

La absorción de fósforo a diferentes profundidades del suelo por *Trifolium subterraneum* y *Ornithopus compressus* en suelos arenosos

SANTOS A. CORDERO y GRAEME J. BLAIR

Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. CRIDA-05. Salamanca

RESUMEN

Una de las características más importantes de la nutrición de Ornithopus compressus mencionada en la bibliografía es su habilidad para crecer bien en condiciones de baja fertilidad en suelos arenosos profundos debido a su hábito de crecimiento profundo de las raíces, bien en monocultivo o en mezcla con trébol subterráneo. Sin embargo, los datos descritos anteriormente sugieren que a niveles de mediana o baja fertilidad en la superficie del suelo se observa poca diferencia entre T. subterraneum u O. compressus. El hábito de crecimiento más erecto del T. subterraneum y la más alta velocidad relativa de crecimiento durante los primeros momentos pudieron ser suficientes para romper el balance en las primeras fases del establecimiento.

En este caso los efectos de competencia en parte aérea y raíces pueden ser igualmente considerados. Los efectos sobre la parte aérea jugaron un papel importante debido a que pueden afectar la proporción de carbohidratos disponibles para el desarrollo de raíces y Rhizobium y esto puede explicar parcialmente las grandes diferencias en producción obtenidas entre plantas de O. compressus y T. subterraneum creciendo en monocultivo y en cultivo mixto. La competencia por nutrientes fue fuertemente influenciada por competencia entre partes aéreas, y la importancia relativa de cada una no puede ser medida. Sin embargo, las velocidades de crecimiento de ambas especies, y el tiempo que las raíces de cada especie necesitan para alcanzar un nivel más profundo son distintas y este pudo ser el factor más importante afectando la absorción de fósforo desde este nivel. De nuevo la respuesta en crecimiento de la planta parece estar fuertemente relacionada con la relación Rhizobium-fósforo y la influencia del tiempo sobre la fisiología y metabolismo cambiante de la planta a medida que la floración se acerca.

1. INTRODUCCIÓN

Las especies *Trifolium subterraneum* y *Ornithopus compressus*, son encontradas en compañía y, a su vez, compitiendo en muchas zonas de la región ácida del oeste de España. Sin embargo, se ha observado una más clara tendencia de *Ornithopus compressus* a sobrevivir y predominar en aquellos suelos más ligeros con una aparente inferior fertilidad en la capa superior, mientras que predomina *Trifolium subterraneum* en aquellos suelos con mayor contenido en materia orgánica, mayor fertilidad o mayor consistencia.

Aparte de la mayor o menor facilidad de adaptación a suelos de escasa capacidad de campo de las especies se debe tener en cuenta la posibilidad de una distinta capacidad de extracción de fósforo de niveles profundos del suelo, ya que generalmente en estos suelos arenosos es corriente encontrar capas más consistentes donde se depositan por lavado grandes cantidades de nutrientes que desaparecen de los niveles superiores.

Grandes diferencias genotípicas en la distribución de las raíces a menudo tienen una considerable significación ecológica y agronómica. Este factor puede afectar la habilidad relativa de las especies para alcanzar nuevas fuentes de nutrientes en horizontes inferiores de mayor contenido en arcilla (BARLEY, 1970).

Aunque estudios realizados por TROUGHTON (1960) usando fósforo radiactivo han indicado que la mayor parte del fósforo encontrado en las partes aéreas de las plantas es absorbido más bien a partir de las porciones próximas de la raíz que a partir de las más distales.

