cuadro 31).

En berenjena a los 57 días, la EUP aumentó en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y el IAP de tallos y hojas aumentó en plantas creciendo en suelo fertilizado (Capítulo II, Cuadro 37). Después de las aplicaciones fosforadas (fosfato y fosetyl-Al) al follaje de maíz a los 14 días (45 días de edad) la EUP de plantas en suelo con suplencia limitada de fósforo se redujo por efecto de los tratamientos y en suelo fertilizado, fosetyl-Al y fosfato causaron una disminución de la EUP en plantas; así mismo, en ambos suelos la EUP de maíz asperjadas con fosetyl-Al no varió y el IAP de tallos aumentó en plantas en suelo fertilizado; mientras que la EAP de plantas en suelo fertilizado se redujo con las aspersiones de agua y fosetyl-Al, y además, fosetyl-Al redujeron la EAP de plantas en suelo con suplencia limitada de fósforo) (Capítulo II, Cuadro 31).

En berenjena, después de las aspersiones los 12 días (69 días de edad) la EUP de plantas creciendo en suelo sin fertilizar y asperjadas con agua aumentó, mientras que con fosfato y fosetyl-Al disminuyó; lo cual podría indicar una mayor capacidad de sobrevivencia de esta especie a condiciones de escaso fósforo en el suelo; por otra parte,

el IAP en raíces y tallos en suelo sin fertilizar disminuyó en el testigo (agua) y con fosetyl-Al pero con fosfato aumentó; finalmente, las aspersiones con los tratamientos causaron una disminución de la EAP en suelo fertilizado; mientras que en suelo sin fertilizar fosetyl-Al redujo la EAP de las plantas (Capítulo II, Cuadro 37). Los resultados de los índices de eficiencia de fósforo en ambas especies podrían indicar que fosetyl-Al interfirió con las respuesta de las plantas causando una respuesta desfavorable en la eficiencia de uso interno de P, en los índices de acumulación de fósforo y en la eficiencia de absorción de fósforo; sin embargo, aunque la cantidad de fósforo en el suelo podría haber sido alta, no siempre el fósforo presente está totalmente disponible para las plantas considerando que se trató de un suelo con características poco común y más aún la recuperación del P aplicado como fertilizante en etapas tempranas del crecimiento podría ser muy baja, tal como lo indicó Casanova (2005) porque en el suelo, más del 80% del P llega a ser inmóvil y no disponible para la absorción de las plantas debido a la adsorción, precipitación o conversión a formas orgánicas, lo cual afecta la eficacia de su uso (Bates y Lynch, 2000). La respuesta para maíz podría estar vinculada a lo expresado por Zoyza *et al.* (1997) y Hanafi y Leslee (1996) quienes indicaron que algunos cultivares de maíz pueden ser más eficientes en la absorción y utilización del fósforo, lo que en algunos casos estaría vinculado a cambios en la rizósfera en condiciones de bajo contenido de fósforo en el medio de crecimiento.

En conclusión, en el experimento en soluciones nutritivas (Capítulo I) todas las variables analizadas fueron afectadas por la presencia de fosfito, la deficiencia de fósforo y por las aplicaciones de fosetyl-Al sobre plantas de ambas especies, lo que condujo a una reducción del crecimiento en términos de biomasa seca total y área foliar total así como de la concentración de clorofila en hojas. Las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) aumentaron en -P; el P total y soluble (Pi) de hojas y raíces se redujo y Pi foliar en maíz fue menor en condiciones de +P con fosfito; la eficiencia de uso interno del fósforo (EUP) aumentó en -P; en maíz el IAP de raíces, tallos y hojas disminuyó en -P; la EAP para ambos cultivos disminuyó en -P. En ambas especies, fosfito causó la reducción de la longitud de raíces; la fosfatasa ácida aumentó en -P y la enzima fitasa no mostró ninguna actividad. Después de 14 y 10 días (Maíz y Berenjena) de la recuperación a la deficiencia de fósforo mediante aspersiones de fosetyl-Al, el

crecimiento de maíz se redujo por las aspersiones de fosetyl-Al; la concentración de clorofila en hojas de berenjena se redujo.

En maíz, el contenido de P total en raíces aumentó, mientras que hojas el aumento fue en ambas especies y en maíz el P total en la planta entera (total) también aumentó; el fósforo soluble en hojas y raíces aumentó en ambas especies. La EUP disminuyó en ambas especies; el IAP de raíz aumentó en maíz; las aspersiones de fosetyl-Al aumentaron el IAP de tallo en ambas especies y en hojas de maíz, y además, disminuyeron la EAP y la longitud radical total en ambas especies.

En el experimento con suelo (Capítulo II), todas las variables analizadas para ambas especies a los 31 y 57 días se redujeron en suelo sin fertilizar; después de las aspersiones con los tratamientos, ambas especies en suelo sin fertilizar redujeron el crecimiento y la reducción más severa ocurrió en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y asperjadas con fosetyl-Al; las relaciones del crecimiento (SR/SA y SR/ST) en maíz a los 31 y 45 días no se afectaron, mientras que en berenjena a los 57 días en suelo fertilizado, tanto la SR/SA como la SR/ST aumentaron y las aspersiones con los tratamientos a los 14 y 12 días (maíz y berenjena) no afectaron dichas relaciones. El área foliar de maíz y berenjena los 31 y 57 días, se redujo de en plantas creciendo en suelo sin fertilizar y las aspersiones con los tratamientos a los 14 y 12 sobre ambas especies, no la aumentaron, sin embargo, el área foliar de berenjena creciendo en suelo fertilizado y asperjadas con fosetyl-Al resultó afectada en comparación al testigo. La concentración de clorofila en hojas de maíz y berenjena a los 31 y 57 días se vió afectada por las deficiencias de fósforo (suelo sin fertilizar) y por las aspersiones con fosetyl-Al; las reducciones de la concentración de clorofila en suelo sin fertilizar fueron mayores, siendo las asperjadas con fosetyl-Al, las más afectadas. El contenido de fósforo total por órganos y en planta entera de maíz y berenjena a los 31 y 57 días en -P (suelo sin fertilizar) disminuyó.

Después de las aspersiones con los tratamientos, el contenido de P total en maíz y berenjena disminuyó por la deficiencia de fósforo (suelo sin fertilizar) y por las aspersiones con fosetyl-Al. La EUP aumentó en plantas de berenjena creciendo en suelo sin fertilizar y el IAP de hojas en maíz y de tallos y hojas en berenjena aumentó en suelo

fertilizado. La aplicación de los tratamiento sobre maíz a los 14 días redujo la EUP de plantas en suelo sin fertilizar; el IAP de tallos aumentó en plantas en suelo fertilizado y la EAP de plantas en suelo fertilizado se redujo con las aspersiones de agua y fosetyl-Al. En berenjena, después de las aspersiones los 12 días, la EUP de plantas en suelo sin fertilizar y asperjadas con agua aumentó, mientras que con fosfato y fosetyl-Al disminuyó; el IAP en raíces y tallos en suelo sin fertilizar disminuyó en el testigo (agua) y con fosetyl-Al; las aspersiones con los tratamientos causaron una disminución de la EAP en suelo fertilizado; mientras que en suelo sin fertilizar, la EAP de las plantas se redujo con aplicaciones de fosetyl-Al. Los resultados encontrados demuestran que el fosfito no fue una fuente adecuada de fósforo para las dos especies estudiadas y que su efecto sobre plantas en condiciones de deficiencia de fósforo tal y como se comprobó en el experimento en soluciones nutritivas y suelo lejos de mejorar el crecimiento y desarrollo de las plantas lo deteriora; es decir, si fosfito fuera una fuente adecuada de fósforo hubiera podido recuperar las plantas sobre las cuales fue asperjado (fosetyl-Al) luego del período de deficiencia de fósforo; sin embargo este no fue el caso en el experimento en soluciones nutritivas; esto podría estar asociado a la naturaleza de la molécula de fosfito donde el fósforo está más reducido en comparación al P en la molécula de fosfato, lo que en consecuencia produce el efecto de un gradual deterioro si se compara con el efecto de la deficiencia limitada de P como fosfato, donde el deterioro es muy rápido y generalmente viene acompañado del colapso total de las plantas.

