

LA ADAPTACION FISIOLÓGICA DE FRIJOL COMUN (*Phaseolus vulgaris* L.) A BAJA DISPONIBILIDAD DE FOSFORO ¹

Johathan Lynch ¹, Kai Lonne Nielsen ¹, Robert Ebel ¹, Amy Bonser ¹, Douglas Beck ²

RESUMEN

La adaptación fisiológica de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) a baja disponibilidad de fósforo.

La baja disponibilidad de P es una limitación primaria al crecimiento de la planta en la mayoría de los suelos nativos. Los genotipos del cultivo difieren sustancialmente en su capacidad para crecer en suelos de bajo P. El comprender la base fisiológica para tal variación podría ser útil al desarrollar genotipos con eficiencia de P superior, lo cual podría tener utilidad en los sistemas de baja entrada (input) y podría permitir un uso más eficiente de fertilizantes en los sistemas de alta entrada. En el frijol, el crecimiento bajo presión por poco P se ve reducido debido al aumento de costos C, para el sistema raíz. Los contrastes genéticos en eficiencia P no fueron asociados a los requerimientos de retoño reducidos, a las asociaciones micorrizales, a las interacciones químicas con conjuntos específicos de suelo P, o con el tamaño del sistema raíz, sino que fueron asociados con la arquitectura del sistema raíz. "SimRoot", un modelo geométrico explícito del crecimiento de la raíz del frijol, confirmó que las características arquitectónicas pueden influenciar la relación de los costos C de la raíz con la adquisición de P. El crecimiento de la raíz responde dinámicamente a la presión por falta de P, a través de cambios en la proliferación de las raíces laterales y la respuesta geotrópica a las raíces basales. Las diferencias en la arquitectura de la raíz, se notan por estas respuestas del crecimiento a la presión por falta de P, y pueden ser responsables por las diferencias genéticas en eficiencia de P.

ABSTRACT

Physiological adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. Low P availability is a primary limitation to plant growth on most native soils. Crop genotypes differ substantially in their ability to grow in low P soils. Understanding the physiological basis for such variation would be useful in developing genotypes with superior P efficiency, which would have utility in low-input systems and might permit more efficient fertilizer use in high-input systems. In bean, growth under P stress is reduced because of increased C costs of the root system. Genetic contrasts in P efficiency were not associated with reduced shoot requirement, mycorrhizal associations, chemical interactions with specific soil P pools, or root system size, but were associated with root system architecture. SimRoot, an explicit geometric model of bean root growth, confirmed that architectural traits can influence the relationship of root C costs and P

¹ Departamento de Horticultura, Pennsylvania State University, University Park, 68002. USA.

² Programa del Frijol, Centro Internacional para la Agricultura Tropical (CIAT), A.A. 6713, Cali, Colombia.

acquisition. Root growth responds dynamically to P stress, through changes in the proliferation of lateral roots and the geotropic response of basal roots. Differences in root architecture arising from these growth responses to P stress may account for genetic differences in P efficiency.



INTRODUCCION

La disponibilidad del fósforo en los suelos nativos es rara vez la adecuada para el crecimiento óptimo de la planta. De los macronutrientes, K, Ca, Mg y S no son raros en la corteza terrestre ni en el agua dulce (Epstein, 1972); N es abundante en la atmósfera y está presente en la mayoría de las soluciones de suelos en concentraciones nM, mientras que P está presente en soluciones de suelo y agua dulce solamente en concentraciones μM (Reading and Taylor, 1989). En gran parte esto se debe a que P se encuentra normalmente unido a muchos constituyentes del suelo que lo hacen poco disponible o solo de vez en cuando disponible para las plantas (Sample y otros, 1980). Un problema adicional es que el ciclo P en la mayoría de los ecosistemas terrestres es de final abierto y tiende hacia el desgaste, a diferencia del ciclo N en el cual los depósitos atmosféricos proveen alimentación continua a los depósitos del suelo (Stevenson, 1986). La disponibilidad del fósforo es generalmente baja en los suelos volcánicos (Andosuelos), con alto contenido de alofano, en los suelos minerales erosionados (Oxisuelos, Ultisuelos, algunos Alfisuelos), caracterizados por química de óxidos de Fe y Al, así como suelos de bosques de coníferas (Spodosuelos). En conjunto estos suelos sostienen la mayor parte de la vegetación de la tierra y a gran parte de su población humana. El comprender la naturaleza de la adaptación vegetal a la limitada disponibilidad del fósforo tiene relevancia para la agricultura de baja-entrada que todavía predomina en muchos lugares del mundo, y a los sistemas de