Los objetivos de este experimento es obtener información sobre la habilidad de dos leguminosas, *Trifolium subterraneum* y *Ornithopus compressus*, para explorar niveles del suelo más profundos en busca de fosfato, y su eficiencia para absorber y traslocar este fosfato a las partes aéreas cuando crecen separadamente y en mezcla.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizó un suelo podzólico pardo-grisáceo con pH = 5 (1:5 suelo/agua) con baja fertilidad. Para facilitar la absorción de las raíces se usaron tiestos metálicos de 15 cm de diámetro y 45 cm de profundidad, que podían ser abiertos a lo largo de su longitud. Se colocaron bolsas de plástico dentro de los tiestos para prevenir el drenaje. Se aplicó $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$ a dos diferentes profundidades en el suelo. Todos los tiestos contenían 20 ppm de fósforo en los 0-10 cm superiores, y la mitad de ellos recibieron 60 ppm de fósforo en el nivel de suelo de 30-40 cm de profundidad. Los tiestos contenían 7,2 kg de suelo seco, y éste fue regado hasta capacidad de campo a todos los niveles.

Se añadió una fertilización basal en el nivel 0-10 cm de suelo y se mezcló uniformemente. Se sembraron tres repeticiones de cada uno de los siguientes tratamientos:

Trifolium subterraneum en monocultivo.

Ornithopus compressus en monocultivo.

T. subterraneum + *O. compressus* en mezcla.

Las semillas fueron peletizadas con CO_3Ca e inoculadas antes de la siembra. A las tres semanas los tiestos fueron homogeneizados en el número de plantas, dejando 20 plantas por tiesto, con 10 de cada especie en los tiestos con mezcla de plantas.

Se hicieron tres cosechas cortando las plantas a una altura de 2,5 cm a las trece y dieciocho semanas. En la tercera cosecha a las veintidós semanas se cortó a nivel suelo. Las cosechas a las dieciocho y veintidós semanas fueron del rebrote sobre el corte previo. Las raíces fueron separadas según niveles del suelo (0 a 13, 13 a 26, 26 a 39, y 39 a 40 cm) a las veintidós semanas, siendo lavadas separadamente para obtener la distribución de raíces a diferentes profundidades. En los tiestos con cultivo mixto se separaron las fracciones de trébol subterráneo y serradella en la parte aérea. Todo el material fue secado en estufa de 90° C durante cuarenta y ocho horas. Posteriormente se analizó el contenido en fósforo y nitrógeno de cada porción siguiendo el método de THOMAS y colaboradores.

3. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

El método de análisis empleado para comparar la materia seca de partes aéreas a diferentes cosechas fue el de COOK (1974) para estudios experimentales de competencia entre un número de especies. La cosecha de medio tiesto se toma como unidad de medida para facilitar la comparación entre especies en la mezcla. Los datos fueron analizados como un *split-plot* en tiempo. Con los otros parámetros medidos (p. ej. datos de la raíz), los análisis fueron realizados como un diseño factorial cuando el tiempo no era un factor en el diseño.

RESULTADOS

Producción de materia seca

Las diferencias en producción para ambas especies variaron según las plantas crecieron en monocultivo o en mezcla, y según los distintos tratamientos con fosfatos.

A las trece semanas las dos especies alcanzaron el estado de floración. No se observaron diferencias entre tratamientos sobre colocación del fosfato en el tiesto, pero había una ventaja significativa del trébol subterráneo sobre serradella en los cultivos mixtos (fig. 1).

A las dieciocho semanas se observaron diferencias entre los tratamientos de colocación del fosfato para el trébol subterráneo creciendo en monocultivo y en cultivo mixto, pero no había diferencias en la serradella.

A las veintidós semanas aumentaron las diferencias entre tratamientos excepto para la serradella en monocultivo. Los tiestos con cultivo mixto fueron los más productivos en ambos tratamientos, pero con mayor proporción de materia seca en trébol subterráneo que en serradella en todos ellos. Las diferencias entre tratamientos fueron significativas para ambas especies cuando crecieron en mezcla, con un incremento en producción cuando el fósforo fue aplicado en un nivel profundo de los