CONCLUSIONES

- Fosfito y la baja suplencia de fosfato en soluciones nutritivas redujeron la biomasa seca, el área foliar total y la concentración de clorofila total foliar de maíz y berenjena; mientras que las relaciones del crecimiento SR/SA y SR/ST así como la longitud radical total aumentaron en condiciones de deficiencia de fósforo.
- Las aspersiones foliares de fosetyl-Al sobre plantas deficientes de fósforo de ambas especies no hicieron posible la recuperación a la deficiencia de fósforo en términos de crecimiento estimado como biomasa seca total y área foliar total; sino que por el contrario, el crecimiento de maíz se redujo por las aspersiones con el producto; mientras que la concentración de clorofila total en hojas se mantuvo invariable y en el caso de berenjena disminuyó.
- Fosfito no afectó el contenido de fósforo total en raíces de maíz, pero lo redujo en tallos, hojas y planta entera de maíz y en hojas de berenjena; así mismo, la deficiencia de fósforo redujo el contenido de P total en todos los órganos y en planta entera de ambas especies. Las aspersiones con fosetyl-Al aumentaron el contenido de P total en raíces y planta entera de maíz; así como en hojas de ambas especies.
- El fósforo soluble inorgánico (Pi) en hojas y raíces de maíz se redujo con fosfito y con la deficiencia de fósforo, mientras que en berenjena solo la deficiencia de fósforo redujo el Pi foliar y radical y las aspersiones con fosetyl-Al aumentaron el Pi foliar y radical en ambas especies.
- Los valores de eficiencia de uso de fósforo (EUP) fueron mayores en plantas en -P que el +P en ambas especies y las aspersiones con fosetyl-Al la disminuyeron, mientras que la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) disminuyó en -P y las aspersiones con fosetyl-Al la aumentaron; sin embargo, los índices de acumulación de fósforo (IAP) de tallos y hojas aumentaron en +P en ambas

especies y el IAP de raíces solo aumentó en maíz con +P; las aspersiones foliares con fosetyl-Al produjeron un aumento de los IAP de raíces y hojas en maíz y berenjena no mostró respuesta.

- La actividad de la enzima fosfatasa ácida en la secreción radical de maíz y berenjena fue mayor bajo condiciones de deficiencia de fósforo, siendo mayor cuando la fuente de fósforo en la solución nutritiva fue fosfato y fosfito alteró dicha inducción. En ambas especies no se observó la inducción de actividad fitasa.
- En el experimento con suelos, la suplencia limitada de fósforo (suelo sin fertilizar) redujo el crecimiento en términos de biomasa seca total y área foliar de plantas de maíz y berenjena, así como la concentración de clorofila en hojas, el contenido de P total por órganos y en planta entera. Las relaciones del crecimiento SR/SA y SR/ST en berenjena disminuyeron bajo estas condiciones; mientras que para maíz no hubo respuesta en esta variable.
- Bajo suplencia limitada de fósforo (sin fertilizar) la eficiencia de uso de fósforo (EUP) en berenjena fue mayor que en suelo fertilizado; los índices de acumulación de fósforo (IAP) disminuyeron y para la eficiencia de absorción de fósforo no hubo respuesta; mientras que para maíz, ninguno de los índices de eficiencia de fósforo fueron afectados en ambos suelos.
- Después de las aplicaciones foliares de agua, fosfato y fosetyl-Al sobre plantas de ambas especies, el crecimiento en términos de acumulación de biomasa seca total y área foliar se redujo en las plantas en suelo con suplencia limitada de fósforo (sin fertilizar) y fueron asperjadas con fosetyl-Al.
- La concentración de clorofila total en ambas especies se redujo en plantas creciendo en suelo con suplencia limitada de fósforo y por las aspersiones de fosetyl-Al.

- Las aspersiones con fosetyl-Al causaron una disminución del fósforo total por órganos y en planta entera en ambas especies creciendo en suelo con suplencia limitada de fósforo (sin fertilizar)
- La eficiencia de uso de fósforo (EUP) se redujo en maíz por las aplicaciones de los tratamientos; así mismo, los índices de acumulación de fósforo (IAP) no observaron respuesta y la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) se redujo por las aspersiones de fosetyl-Al al igual que el testigo. En berenjena las aplicaciones de fosetyl-Al disminuyeron la eficiencia de uso de fósforo (EUP) de plantas en suelo con suplencia limitada de fósforo (sin fertilizar); los índices de acumulación de fósforo (IAP) de raíces y tallos como la eficiencia de absorción de fósforo (EAP) disminuyeron con aplicaciones de fosetyl-Al sobre plantas en suelo sin fertilizar.

CONCLUSION GENERAL

Las plantas de maíz y berenjena, bajo las condiciones establecidas en este estudio mostraron un retardo en el crecimiento cuando la fuente de fósforo fue el fosfito y por las aplicaciones foliares con fosetyl-Al, incluso en algunos casos el fosetyl-Al afectó algunas variables específicas del crecimiento y desarrollo de las plantas en ambas especies creciendo en suelo fertilizado con fosfato. Si fosfito fuera una fuente adecuada de fósforo para las plantas bajo estudio, éste debió mejorar el crecimiento y desarrollo de las plantas deficientes de fósforo; sin embargo, los resultados encontrados en este estudio demostraron que este no fue el caso. Por otra parte, se evidenció una alteración de la respuesta fisiológica por fosfito, debido a que el crecimiento en presencia de fosfito no se detuvo por completo y los síntomas visuales por deficiencia de fósforo fueron distintos cuando la fuente de fósforo fue fosfato o fosfito. Por lo que los derivados del ácido fosforoso (fosfitos) no deberían ser usados en estas dos especies como fertilizantes fosforados alternativos, mucho menos cuando las plantas están en condiciones de deficiencia de fósforo, debido a que las aspersiones con fosetyl-Al sobre plantas de ambas especies creciendo en condiciones de suplencia limitada de fósforo acentuaron dicha deficiencia; Por lo que se comprueba la hipótesis planteada en esta investigación de que los derivados del ácido fosforoso pueden enmascarar la deficiencia de fósforo en algunas plantas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abadia, J.; M. Rao and N. Terry. 1987. Changes in leaf phosphate status have only small effects on the photochemical apparatus of sugar beet leaves. *Plant Sci.* 50: 49-55.
- Abendroth, L. and R. Elmore. 2006. Corn root development. Iowa State University of Science and Technology. Originally appeared in the Integrated Crop Management Extension
URL:<http://www.agronext.iastate.edu/corn/production/management/early/root.html> [Consulta: 24-06-2007].
- Abel, S., C.A. Ticoni; C.A. Delatorre. 2002. Phosphate sensing in higher plants. *Physiol. Plant.*, 115: 1-8.
- Abrahamson, W. and H. Carswell. 1982. On de comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology* 63: 983 - 991.
- Adams, F. 1953. Transition of phosphite to phosphate in soils. *Soil Sci.*75: 361-371.
- Adu-Gyanfi, J.; K. Fujita and S. Ogata. 1989. Phosphorus absorption and utilization efficiency of pigeon pea (*Cajanus cajan* L. Millsp) in relation to dry matter production, and dinitrogen fixation. *Plant Soil* 119: 315-324.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands *Oecología* 84: 391- 397.
- Albrigo, L.G. 1999. Effects of foliar applications of urea or Nutriphite on flowering and yields of Valencia orange trees. *Proc. Flor. State Hort. Soc.* 112, 1-4.
- Arnon, D. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiol.* 24: 1-15.
- Arnuaude, O. 1994. Influencia del estrés por fósforo sobre el desarrollo y la respiración radical en caraota (*Phaseolus vulgaris* cv. Manaure), frijol (*Vigna unguiculata* cv. Tuy), tomate (*Solanum lycopersicon* Mill.), *Euphorbia heterophylla* L. y *Amaranthus dubios* Mart. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. 179 p.
- Ascencio, J. 1997. Root secreted acid phosphatase kinetics as a physiological marker for phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr.* 20 : 9-26.
- Ascencio, J. y J. Lazo. 2001. Crecimiento y eficiencia de fósforo de algunas leguminosas cultivadas en arena regada con soluciones nutritivas con fosfatos inorgánicos de hierro y calcio. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 18: 13-32