alta-entrada, en donde cultivos y sistemas de cultivos más eficientes en P requerirían menos fertilizante y causarían menos contaminación ambiental. El enfoque de este artículo se basa en los más recientes enfoques para poder comprender la adaptación del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), a la baja disponibilidad del fósforo. Los posibles mecanismos fisiológicos de eficiencia de P y eficiencia de nutrientes, han sido definidos de muchas maneras y en diversos contextos (Clark, 1990). La mayoría de las definiciones comparten la concepción de que la eficiencia puede ser expresada como la capacidad de un sistema para convertir entradas (alimentación) en salidas (productos). En el caso de la eficiencia de P, expresamos este crecimiento y este rendimiento en la relación con el P disponible de los depósitos del suelo o las enmiendas del suelo, las cuales incorporan la habilidad para rendir con bajo P y con respuesta para con las entradas de fertilizantes.

DESARROLLO

Teóricamente, muchos rasgos fisiológicos distintos pueden contribuir a mejorar la eficiencia P, la cual podría eventualmente ser recombinada e incorporada a los genotipos eficientes P. Al considerar los posibles mecanismos de eficiencia P, podemos distinguir entre los rasgos que confieren eficiencia de adquisición de fósforo, o la habilidad superior para adquirir P del ambiente, y los de eficiencia en la utilización de fósforo, o la habilidad superior para convertir P en crecimiento y ren-

dimiento una vez que ha sido adquirido. Varios mecanismos posibles de la eficiencia en la utilización de P son los siguientes: Los requerimientos de P del tejido reducido podrían manifestarse como concentraciones bajas de P en el tejido. En experimentos extensivos realizados hasta la fecha, no hemos observado variación genética substancial para los requerimientos de P en el tejido bajo presión de P en estado continuo, que sea positivamente relacionado con la eficiencia de genotipo (Yan, 1995a,b; Lynch y Beebe, datos no publicados). La Fenología puede afectar la eficiencia de utilización de P al extender el tiempo disponible para su utilización fisiológica, tal como la fotosíntesis, en los recursos P de la planta. En estudios repetidos de frijoles para fenologías contrastantes (días de madurez) en ambientes tropicales en el campo, hemos observado que los genotipos de la estación más larga tienen cierta ventaja por sobre los genotipos de estación más corta, en ambientes de P bajo (datos no publicados). Este rasgo podría haber limitado la utilidad en sistemas de cultivo de frijol, sin embargo, dado que la estación de crecimiento del frijol está usualmente restringida por la distribución de la lluvia o por los requisitos de otros cultivos tales como el maíz en la rotación o en sistemas de intercultivos. También hemos observado variación importante en la eficiencia de P entre genotipos de duración similar (Yan, 1995, a,b), lo cual no podría explicarse en base a la fenología. Las reservas de P en las semillas pueden ser importantes al establecer los semilleros en suelo de bajo P. El depósito de P en las semillas puede variar por un factor de 4 entre los genotipos de semilla grande de la fuente o conjunto genético de los Andes, y los genotipos mesoamericanos de semilla pequeña (Sadeghian, 1991). Igual que con la fenología, las diferencias en eficiencia de P entre clases de semillas muy contrastantes, son de utilidad agronómica limitada, ya que las clases de semillas están asociadas a preferencias específicas de los consumidores que varían mucho entre naciones y culturas. En cualquier caso, nuestros estudios sobre el efecto de las