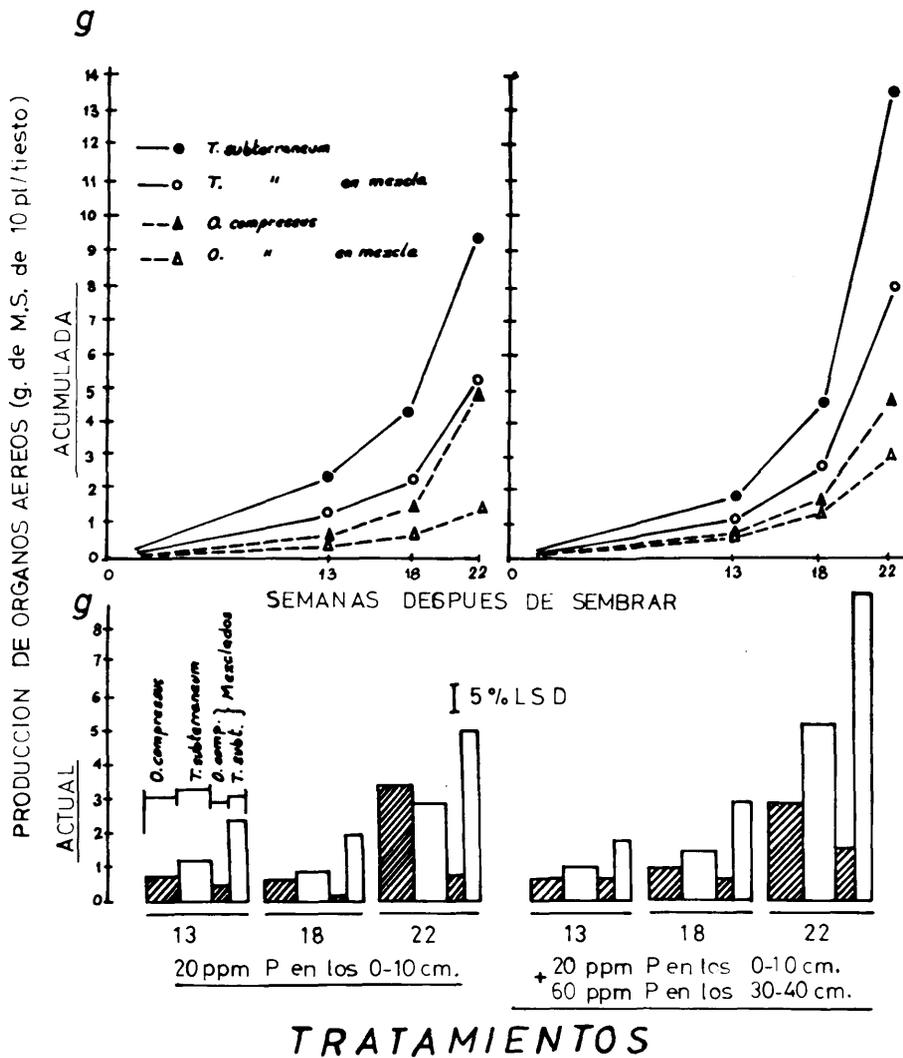


FIG. 1. Comparación de materia seca producida por órganos aéreos de *T. subterraneum* y *O. compressus*, cultivados en monocultivo o en mezcla. a) Valores acumulativos de los distintos cortes. b) Valor del rebrote. Ambos sobre una base de medio tiesto (10 plantas).

tiestos. (En este caso, para el análisis estadístico, se emplearon los valores medios del monocultivo para comparar con los valores del cultivo mixto.)

Los efectos del tratamiento con fósforo sobre la producción de materia seca en las partes aéreas está representada en la figura 1, donde es posible ver las diferencias de respuesta entre trébol subterráneo y serradella en las diferentes cosechas.

Cuando el fosfato fue aplicado sólo en los 10 cm superiores de suelo no se observaron diferencias significativas en producción de las partes aéreas en las especies creciendo en monocultivo en ninguna cosecha, pero aparecieron diferencias significativas ($P < 0,01$) en el cultivo mixto antes de la primera cosecha.