- Ascencio, J y J. Lazo, 1997. Growth evaluation during the vegetative phase of dicotyledonous weeds and under phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr.* 20 : 27-45.
- Ascencio, J. 2000. Fisiología de la planta de maíz. En: Fontana, H. y González, C. (Compiladores) El maíz en Venezuela. Fundación Polar. pp. 33-49.
- Ascencio J. 1996. Identificación de algunos marcadores fisiológicos de las plantas en condiciones de deficiencia de fósforo. Trabajo de Ascenso a Titular, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay. 145 p.
- Ascencio, J. 1994. Acid phosphatase as a diagnostic tool. *Commun. Soil Sci. Plant anal.* 25: 1553-1564.
- Ascencio, J. 1986. Determinación de los niveles de referencia de N, P, K, Ca y Mg en hojas de plantas de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivadas en soluciones nutritivas. *Rev. Fac. Agron. (Maracay)* 14: 99-131.
- Assuero, S. A. Mollier; S. Pellerin. 2004. The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. *Plant Soil* 132: 85-90.
- Ayala-Silva, T y Beil, C. 2005. Changes in spectral reflectance of wheat leaves in response to specific macronutrient deficiency. *AdvSpaces Res.* 35: 305-317.
- Azcon-Bieto, J y M. Talon. 2000. Fundamentos de fisiología vegetal. Ed. McGraw-Hill. 522 p.
- Aziz, T.; T. Rahmatullah; A. Maqsood and T. Mansoor. 2005. Differences in phosphorus absorption, transport and utilization by twenty rice (*Oryza sativa* L.) cultivar. *Pak. J. Agri. Sci.*, 42: 8-15.
- Bachiega, F.C.; D. Mattos Jr.; J.P. Sylvertsen. 2011. Plant growth, leaf photosynthesis and nutrient-use efficiency of citrus rootstocks decrease with phosphite supply. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 174: 487-495.
- Bailian, L.; S. Mckeand and H. Allen. 1991. Genetic variation in nitrogen use efficiency of lobeolly pine seedlings. *Forest Science.* 37: 613-626.
- Belami ,T. 2009. Effect of phosphorus nutrition on growth of potato genotypes with contrasting phosphorus efficiency. *African Crop Science Journal.* 17: 199-212.
- Bates, T. and J. Lynch. 2000. The efficiency of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) root hairs in phosphorus acquisition. *Am. J. Bot.* 87: 964-970.

- Bates, T.; J.P. Lynch. 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant Soil*. 236:243–250
- Barrett, S.; B.L. Shearer and G. Hardy. 2002. Root and shoot development in *Corybia calophylla* and *Banksia brownii* after application the application of the fungicide phosphite. *Aust. J. of Bot.* En línea. URL: <http://www.agriculture/extension-grainCrops>. [consulta, 24-05-2008].
- Barrientos, L.; J. Scott and P. Murthy. 1994. Specificity of hydrolysis of phytic acid by alkaline phytase from lily pollen. *Plant physiol.* 106: 1489-1495.
- Belnap, J.; C. Hawkes and M. Firestone. 2003. Boundaries in miniature: two examples from soil. *Bioscience* 53: 739-749.
- Bernal, L; P. Coello; J. Acosta; E. Martínez. 2007. Efecto de la deficiencia de fósforo en el metabolismo de carbono de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris*). *Agrociencia*. 41: 417-423.
- Blanco, G y J. Ascencio. 2001. Efecto de la deficiencia de fósforo sobre algunos índices de eficiencia asociados al crecimiento, partición de asimilados y utilización del fósforo y después de un período de recuperación en *Amaranthus dubios* Mart. Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, UCV (Maracay) *Anales de Botánica Agrícola*. 8 (7): 25 – 36.
- Blanco, G. 1999. Eficiencia de uso de fósforo, acumulación de azúcares y fotosíntesis después de un período de recuperación por deficiencia de fósforo. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. 179 p.
- Briceño, Z. 2001. Estudio de algunas respuestas fisiológicas y bioquímicas de *Solanum lycopersicon* Mill var. Río Grande bajo condiciones de deficiencia y suficiencia de fósforo. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay. 117 p.
- Bojovic, B y Stojanovic J. 2005. Chlorophyll and carotenoid content in wheat cultivas as function of mineral nutrition. *Arch. Biol. Sci., Belgrade*. 54: 283-290.
- Bolan, N. S., A. D. Robson and N. J. Barrow. 1987. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the availability of iron phosphate to plants. *Plant and Soil*. 134:189-207.
- Bolan, N. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil*. 143: 189-207.

- Bosse, D. & M. Köck. 1998. Influence of phosphate starvation on phosphohydrolases during development of tomato seedlings. *Plant, Cell and Environment* 21: 325-332.
- Casanova, E. 2005. Introducción a la ciencia del suelo. 2da Ed. Editorial Torino. UCV. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas. 282 p.
- Carvalho, V.; S. Parentoni; C. Vasconcellos; G. Exel y C. Moura. 2002. Cinética de absorcao de fósforo e crecimiento do sistema radicular de genotipos de milho contrastantes para eficiencia de fósforo. *Revista Brasileira de Milho e sorgo* 1: 85-92.
- Carswell, M.; B. Grant, M. Theodorou; J. Harris; J. Niere and W. Plaxton. 1996. The fungicide phosphonate disrupts the phosphate-starvation response in *Brassica nigra* seedlings. *Plant physiol.* 110: 105-110.
- Carswell, M. C.; B. R. Grant and W. C. Plaxton. 1997. Disruption of the phosphate-starvation response of oilseed rape suspension cells by the fungicide phosphonate. *Planta.* 203:67-74.
- Charles-Dominique, T.; T. Mangenet; H. Rey; C. Jourdan, and C. Edelin. 2008. Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Disco/halsderearotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant and Soil.* 317 (1-2): 61-67 URL: <http://hal.cirad.fr/cirad/halsde-00372708/fn/> [Consulta: 26-06-08]
- Chaudhary, M. and K. Fujita. 1998. Comparison of phosphorus deficiency effects on the growth parameters of manhbean, mungbean and soybean. *Soil Sci. Plant Nutr.* 44: 19-30.
- Chiera, J.; J. Thomas; T. Rufty. 2002. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. *J. Exp. Bot.* 53:473-481.
- Celetti, M. 2006. Phosphorus acid fungicides and phosphorus nutrient. Plant Phatalogist, Horticultural Crops Program lead and Peter Zwart, Nutrition. Bribing the Resources of the World to rural Ontario. 6: 1-2.
- Colomb, B.; J.R. Kiniry; P. Debaeke. 2000. Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics if field-grown maize. *Agronomy Journal* 92:428-435.
- Comerma, J. y R. Paredes. 1978. Principales limitaciones y potencial agrícola de las tierras de Venezuela. *Agronomía Tropical* 28(2): 71-85.
- Cooper, G. 1979. The tools of Biochemistry. Chapter 2: Spectrophotometry. Determination of inorganic phosphate. Wiley-Interscience Publication. New York. pp 423.