reservas de P en la semilla sobre los establecimientos de semilleros de genotipos de frijol en suelo de bajo P mostraron que los efectos estaban limitados a crecimiento temprano del semillero y no sería esto responsable por las diferencias genéticas en rendimiento bajo presión por falta de P (Sadeghina, 1991). También hemos observado importante variación genética en la eficiencia de P entre los genotipos del mismo tamaño de semilla, y aunque los materiales de semilla grande tendían a ser eficientes P, esto pudo deberse a las influencias asociadas del tamaño de célula en lugar de las reservas P por si mismas (Yan, 1995 a, b). Por lo tanto podemos hacer la hipótesis de que la variación genética existente para la eficiencia P en el germen-plasma del frijol, especialmente que la variación agronomicamente útil, es en gran parte debida a la variación en eficiencia de adquisición de P en lugar de la eficiencia en utilización de P. Esto parece razonable, ya uno podría esperar que los patrones de utilización de un recurso esencial aunque escaso, tal como P, podría ser determinado por el metabolismo y por la forma básica de vida de la planta, y podría por lo tanto ser relativamente uniforme, dentro de una especie cultivada. Por el contrario, la variación en la habilidad para adquirir P en primer lugar, puede ser más considerable debido a la adaptación ancestral para diversos regímenes edáficos, compuestos por una selección y cruce recientes bajo condiciones de alta fertilidad. Reportes de diferencias intra-específicas en eficiencia de adquisición de P, existen desde 1934 (Smith, 1934). Los posibles mecanismos de eficiencia de adquisición de P siguen.

Lo exudado por la raíz puede ser fosfatasas, ácidos orgánicos, y protones que pueden liberar P inorgánico de los depósitos P conectados (especialmente P orgánico, compuestos Fe-P, y compuestos Al-P), que predominan en la mayor parte de los suelos tropicales (Marschner, 1987; Uren y Reisenauer, 1988). Los frijoles también exudan fosfatasas en la rizosfera (Helal, 1990) y otras leguminosas

tales como el guisante de paloma liberan ácidos orgánicos en la rizosfera que liberan P por ligamentos complejos Fe (Ae y otros, 1990). Para determinar si la variación por exudados de la raíz, era responsable por las diferencias genéticas en eficiencia de P en el germen-plasma del frijol, hemos comparado el desempeño de un conjunto de genotipos contrastantes en suelos naturales y artificiales, en los cuales el P estaba disponible principalmente como complejos orgánicos e inorgánicos variados (Yan, 1995 a, b). Aunque algunos genotipos fueron capaces de extraer más P de los fosfatos de calcio en un medio artificial, en la mayoría de los suelos tropicales la fracción unida al calcio fue insignificante. No hubo evidencia de que alguno de los genotipos superiores fuera capaz de extraer P de depósitos no disponibles de P (fosfatos orgánicos, de hierro o de aluminio), normalmente encontrados en los suelos tropicales. Esto quedaba en contra del hecho de que los exudados fueran responsables por la variación genética existente de eficiencia de P. Hemos observado variación genética para la actividad de fosfatasa ácida en las hojas y en las raíces, pero tal variación parece estar más relacionada a la severidad de deficiencia P en los tejidos de un genotipo dado que con la adaptación superior de P (Yan, 1995, a,b; CIAT, 1986; McLachlan, 1980).

La simbiosis micorrizal entre ciertos hongos y las raíces de la mayoría de las plantas superiores es muy importante para la adquisición de P (Abbott y Robson, 1982; Bolan, 1991; Koide, 1991). Los frijoles son moderadamente micotróficos en que responden a las infecciones micorrizales pero son capaces de buen crecimiento sin el simbionte fungal (Lynch *et al.*, 1991). Nuestras observaciones de campo sobre la colonización micorrizal de las raíces del frijol mostraron que están altamente infectadas en forma uniforme, con cerca de 60 a 80% de la longitud de la raíz conteniendo simbiontes fungales, sin importar el tratamiento P ni el genotipo (Yan, 1995 a,b.). De hecho, en una prueba repetida diseñada específicamente

para buscar variación genética en la colonización micorrizal de las raíces del frijol (25 genotipos de frijol con tres especies fungales en un control esterilizado) no pudimos concluir en nada, ya que todos los tratamientos, incluyendo los tratamientos de control estéril, fueron altamente colonizados. Las calificaciones genéticas de eficiencia P en ambientes de campo y en substratos artificiales de ambiente invernadero son similares (Yan, 1995, a,b.), indicando esto que la presencia o ausencia del inóculo fungal no es responsable por la variación genética existente en eficiencia P.