En los tiestos donde el fosfato fue colocado en los dos niveles (0 a 10 y 30 a 40 cm) las diferencias entre especies fueron significativas a las veintidós semanas, cuando crecieron en monocultivo, y a las trece semanas, en cultivo mixto.

Las raíces fueron cosechadas y analizadas sólo a las veintidós semanas, y se observaron diferencias entre especies ($P < 0,01$) (fig. 2) y existió una interacción entre especies y distribución de raíces en profundidad. Sin embargo, las diferencias entre especies fueron significativas solamente en las porciones de raíces comprendidas en los 13 cm superficiales. La cantidad en raíces en este nivel de 0 a 13 cm se incrementó en trébol subterráneo con la aplicación de fósforo en el nivel profundo cuando fue cultivado solo ($P < 0,01$), pero el total de raíces en el mismo nivel decreció con el mismo tratamiento ($P < 0,05$) en cultivo mixto, mientras que no se observaron diferencias en serradella cultivada sola.

La cantidad de raíces en el perfil de 26 a 39 cm fue mayor para las dos especies cuando el fósforo fue también colocado en profundidad.

No existió diferencia entre especies a colocación de fósforo en profundidad de las cantidades de raíces encontradas en los perfiles comprendidos entre 13 y 26 cm y entre 39 y 40 cm, respectivamente.

Absorción del fósforo

Se observaron diferencias significativas en la cantidad de fósforo contenido en las partes aéreas entre cosechas ($P < 0,01$) y entre tratamientos ($P < 0,05$). Hubo una interacción significativa *tratamiento por cosecha* en las partes aéreas con diferencias crecientes de absorción de fósforo con el tiempo entre tratamientos.

Sin embargo, es interesante considerar las diferencias entre las especies en respuesta a los tratamientos de colocación de fósforo, como se muestra en la tabla 1.

Las diferencias significativas entre tratamientos para trébol subterráneo y la falta de diferencia para *O. compressus* parece sugerir una respuesta diferente entre especies a la colocación de fósforo en el suelo. Mientras las diferencias fueron significativas para el trébol subterráneo en monocultivo y en el cultivo mixto, en serradella los valores obtenidos a distinta colocación no fueron significativamente distintos. Esto puede ser explicado por el crecimiento muy pobre de una repetición que probablemente no fue capaz de conseguir llegar al fertilizante inferior hasta muy tarde en el experimento. Fue observado que hubo mayor incremento de absorción