- Cordero, Y.; Z. Briceño y J. Ascencio. 2005. Respuestas fisiológicas de *Crotalaria spectabilis* Roth. cultivada en solución nutritiva deficiente y suficiente en fósforo. Instituto de Botánica Agrícola, Fac. de Agronomía, UCV (Maracay) *Anales de Botánica Agrícola*. 12: 19-30.
- Clark, R. B. 1983. Plant genotype differences in the uptake, translocation, accumulation and use of mineral elements required for plant growth. *Plant and Soil*. 72: 175-196.
- Cui, K.; S. Peng; Y. Xing; S. Yu; C. Xu and Q. Zhang. 2003. Molecular dissection of the genetic relationships of source, sink and transport tissue with yield traits in rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 106: 649-658.
- Daram, P.; S. Brunner; B. Persson; N. Amrhein and M. Bucher. 1998. Functional analysis and cell-specific expression of a phosphate transporter from tomato. *Planta* 206(2): 225-233.
- Dietz, K. 1989. Leaf and chloroplast development in relation to nutrient availability. *J. Exp. Bot.* 134: 544-550.
- Dietz, K. and L. Heilos. 1990. Carbon metabolism in spinach leaves as affected by leaf age and phosphorus and sulfur nutrition. *Plant Physiol.* 93: 1229-1225.
- Despatie, S.; V. Furlan y J. Fortin. 1989. Effects of successive applications of Fosetyl-Al on growth of *Allium cepa* L. associated with endomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 113: 175-180.
- Donova-Alt, R.; C. Dijkema; P. De Waard; M. Köck. 2008. Transport and compartmentation of phosphite in higher plant cells-kinetic and ³¹P nuclear magnetic resonance studies. *Plant Cell Environ.* 31: 1510-1521.
- Duff, S.; G. Sarath and W. Plaxton. 1994. The role of acid phosphatase in plant phosphorus metabolism. *Physiol. Plant.* 90: 791-800.
- Dullam, T. 2005. Plant food systems. Inc. Zellwood, Florida URL: <http://www.Plantfoodsystems/>. [Consulta: 20-06-2008].
- Fageria, N and V. Baligar. 1997. Phosphorous-use by corn genotypes. *J. Plant Nutr.* 20: 1267-1277.
- Feng, M.; M. Guahua; F. Zhang and L. Zhu. 2002. Differential response of rice plants to low-phosphorus stress and its physiological adaptative mechanism. *J. Plant Nutr.* 25: 1213-1224.
- Fenn, M. and M. Coffey. 1984. Studies on the in vitro and in vivo antifungal activity of Phosetyl-Al and phosphorous acid. *Phytopathology* 74: 606-611.

- Fernández, D. y J. Ascencio. 1994. Acid phosphatase activity in bean and cowpea plants under phosphorus stress. *J Plant Nutr.* 17: 229-241.
- Fernández, D. 1990. Respuestas fisiológicas a la baja disponibilidad de fósforo en las plantas de caraota (*Phaseolus vulgaris* cv. Tacarigua y cv. Manaure) y frijol (*Vigna unguiculata* cv, Tuy). Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, 188 p.
- Ferrarotto, M. 2009. Morfología del sistema radical de *Crotalaria juncea* L. (Fabaceae) y su capacidad de solubilización de fósforo en condiciones de suplencia limitada en soluciones nutritivas. Tesis doctoral. Doctorado en ciencias agrícolas. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Maracay. 225 pp.
- Fiske, C. and Y. Subarrow. 1925. The colorimetric determination of phosphorus. *J. Biol. Chem.* 66: 375-400.
- Franco-Zorrilla J.; E. González ; R. Bustos; F. Linhares; A. Leyva y J. Paz-Ares. 2004. The transcriptional control of plant responses to phosphate limitation. *J. Exp. Bot.* 55: 285-293.
- Föhse, D.; N. Claassen and A. Jungk. 1988. Phosphorous efficiency of plant. I External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil* 110: 101-109.
- Föhse, D.; N. Claassen and A. Jungk. 1991. Phosphorus efficiency of plants. *Plant and Soil* 132: 261-272.
- Forde, B.; J. Harper and L. Kochian. 2004. Focus on plant nutrition. *Plant Physiology* 136: 2437.
- Förster, H.; J. Adaskaveg; D. Kim and M. Staghellini. 1998. Effect of phosphate on tomato and pepper plants and on susceptibility of pepper to *Phytophthora* root and crown rot in hydroponic culture. *Plant Dis.* 82: 1165-1170.
- Fredeen, A.; I. Madhusudana and N. Terry. 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max* *Plant Physiol.* 89: 225-230.
- Fuentes, A.; J. Vélis y J. Buiza. 2006. Efecto de la Deficiencia de macronutrientes en el desarrollo vegetativo de *Aloe vera*. *Interciencia* 31: 116-122.
- Fujita, K.; Y. Kai; M. Takayanagi; H. El-shemy; J.J. Adu-gyamfi; P.K. Mohapatra. 2004. Genotypic variability of pigeonpea in distribution of photosynthetic carbon at low phosphorus levels. *Plant Science* 166:641-649.

- Furlani, A.; P. Furlani; R. Tanaka; H. Mascarenhas and M. Delgado. 2002. Variability of soybean germoplasm in relation to phosphorus uptake and use efficiency. *Science Agrícola*. 59 :529-536.
- FUSAGRI, 1983. Tomate, Pimentón, ají y Berenjena. Fundación para el Servicio del Agricultor. Serie Petróleo y Agricultura N° 3. p 37.
- García, M. y J. Ascencio. 1992. Root morphology and acid phosphatase activity in tomato plants during development of and recovery from phosphorus stress. *J. Plant Nutr.* 15:2491-2503.
- García-Sánchez, M.; J. Fernández and F. Niell. 1996. Photosynthetic response of P-deficient *Gracilaria tenuistipitata* under two different phosphate treatments. *Physiologia Plantarum* 96: 601-606.
- Gaume, A.; F. Mächler; C. De León; L. Narro y E. Frossard. 2001. Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *Plant Soil* 228: 253-264.
- Gifford, R.; J. Thorne; W. Ritz, and R. Giaquinta. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225:801-808.
- Gilbert, G.; J. Knight; C. Vance and D. Alan. 1999. Acid phosphatase activity in phosphorus-deficient white lupin roots. *Plant, Cell and Environment* 22: 801-810.
- Gilroy, S. and D. Jones. 2000. Thought form to function root hair development and nutrient uptake. *Trends Plant Science* 3: 56-60.
- Grant, C.; S. Bittman; M. Montreal; C. Plenchette and C. Morel. 2005. Soil and fertilizer phosphorus: Effects on plant P supply and mycorrhizal development. *Canadian J. Plant Sci.* 85: 3-14.
- Gregory, P. 2006. Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science. *European Journal of Soil Science* 57: 2-12.
- Grennan, A. K. 2008. Phosphate accumulation in plants: signaling. *Plant Physiology* 148:3-5
- González-Meler, M.; L. Giles; R. Thomas and J. Siedow. 2001. Metabolic regulation of leaf respiration and alternative pathway activity in response to phosphate supply. *Plant, Cell and Environment* 24: 205-215.
- Gourley, C.; D. Allan and M. Russelle. 1993. Defining phosphorus efficiency in plant. *Plants Soil* 155/156: 289-292.

- Guest, D.; B.R. Grant. 1991. The complex action of phosphonates an antifungal agent. *Biol. Rev.*, 66: 159-187.
- Guest, D and G. Bompeix. 1984. Phosetyl-Al as a tool in understanding the resistance responses in plant. *Phytophthora Newsletter* 12: 62-69.
- Guzmán, J. 1991. Cultivo de la Caraota y el Maíz. Prácticas Agronómicas. 3era Ed. Espasande. Caracas, Venezuela. pp 147-213.
- Halsted, M. and J. Lynch. 1996. Phosphorus responses of C3 and C4 species. *J. Exp. Bot.* 47: 497 -505.
- Hanafi, M. and C. Leslee. 1996. Dissolution of phosphate rock in the rizhosphere of upland rice soil. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* 27: 1459 - 1477.
- Hansen C. y J Lynch. 1998. Response to phosphorus availability during vegetative and reproductive growth of chrysanthemum: II. Biomass and phosphorus dynamics. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123: 223-229.
- Hanway, J. and R. Olson. 1981. Phosphate nutrition of corn sorghum, soybeans and small grains. **In:** F. E. Khasaawneh *et al.* (Ed) the role of phosphorus in agriculture. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI. pp. 681-692.
- Haran, S.; S. Logendra; M. Seskar; M. Bratanova and I. Raskin. 2000. Characterization of Arabidopsis acid phosphatase promoter and regulation acid phosphatase expression. *Plant Physiol.* 144: 615-626.
- Harrison, A. 1987. Soil organic phosphorus. A review of world literature. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Hedley, M. J.; G. J. Kirk and M. B. Santos. 1994. Phosphorus utilized by upland rice cultivar. *Plant and Soil* 158: 53-62.
- Hermans, C.; J. P. Hammond; P. J. White; N. Verbruggen. 2006. How to plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci.* 11: 610-617.
- Hinsinger, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant Soil* 237:173-195.
- Hiscox, J. D. and G. F. Israelstam. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57:1332-1334.
- Holford, I. C. R. 1997. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Aust. J. Soil Res.* 35: 227-239.

- Hübel, F. and E. Beck. 1996. Purification, characterization, and localization of enzyme activity and its putative substrate. In: Maize Root Phytase. *Plant Physiol.* 112: 1429-1436.
- Hutchings, M. J and E. A. John. 2004. The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Ann. Bot.* 94:1-8.
- Israel, D. 1987. Investigation of the role of phosphorus in symbiotic dinitrogen fixation. *Plant Physiol.* 84: 835-840.
- Jacob, J. and D. Lawlor. 1991. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. *J. Exp. Bot.* 42: 1003-1011.
- Jensen, M. and W. Collins. 1985. Hydroponic vegetable production. *Hortic. Rev.* 7:483-558.
- Jones, D and P. Hinsinger. 2008. The rhizosphere: Complex by design. *Plant Soil.* 312: 1-6.
- Johnson, J.; C. Vance and D. Allan. 1996. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus* *Plant Physiol.* 112: 31-41.
- Juszczuk, I.; E. Malusá. and A. Rychter. 2001. Oxidative stress during phosphate deficiency in root of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Plant physiology* 158: 1299-1305.
- Kavanová, M; F. Lattanzi; A. Grimoldi; H. Schnyder. 2006. Phosphorus deficiency decreases cell division and elongation in grass leaves. *Plant Physiol.* 141: 766-775.
- Keig, D. 2003. Photosynthetic activity during stress. Plant and Soil Science Department and Agricultural water management. Texas Tech University, U.S.A. 7: 249-263.
- Khamis, S.; S. Chaillou and T. Lamaze. 1990. CO₂ assimilation and partition of carbon in maize plants deprived of orthophosphate. *J. Exp. Bot.* 41: 1619-1625.
- Krannitz, P.; L. Aarssen and D. Lefebvre. 1991. Correction for non-linear relationship between root size and short term Pi uptake in genotype comparisons. *Plant and Soil.* 133:157-167.
- Kochian L.V. 2000. Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport and utilization. In: Biochemistry and Molecular Biology of plants, Chapter 23 (Bob B. Buchanan, Wilhelm Gruissem and Russell L. Jones; eds.) American Society of Plant Physiologists, Rocville, Maryland. pp. 1204-1249.

- Kondracka, A. and A. Rychter. 1997. The role of Pi recycling processes during photosynthesis in phosphate-deficient bean plants. *J Exp Bot.* 48: 1461-1468.
- Lafever, H. 1981. Genetic differences in plant response to soil nutrient stress. *J. Plant Nutr.* 4: 89-109.
- Lambers, H.; M. Shane. 2007. Role of root clusters in phosphorus acquisition and increasing biological diversity in agriculture. Research: Gene-Plant-Crop relations. Chapter 19. Springer. 237-250.
- Lanauskas, J.; N. Uselis; A. Valiuskaite; P. Viskelis. 2006. Effect of foliar and soil applied fertilizer on strawberry healthiness, yield and Berry quality. *Agron. Res.* 4: 247-250.
- Lauer, M.J; D. Blevins y H. Sierzpulowska-Gracz. 1989. ³¹P-nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition. *Plant Physiol.* 89: 1331-1336.
- Lavelle, P. 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research* 17: 441-450.
- Lawrence, J. and E. D. M. Luz. 1982. The influence of light on *in vitro* zoospores production by *Phytophthora capsici*, *P. palmivora* and *P. citrophthora* isolates from cacao. *Rev. Theobroma* 13(3): 199-202.
- Lee, T. M.; P. F. Tsai; Y. T. Shya; F. Sheu. 2005. The effects of phosphate on phosphate starvation responses of *Ulva lactuca* (Ulvales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 41: 975–982.
- Lee, R.; R. Ratcliffe; T. Southon. 1990. ³¹P NMR measurements of the cytoplasmic and vacuolar Pi content of mature maize roots: relationships with phosphorus status and phosphate fluxes. *J. Exp. Bot.* 41: 1063-1078.
- Leymonie, J.P., 2007. Phosphites and phosphates: When distributor san growers alike could get confused. En línea URL: spectrumanalytic.com/support/library/pdf. [consulta, 17-04-2012].
- Li, M. y T. Tadano. 1996. Comparison of characteristics of acid phosphatase secreted from roots of lupin and tomato. *Soil Sci. Plant Nutr.* 42:753-763.
- Li, M.; T. Shinano y T. Tadano. 1997. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficient conditions. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 43:237-245.