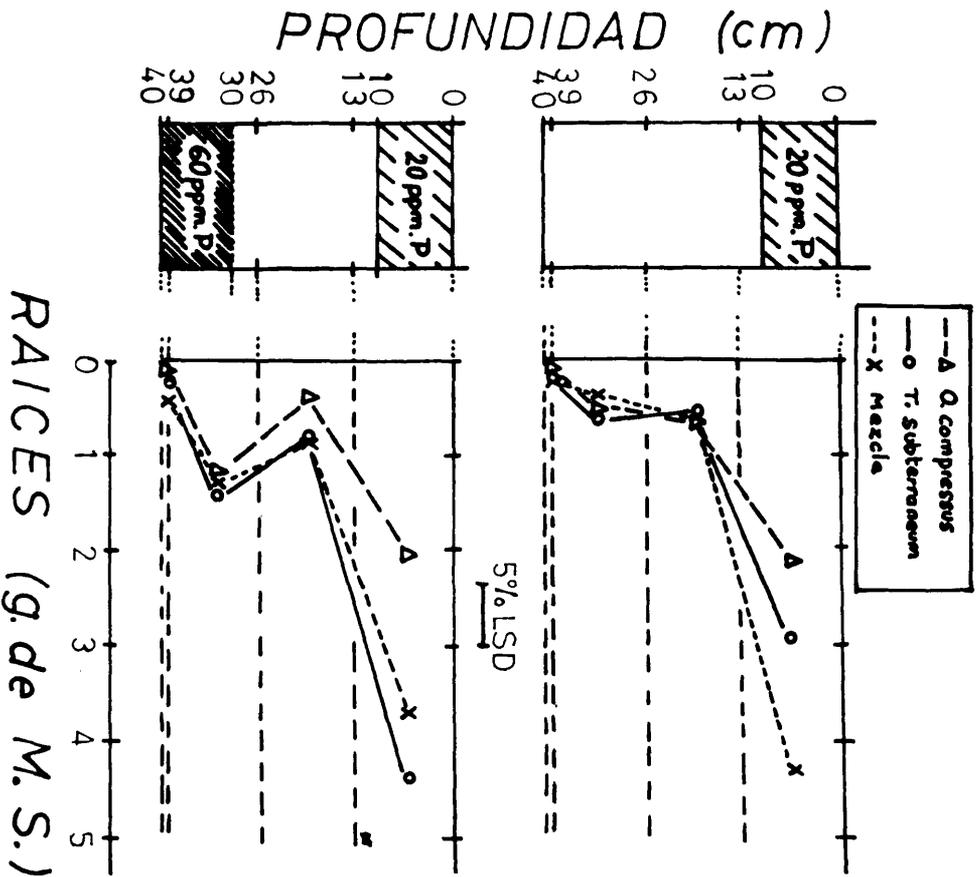


Fig. 2. Distribución de raíces en las distintas capas, debido al efecto de los tratamientos con P.

TABLA I

EL EFECTO DE LA COLOCACIÓN DEL FÓSFORO SOBRE LA ABSORCIÓN TOTAL DE FÓSFORO (mg/tiesto)

	20 ppm de P (colocado de 0 a 10 cm)	20 ppm de P (colocado de 0 a 10 cm) + 60 ppm de P (colocado de 30 a 40 cm)
T. subterraneum	22,5 c	43,6 ab
O. compressus	32,7 abc	40,5 abc
Mezcla	25,5 bc	53,0 a

(5 % studentized range test. Los valores medios compartiendo una misma letra no son significativamente diferentes.)

de fósforo colocando el fósforo en los dos niveles, superficial y profundo, cuando las dos especies crecen juntas.

El fósforo absorbido y retenido en diferentes niveles de las raíces fue diferente estadísticamente. No hubo diferencias entre especies, sino entre tratamientos. Las principales diferencias estuvieron en los niveles donde fue aplicado el fósforo (tabla 2).

El porcentaje de fósforo en las partes aéreas de serradella fue siempre mayor que en trébol subterráneo, pero esto fue suficientemente compensado por la mayor producción de materia seca de trébol subterráneo, tanto en monocultivo como en cultivo mixto.

Las concentraciones de fósforo, expresadas en porcentajes respecto a materia seca de las raíces desarrolladas donde se colocó el fosfato aumentó significativamente en el trébol subterráneo (tabla 3).

TABLA 2

EFFECTO DE LA COLOCACIÓN DE FÓSFORO SOBRE LA CANTIDAD DE FÓSFORO RETENIDA EN LAS PARTES AÉREAS, Y EN PORCIONES DE RAÍCES, A PARTIR DE LOS NIVELES DONDE FUE APLICADO EL FÓSFORO (mg/tiesto)

Especies	Colocación del fertilizante	Parte aérea	Raíces	
			0 a 10 cm	26 a 39 cm
T. subterraneum	T	17,10 s	4,30 b	0,47 c
	T + D	31,70 r	7,36 a	2,84 bc
O. compressus	T	27,23 rs	4,00 b	0,49 c
	T + D	32,39 r	5,45 ab	1,64 c
Cultivo mixto	T	20,02 s	4,73 b	0,27 c
	T + D	39,30 r	7,74 a	2,99 bc

T = 20 ppm de fósforo aplicados de 0 a 10 cm de profundidad.

D = 60 ppm de fósforo aplicados de 30 a 40 cm de profundidad.