- Li, M.; M. Osaki; L. M. Rao and T. Tadano. 1997. Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus deficient conditions. *Plant Soil* 195:161-169.
- Liu, C.; U.S. Muchhal and K. Raghothama. 1997. Differential expression of TPS11, a phosphate starvation-induced gene in tomato. *Plant Mol. Biol.* 33: 867-874.
- López-Bucio, J.; A. Cruz-Ramirez and L. Herrera-Estrella. 2003 The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Plant Biol.* 6: 280-287.
- Lovatt C. J. and R. L. Mikkelsen. 2006. Phosphite fertilizer: What are they? Can you use them? What can they do? *Better Crops with plant food* 90:11-13.
- Lynch, J. 2007 Roots of the second green revolution. *Aust. J. Bot.* 55: 493 - 512.
- Lynch, J.; A. Lauchli and E. Epstein. 1991. Vegetative growth of common bean in response to phosphorus nutrition. *Crop Sci.* 31: 380-387.
- Lynch, J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109: 7-13.
- Lynch, J. and S. Beebe. 1995. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. *Hort. Sci.* 30: 1165-1171.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2da. Ed. Academic. Press. London, UK. 889 p.
- McDonald, A. E.; B. R. Grant and W. C. Plaxton. 2001a. Phosphite (phosphorous acid): its relevance in the environment and agriculture and influence on plant phosphate starvation response. *J. Plant Nutr.* 24: 1505-1519.
- McDonald, A.E.; J.O. Niere; W.C. Plaxton. 2001b. Phosphite disrupts the acclimation of *Saccharomyces cerevisiae* to phosphorus starvation. *Can. J. Microbiol.*, 47: 969-978.
- Mcgill, W. and C. Cole. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* 26: 267-286.
- Miller, S.; J. Liu; D. Allan; C. Menzhuber; M. Fedorova and C. Vance. 2001. Molecular control of acid phosphatase secretion into rhizosphere of proteoid roots from phosphorus-stressed white lupin. *Plant Physiology* 127: 594-606.
- Mimura, T. 1999. Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cell. *Int. Rev. Cytol.* 191: 149-200.

- Mitchell, C. and J. Adams. 2004. Phosphite as fertilizer. Agronomy Series. Agriculture & Natural Resources. Dept. of Agronomy & Soil, Auburn University. S-04-04. pp. 1-3
- Mogollón, L. y Comerma, J. 1994. Suelos de Venezuela. Gerencia Corporativa de Asuntos Públicos, PDVSA-PALMAVEN, Caracas, 313 pp.
- Mollier A. and Pellerin S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J. Exp. Bot.* 50: 487-497.
- Moor. U.; Poldma, P.; Tonutare, T.; Karp, K.; Starast, M. y Vool, E. 2009. Effect of phosphite fertilization on growth, yield and fruit composition of strawberries. *Scientia Horticulturae*. 119: 264-269.
- Moura, W.; P. Lima; V. Casali; P. Pereira and C. Cruz. 2001. Eficiência nutricional para fósforo em linhagens de pimentão. *Horticultura Brasileira*. Brasília, 19: 174-180.
- Muchhal, U.S. and K. Raghothama. 1999. Transcriptional regulation of plant phosphate transporters. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 96: 5868-5872. En línea. URL: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/redirect3.cgi?> [Consulta: 24-06-2007]
- Nakazato, H.; T. Okamoto; K. Ishikawa and H. Okuyama. 1997. Purification and characterization of phosphatase inducibly synthesized in *Spirodela oligorrhiza* grown under phosphate- deficient condition. *Plant Physiol. Biochem.* 35: 437-446.
- Narang, R.; A. Bruene and T. Altmann. 2000. Analysis of phosphate acquisition efficiency in different *Arabidopsis* accessions. *Plant Physiol.* 24: 1786-1799.
- Oosterhuis, D.; A. Bibi; E. Gonias; M. Mozaffari. 2008. Cotton growth and physiological responses to phosphorus deficiency. Wayne E. Sabbe Arkansas Soil Fertilite Studies.
- Otani, T. and N. Ae. 1996. Sensitivity of phosphorus uptake to changes in root length and soil volume. *Agron. J.* 88: 371-375.
- Parra, C.; E. Martínez-Barajas; J. Acosta y P. Coello. 2004. Respuesta a la deficiencia de fosfato de genotipos de frijol contrastantes en su capacidad de crecer en suelos con bajo contenido de fósforo. *Agrociencia* 38: 131-139.
- Passarinho, J.A. M.L. Rodrigues; M.L. Osorio; C.P. Ricardo; M.M. Chaves. 2000. Physiological responses of *Lupinus mutabilis* to phosphorus nutrition and season of growth. *J. Plant Nutr.* 23:487-505.
- Payne, W. A.; M.C. Drew; L. R. Hossner; R. J. Lascano; A. B. Onken and C. Wendt. 1992. Soil phosphorus availability and pearl millet water-use efficiency. *Crop Sci.* 32:1010-1015.

- Pearse, S.; E. Veneklaas; G. Cawthray; M. Bolland and H. Lambers. 2006. Carboxylate release of wheat and 11 grain legume species as affected by phosphorus status. *Plant and Soil* 288: 127-139.
- Pegg, K. G.; A.W. Whiley; P.W. Langdon; J. B. Saranah. 1987: Comparison of fosetyl-Al, phosphorous acid and metalaxyl for the long-term control of Phytophthora root rot of avocado. *Aust. J. Exp. Agric.* 27: 471-474.
- Pérez-Corona, M and J. Verhoeven. 1999. Biomass allocation and phosphorus productivity of *Carex* species in relation to soil phosphorus status. *Israel Journal of Plant Sciences* 47: 97-102.
- Plaxton, W. 2006. Metabolic Flexibility Helps Plants to Survive Stress. In: A Companion to Plant Physiology, Fourth Edition by Lincoln Taiz and Eduardo Zeiger. Cap. 11. En Línea. <http://www.sinauer.com/> [consulta: 18-08-2008]
- Plaxton, W. 1996. The organization and regulation of plant glycolysis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 185 - 214.
- Plaxton, W. 2004. Plant Response to Stress: Biochemical adaptations to phosphate deficiency. In: Encyclopedia of Plant and Crop Science, R. M. Goodman, ed., Marcel Dekker, New York, pp. 976-980.
- Plaxton, W. and M. Carswell. 1999. Metabolic aspects of the phosphate starvation response in plant: In lerner HR. New York USA: Marcell-Dekker, pp.350-373.
- Plenet, D.; A. Mollier; S. Pellerin. 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant and Soil* 224: 259-272.
- Pleniscar, M.; E. Kastori; N. Petrovic and D. Pankovic. 1994. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves as affected by phosphorus nutrition. *J. Exp. Bot.* 45: 919-924.
- Poorter, H.; K. J. Niklas; P. B. Reich; J. Oleksyn; P. Poot; L. Mommer. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*. 193: 30-50.
- Qiu, J and D. Israel. 1992. Diurnal starch accumulation and utilization in phosphorus-deficient soybean plants. *Plant Physiol.* 98: 316-323.
- Quisenberry, J.; L. McDonald and B. McMichael. 2003. Responses of photosynthetic rates to genotypic differences in sink-to-source ratios in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Plant soil Science. Texas tech University. U.S.A.

- Raghothama, K. 1999. Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 665-693.
- Ratjen A.M.; J. Gerendas. 2009. A critical assessment of the suitability of phosphite as a source of phosphorus. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 172: 821-828.
- Rao, I., Ayarza, R. García. 1995. Adaptive attributes of tropical species to acid soils I. Differences in plants growth, nutrient acquisition and nutrient utilization among C₄ grasses and C₃ legumes. *J. Plant Nutr.* 18: 2135-2155.
- Rao, I. M., A. Freeden and N. Terry. 1993. Influence of phosphorus limitation on photosynthesis, carbon allocation and partitioning in sugar beet and soybean grown with a short photoperiod. *Plant Physiol. Biochem.* 31: 223-231.
- Rao, I. M and N. Terry. 1989. Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange and Calvin cycle enzymes. *Plant Physiol.* 90: 820-826.
- Rausch, C. and M. Bucher. 2002. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. *Planta* 216: 23-37
- Rheinheimer dos Santos, D. L. Gatiboni e J. Kaminski. 2008. Factores que afectam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio directo. *Cienc. Rural* 38: 576-586.
- Rickard, D.A. 2000. Review of phosphorus acid and its salts as fertilizer materials. *J. Plant Nutr.* 23: 161-180.
- Richardson, A.; P. Hadobas and J. Hayes. 2000. Acid phosphomonoesterase and phytase activities of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots and utilization of organic phosphorus substrates by seedling grown in sterile culture. *Plant, Cell & Environment* 23: 297-304.
- Rodríguez, D.; W. Keltjens and J. Goudriaan. 1998. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil* 200: 227-240.
- Rodríguez, D.; J. Goudriaan; M. Oyarzabal and M. C. Pomar. 1996. Phosphorus nutrition and water stress tolerance in wheat plants. *J. Plant Nutr.* 19:29-39.
- Rubio, R., E. Moraga and F. Borie. 1990. Acid phosphatase activity and vesicular - arbuscular mycorrhizal infection associated with roots of four wheat cultivars. *J. Plant Nutr.* 13:585-598.
- Sachay, J.; R. Wallace and M. Johns. 1991. Phosphate stress response in hydroponically grown maize. *Plant and Soil* 132: 85-90.

- Sánchez, S. 1982 Suelos ácidos, estrategias para su manejo con bajos insumos en América Tropical. Bogotá, Colombia SCCS. 93 p.
- Santana, G. 2010. Inducción de la actividad de enzimas fosfohidrolasas bajo condiciones de deficiencia de fósforo en plantas de *Crotalaria juncea* L. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay. 143 p.
- Schachtman, D., R. Reid and S. Ayling. 1998. Phosphate uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.* 116: 447-453.
- Shahbaz, A.M.; O. Yoko; A. Tadashi; M. Yoshiyuki; M. A. Gill; M. H. Rashid khan; K. Hiroyuki. 2006 Inter-cultivar variations of phosphorus deficiency stress tolerance in hydroponically grown Brassica. *Songklanakarin J. Sci. Technol.* 28: 601-613.
- Schilder, A. 2005. Phosphorus acid fungicides. Michigan State University plant pathology, *Fruit Crop Advisor Team Alert.* Vol. 20, N° 5.
- Schroetter, S.; D. Angeles-Wedler; R. Kreuzig; E. Schnug. 2006 Effects of phosphite on phosphorus supply and growth of corn (*Zea mays*) *Landbauforschung Völkenrode.* 56: 87-99.
- Shenoy, V and G. Kalagudi. 2005. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances.* 23: 501-513.
- Singh, D. K. and P. W. Sale. 2000. Growth and potential conductivity of white clover roots in dry soil with increasing phosphorus supply and defoliation frequency. *Agron. J.* 92:868-874.
- Singh, V.K.; S.M. Wood; V.I. Knowles; W.C. Plaxton. 2003. Phosphite accelerates programmed cell death in phosphate starved oilseed rape (*Brassica napus*) suspension cell cultures. *Planta,* 218: 233-239.
- Smith, S. E. and D. J. Read. 1997. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, San Diego, CA. USA.
- Smith, F.; P. Ealing; B. Dong and E. Delhaize. 1997. The cloning of two *Arabidopsis* genes belonging to a phosphate transporter family. *Plant J.* 11: 83-92.
- Schroetter, S.; D. Angeles-Wedler; R. Kreuzig; E. Schnug. 2006. Effects of phosphite on phosphorus supply and growth of corn (*Zea mays*). *Landbauforschu Volk.* 56: 87-99.
- Souza, D. M. G.; Lobato, E. Rein, T.A. 2002. Adubação com fósforo. In: Souza, D. M. G. e Lobato, E. (Ed.) Cerrado: Correção do solo e adubação. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2002. Cap.6, p.147-168.

- Stanghellini, M. and S. Rasmussen. 1994. Hydroponics: A solution for zoosporic pathogens. *Plant Dis.* 78: 1129-1138.
- Stanghellini, M.; D. H. Kim; S. L. Rasmussen and P. A. Rorabaugh. 1996. Control of root rot of peppers caused by *Phytophthora capsici* with a anionic surfactant. *Plant Dis.* 80: 1113-1116.
- Sukarno, N.; S. Smith and E. Scott. 1993. The effect of fungicides on vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. I. The effects on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plan growth. *New Phytol.* 125: 139-147.
- Tadano, T. and H. Sakai. 1991. Secretion of Acid Phosphatase by the roots of several crop species under phosphorus-deficient conditions. *Soil Science Plant Nutr.* 37:129-140.
- Thao, H.T.B.; T., Yamakawa; K. Shibata; P.S. Sarr; A.K. Myin. 2008b. Growth response of komatsuna (*Brassica rapa* Var. Peruviridis) to root and foliar application of phosphite. *Plant Soil*, 308: 1-10.
- Thao, H.T.B.; T. Yamakawa. 2010. Phosphate absorption of intact komatsuna plant as influenced by phosphite. *Soil Science and Plant Nutrition.* 56. 133-139.
- Thao, H.T.B.; T. Yamakawa; K. Shibata. 2009. Effect of phosphite-phosphate interaction on growth and quality of hidroponic lettuce (*Lactuca sativa* L.). *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 172: 378-384.
- Thao, H.T.B.; T. Yamakawa. 2009. Phosphite (Phosphorus acid): Fungicide, fertilizer or bio-stimulator?. *Soil Science Plant Nutrition.* 55: 228-234.
- Thao, H.T.B.; T. Yamakawa. 2008. Growth of celery (*Apium graveolens* var. Dulcis) as influenced by phosphite. *Journal of de Faculty of Agriculture, Kyushu University.* 53: 375-378.
- Thao, H.T.B.; T., Yamakawa; K. Shibata; P.S. Sarr; A.K. Myin. 2008a. Effect of phosphite, a reduced form of phosphate, on the growth and phosphorus nutrition of spinach (*Spinacea oleracea* L.). *Soil Sci. Plant Nutr.* 54: 761-768.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology.* Edition Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. pp 690.
- Tanaka, A and K. Fujita. 1997. Growth, photosynthesis and yield components in relation to grain yield of the field bean. *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University.* 59: 145-283.