Los valores que comparten una misma letra no son significativamente distintos, utilizando el 5 % studentized range test.

TABLA 3

EFFECTO DE LA COLOCACIÓN DEL FÓSFORO EN LA CONCENTRACIÓN DE FÓSFORO EN LOS TEJIDOS DE LA PLANTA
(Expresada en %)

Especies	Colocación del fertilizante	Parte aérea	Raíces	
			0 a 13 cm	26 a 39 cm
T. subterraneum	T	0,16 c	0,14 tuv	0,07 x
	T + D	0,19 c	0,16 stu	0,20 rst.
O. compressus	T	0,27 a	0,19 st	0,09 vx
	T + D	0,29 a	0,27 r	0,14 tuv
Cultivo mixto	T	0,18 c	0,11 uv	0,06 x
	T + D	0,23 bc	0,21 rs	0,23 rs

T = 20 ppm de fósforo aplicados en los 10 cm superficiales.

D = 60 ppm de fósforo aplicados entre 30 y 40 cm de profundidad.

Los valores medios que comparten una misma letra no son diferentes estadísticamente, utilizando el 5 % *studentized range test*.

Fijación de nitrógeno

La cantidad de nitrógeno retenido en las diferentes partes de la planta se considera casi únicamente como un efecto de la fijación de nitrógeno.

Las concentraciones de nitrógeno en monocultivo fueron muy similares, pero los valores parecen ligeramente superiores en serradella, mientras que en cultivo mixto los valores fueron ligeramente inferiores para la misma especie.

No se observaron diferencias para el nitrógeno retenido en las partes aéreas entre especies, pero hubo interacción *tratamiento* × *cosecha* con diferentes aumentos en el nitrógeno retenido en las partes aéreas a diferentes tratamientos de fósforo entre la segunda y la tercera cosecha (dieciocho y veintidós semanas).

Cuando las plantas crecieron en cultivo mixto, las partes aéreas de trébol subterráneo recibieron casi 10 veces más nitrógeno que las de serradella cuando el fósforo fue aplicado sólo en la superficie (337,5:37,7) y esta relación descendió a menos de cinco (385,6:84,0) cuando el fósforo fue aplicado a ambos niveles.

En las raíces la mayor parte del nitrógeno fue fijado, o al menos retenido en mayor proporción en el nivel superior, para todas las especies, pero la influencia de la mayor proporción de fósforo en las partes inferiores del suelo (30-40 cm) fue significativa para ambas especies ($P < 0,05$), tanto en monocultivo como en cultivo mixto.

La media general de nitrógeno en las plantas recuperado en las raíces por cada especie fue mayor en el cultivo mixto que en monocultivo. La cantidad total de nitrógeno de las plantas recuperada por tiesto se muestra en la tabla 4.

TABLA 4

EL EFECTO DE LA COLOCACIÓN DEL FÓSFORO SOBRE EL CONTENIDO
TOTAL EN NITRÓGENO DE LAS PLANTAS
(mg/tiempo)

Especies	20 ppm P (0 a 10 cm)	20 ppm de P (0 a 10 cm) 60 ppm P (30 a 40 cm)
T. subterranean (monocultivo)	408,9 a	646,2 a
O. compressus (monocultivo)	381,4 a	469,9 bc
Cultivo mixto	470,3 a	625,6 a

Los valores medios compartiendo la misma letra no son significativamente distintos, utilizando las series de Student al 5 %.

Aunque el efecto de interacción con los datos anteriores no es significativo estadísticamente, tanto las diferencias de producción como los porcentajes de nitrógeno, que multiplicados entre sí dan aquellos resultados, fueron estadísticamente significativos.

DISCUSIÓN

Estudios con indicadores radiactivos muestran que las raíces profundas tienen la capacidad de absorber y translocar nutrientes muy pronto (BARLEY, 1970). El factor crucial es la disponibilidad de nutrientes en profundidad. Esto será una función del elemento en sí, su movilidad, y el equilibrio en que esté envuelto. Por ejemplo, se debe esperar poca absorción de fósforo de lugares profundos en consideración de su difusión aparente.