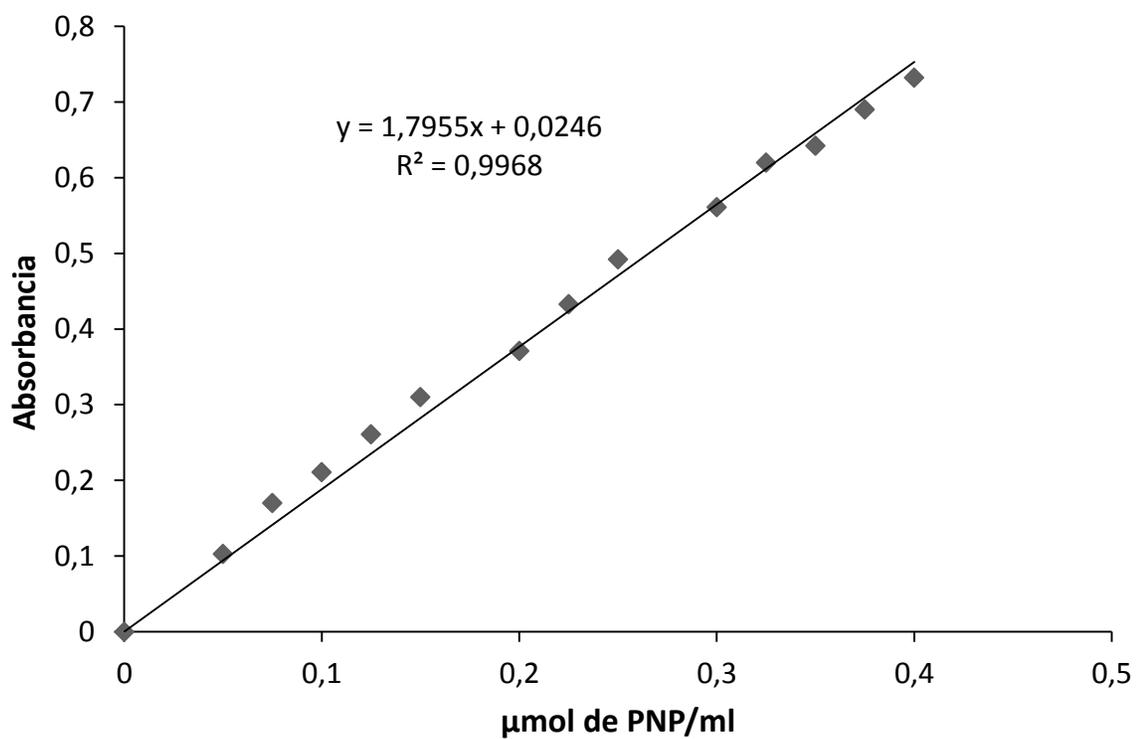
- Theodorou, M. and W. Plaxton. 1993. Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation. *Plant Physiol.* 101: 339-344.
- Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63:995-1001.
- Ticconi C. and S. Abel. 2004. Short on phosphate: plant surveillance and countermeasures. *Trends Plant Sci.* 9: 548-555
- Ticconi, C.; A. Delatorre and S. Abel. 2001. Attenuation of phosphate starvation responses by phosphite in arabidopsis. *Plant Physiol.* 127: 963-972.
- Teo, Y.; C. Beyrouy; R. Norman and E. Gbur. 1995. Nutrient uptake relationship to root characteristics of rice. *Plant Soil* 171: 297-302.
- Torsvik, V and L. Ovreas. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Curr. Opin. Microbiol.* 5:240-245
- Turner, B.; M. Paphazy; P. Haygarth and I. McKelvie. 2002. Inositol phosphates in the environment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 357: 449-469.
- Uhde-Stone, C.; K. Zinn; M. Ramirez-Yanez; A. Li; C. Vance and D. Allan. 2003. Nylon filter arrays reveal differential gene expression in proteoid roots of white lupin in response to P deficient. *Plant Physiol.* 131: 1064-1079.
- Usuda, H and K. Shimogawara. 1992. Phosphate deficiency in maize. III. Changes in enzyme activities during the course of phosphate deprivation. *Plant physiol.* 99, 1680-1685.
- Van der Heijden, M.; J. Klironomos; M. Ursic; P. Moutoglis; R. Streitwolf-Engel and T. Boller. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Van Tichelen, K. and J. Colpaert. 2000. Kinetics of phosphate adsorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal scots pine seedlings. *Physiol. Plantarum* 110: 96-103.
- Varadarajan, D.K.; A.S. Karthikeyan; P.D. Matilda; K.G. Raghothama. 2002. Phosphite, an analog of phosphate, suppresses the coordinated expression of genes under phosphate starvation. *Plant physiol.*, 129: 1232-1240.
- Wardlaw, I. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116:341-381.

- Wasaki, J.; M. Omura; M. Ando; T. Shinano; M. Osaki and T. Tadano. 1999. Secreting portion of acid phosphatase in roots of lupin (*Lupinus albus* L.) and a key signal for the secretion from the roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 45: 937-945.
- Wasaki, J.; T. Yamamura; T. Shinano and M. Osaki. 2003. Secreted acid phosphatase is expressed in cluster roots of lupin in response to phosphorus deficiency. *J. Plant and Soil* 248: 129-136.
- Wasaki, J.; S. Kojima; H. Maruyama; S. Haase; M. Osaki; E. Kandeler. 2008. Localization of acid phosphatase activities in the roots of White lupin plants grown under phosphorus-deficient condition. *Soil Sci. Plant Nutr.* 54: 95-102.
- Watanabe, K. 2005. A new fertilizer for foliar application, phosphite fertilizer. *Fertilizer*, 101: 91-96
- Wells, K.L.; J.E. Doltarhide; R.E. Mundel Jr. 2000. Effect of phosphite phosphorous on alfalfa growth. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31: 2707-2715.
- White A.K.; W.W. Metcalf. 2007. Microbial metabolism of reduced phosphorus compounds. *Annu. Rev. Microbiol.*, 61: 379-400.
- White, P. J.; J. P. Hammond. 2008. Phosphorus nutrition of terrestrial plants. In: Philip J. White y John P. Hammond (eds), the ecophysiology of plant-phosphorus interaction. Springer Science+Business Media B.V pp 51-81.
- Wissuwa, M and N. Ae. 2001. Genotypic differences in the presence of hair on roots and gynophores of peanuts (*Arachis hypogaea* L.) and their significance for phosphorus uptake. *J. Exp. Bot.* 52: 1703-1710.
- Wu, C.; Z. Fan, and Z. Wang. 2004. Effect of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedling. *The Journal of applied ecology.* 15: 935-940.
- Yadav, B; J. Tarafdar. 2004. Phytase activity in the rizosphere of crops, trees and grasses under arid environment. *Journal of Arid Environments.* 58: 285:293.
- Yang, C.; L. yang; Y. Yang and Z. Ouyang. 2004. Rice root growth and nutrient uptake as influenced by organic manure in continuously and alternately flooded paddy soils. *Agric. Water Management* 70: 67-81.
- Yong-fu, L.; L. An-cheng; M.J. Hassan; W. Xing-hua. 2006. Effect of phosphorus deficiency on leaf photosynthesis and carbohydrates partitioning in two rice genotypes with contrasting low P susceptibility. *Rice Science* 13:283-290.
- Young, D.C. 2004. Ammonium phosphate/phosphite fertilizer compound. US Patent No. 6824584.

- Zhang, Y.; Lian, C.; Xu, Y.; Gianfagna, Y.; Huang, B. 2010. Effects of ipt gene expression on leaf senescence induced by nitrogen or phosphorus deficiency in creeping bentgrass. *Journal. Ashspublication. Org.* 135: 108-115.
- Zhang, F.; S. Kang; J. Zhang; R. Zhang and F. Li. 2004. Nitrogen fertilization on uptake of soil inorganic phosphorus fractions in the wheat root zone. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68: 1890-1895.
- Zoysa, A.; P. Loganathan, and M. Hedley. 1997. A technique for studying rhizosphere processes in tree crops: Soil phosphorus depletion around camellia roots. *Plant Soil* 190: 253-265.

ANEXOS

Anexo 1. Curva patrón de Paranitrofenol (PNP 10 mol/ml, 139.1 g/mol)



Anexo 2. Curva patrón de Pi (5 mg/l de P), para determinación de fósforo (Fiske y Subarrow, 1925)