Los datos del experimento presente sugieren que las dos especies son capaces de tomar y translocar fosfatos desde niveles profundos cuando encuentran este elemento en forma soluble y en concentración relativamente alta. La capacidad relativa de las especies para absorber nutrientes, de acuerdo con su estado fisiológico, varía ampliamente con la profundidad. Sin embargo, se sabe poco del efecto de absorción de un nivel, y qué efecto puede tener en lugares sucesivos (BARLEY, 1970). Bajo las condiciones experimentales, el trébol subterráneo ha mostrado una mayor absorción total de fósforo que serradella cuando las raíces alcanzaron el nivel profundo de fósforo, mientras que serradella obtuvo más fósforo cuando éste fue aplicado solamente en la superficie.

Sin embargo, las diferencias de crecimiento de las raíces en diferentes niveles fueron sólo significativas entre especies en el nivel superior. Esto sugiere que el efecto del nivel superior sobre el profundo es principalmente a través de efectos internos en la planta, bien afectando la translocación, o la capacidad de absorción por unidad de peso de raíz.

Por otra parte, la mayor concentración de fósforo observada en las raíces profundas cuando se aplicó fósforo en las partes profundas del suelo, y las superiores cantidades de fósforo obtenidas en las partes aéreas

en la segunda y tercera cosechas, sugiere que las diferencias entre especies en la total absorción de fósforo en respuesta a la colocación de fósforo, puede ser debida a diferentes demandas en las partes superiores de la planta afectada por otros nutrientes, probablemente nitrógeno.

Los experimentos anteriores de este estudio (BLAIR y cols., 1978) han mostrado la fuerte influencia de la concentración de fósforo en el suelo sobre la nodulación y fijación de nitrógeno, y junto con observaciones del desarrollo de las raíces en profundidad en tiestos aparte, sobrantes en este experimento para ambas especies, y la explicación de las diferentes respuestas de trébol subterráneo y serradella parece ser debido a su diferente velocidad en alargamiento de la raíz permitiendo al trébol subterráneo alcanzar el fósforo colocado en profundidad antes que la serradella. Las raíces de trébol subterráneo alcanzaron el fertilizante colocado a 30-40 cm de profundidad, aproximadamente de diez a veinte días antes que la serradella.

El período vegetativo para la serradella ha sido más corto que para el trébol subterráneo. En este estudio la serradella floreció catorce días antes que el trébol subterráneo y, por tanto, el trébol subterráneo continuó en estado vegetativo durante catorce días extra, produciendo más que la serradella.

Estudios con soja (HARDY y cols., 1968) han mostrado que la eficiencia de los nódulos es más alta que la floración, y declina durante el desarrollo de las semillas cuando los nutrientes no están limitando. Dada la mayor velocidad de desarrollo en la serradella, es de esperar que sus demandas de fósforo sean mayores hasta la floración. Sin embargo, cuando esta especie alcanzó el fósforo colocado en profundidad en este experimento, ya fue de poca utilidad para estimular la fijación de nitrógeno, ya que las plantas estaban a punto de florecer y el funcionamiento de sus nódulos sería bajo. Ya que la serradella floreció antes que el trébol subterráneo, el efecto de la aportación tardía de fósforo fue más pronunciado en esta especie.

La mayor producción de los tiestos con cultivo mixto está de acuerdo con la conclusión generalmente aceptada de que las cosechas en cultivo mixto son superiores a las de los monocultivos, como ha sido supuesto por WHITTINGTON y O'BRIEN (1968), y es de interés el mayor incremento en absorción de fósforo por la misma planta cuando crece en cultivo mixto cuando el fósforo fue también aplicado en un nivel profundo, posiblemente debido a un aumento en el volumen de suelo explorado, o quizá debido a diferencias entre las especies en la forma de fosfato del suelo usado.

La proporción: materia seca/fósforo absorbido (gr:mg) fue menor para serradella que para trébol subterráneo (medias = 0,40 y 0,58), sugiriendo una inferior eficiencia de utilización del fósforo por la serradella.

De acuerdo con los resultados y observaciones se puede establecer un efecto aditivo del fósforo: a través del efecto directo del fósforo sobre el metabolismo de la planta, y a través de un aumento de la fijación de nitrógeno que resulta de la superior aportación de fósforo.

Cuando el fósforo se aplica pronto en el crecimiento de la leguminosa tiene un efecto completo. Sin embargo, cuando la aplicación de fósforo se hace tarde en el ciclo de vida de la planta el efecto sobre la fijación de

nitrógeno es muy reducido, y de aquí que la respuesta en crecimiento sea limitada.

Por tanto, parece dudoso que *Ornithopus* utilice un mecanismo de exploración profunda del suelo para su adaptación a sobrevivir en suelos arenosos profundos, y su persistencia más bien parece debida a un mejor ajuste de su ciclo vegetativo al régimen hídrico de dichos suelos. Su sistema radicular fino y posiblemente con una mayor capacidad de cambio catiónico puede permitirle utilizar formas de nutrientes que son menos asimilables para el *Trifolium subterraneum*, principalmente en aquellos suelos de mayor acidez.

BIBLIOGRAFÍA

BARLEY, K. P., 1970: «The configuration of the root system in relation to nutrient uptake». *Adv. in Agronomy*, 22:159-201.

BLAIR, G. J., y CORDERO, S. A., 1978: «The phosphorus efficiency of three annual legumes». *Plant and Soil*, 50:(2):387-398.

COOK, S. J., 1974: «Some ecological aspects of pasture degeneration». *Pb. D. Thesis UNE*, New South Wales (Australia).

HARDY, R. W. F., y NIGHT, E., 1968: «The biochemistry and postulated mechanisms of N₂ fixation». En *Progress in phytochemistry*. L. Reinheld and Y. Liwshitz (Eds.), páginas 407-498.

THOMAS, R. L.; SHEARD, R. W., y MOYER, 1967: «Comparison of conventional and automated procedures for N, P, and K analysis of plant material using a single digestion». *Agron. J.*, 59:240-243.

THROUGHTON, A., 1960: «Uptake of phosphorus-32 by roots of *Lolium perenne*». *Nature*, London, 188:593.

WHITTINGTON, W. J., y O'BRIEN, T. A., 1968: «A comparison of yields from plots sown with a single species or a mixture of species». *J. appl. Ecol.*, 5:209-13.

THE ABSORPTION OF PHOSPHORUS BY TRIFOLIUM SUBTERRANEUM AND ORNITHOPUS COMPRESSUS FROM DIFFERENT LEVELS OF SANDY SOILS

SUMMARY

One of the most important features of serradella nutrition in the literature is its ability to grow well under low fertility in deep sandy soils, because of its deep rooting habit either in monoculture or in mixture with subterranean clover. However, the data described above suggests that under medium or low fertility levels at the soil surface, little difference between subterranean clover and serradella was observed. The more erect habit of growth of subterranean clover and the higher RGR at early stage of growth could be enough to break the balance of the pasture in the early stages of establishment. In this case, competition effects on shoots and roots may be equally considered. Effects on shoots played a very important role because it can affect the supply of carbohydrates available for both roots and rhizobium development, and it may explain partially the large differences in yield obtained between plants of serradella and subterranean clover growing in mono- and mixed-culture. Competition for nutrients was strongly influenced by above ground competition and the relative importance of each cannot be measured. However, differences in plant growth rate between both species, the time that roots of each species need to reach the deeper layer, could be the most important factor affecting the uptake of P from this layer. Again the response in plant growth appears to be strongly related to the Rhizobium-phosphorus relationship and the influence of time on the changing physiology of plant, as flowering approaches.