La actividad y arquitectura de la raíz son especialmente importantes para la adquisición de P ya que la relativa inamovilidad de P en el suelo hace que la adquisición P por la planta sea muy dependiente de la exploración eficiente del suelo, en el tiempo y en el espacio (Barber, 1984). Hemos observado variación genética sustancial en el crecimiento y la arquitectura de los sistemas de raíces del frijol, con evidencia preliminar de que los genotipos eficientes P tienen un sistema muy ramificado y vigoroso de raíces con un gran número de puntos de crecimiento (Lynch y Van Beem, 1993). Además, varias líneas de evidencia teóricas y empíricas indican que la arquitectura de la raíz (La forma tridimensional del sistema de la raíz a través del tiempo) puede ser la base de las diferencias genéticas en eficiencia P en el frijol, como se discute a continuación.

La importancia del crecimiento y arquitectura de la raíz en eficiencia P

Una manera útil de considerar la eficiencia fisiológica de un proceso tal como la adquisición P es el emplear una analogía económica, en donde la adquisición P es el "beneficio" derivado de los "costos" de la planta, asociados con el constituyente primario de la materia seca de la planta y que está íntimamente unido al metabolismo de la planta (Reekie y Bazzaz, 1987). Aplicando este paradigma eco-

nómico de la función de la planta al problema de la eficiencia de adquisición de P, podemos analizar la eficiencia fisiológica de los sistemas de raíz, comparando los costos C de la construcción de la raíz, del mantenimiento y de las actividades con el beneficio del P adquirido por el sistema raíz procedente del ambiente. Operacionalmente, definimos la relación de adquisición de P y de los gastos de carbón bajo tierra (la cual será una relación dinámica en lugar de simple) como la Eficiencia en Adquisición de Fósforo, o E.A.F. La evidencia por el modelo, en conjunto con datos sobre análisis de crecimiento y estudios de partición, ha demostrado que los costos de carbono del sistema raíz pueden limitar el crecimiento de la planta bajo condiciones de baja fertilidad del suelo (Freden *et al.*, 1989; Lynch *et al.*, 1991). Por ejemplo, un modelo simple de simulación de economía del carbono usando datos de un estudio recientemente realizado sobre el

crecimiento del frijol, bajo condiciones P variables (Lynch *et al.*, 1991) indica que la ganancia de biomasa por área de unidad de hoja está debajo de la deficiencia P debido a que cada unidad de área de hoja tiene una carga mayor de tejido heterotrófico (primordialmente el sistema raíz) que sostener, y no debido a que la fotosíntesis fue afectada (Cuadro 1). De hecho, el modelo predice que las plantas con tensión por falta de P solamente retienen cerca del 25% de C adquirido a través de la fotosíntesis, en contraste con un 75% retenido por las plantas con P alto. Medidas experimentales de la distribución de C en frijol con tensión por falta de P, confirman estas predicciones del modelo (Figura 1). Ya que el crecimiento de la raíz es importante en la adquisición de P, aunque el consumo de C por las raíces sea una retención primordial del crecimiento de plantas con tensión por falta de P, sería razonable asumir que los genotipos con sistemas de raíces que usan

Cuadro 1. Modelo de simulación del balance de C en frijoles, basada en datos para la fotosíntesis de las hojas y locación de biomasa (Lynch, y otros, 1991), y valores publicados para la respiración de los tejidos. El modelo simulaba el crecimiento del frijol cv. EMP 84 a través de 34 días, y predecía el peso seco de la planta y el área de hojas en forma exacta. Estimaba la retención de C, calculada como el total de C retenido dividido por el total de C fijado, lo cual fue fuertemente reducido por la presión por falta de P. Los datos no publicados son de J. Lynch, A. Lauchli, y E. Epstein.

Variable	Datos	
	Observado	Modelo
P Bajo		
Peso seco (g)	1.1	1.1
Área de Hoja (cm ²)	83	83
Retención de C	—	0.26
P Medio		
Peso seco (g)	8.2	8.6
Área de Hoja (cm ²)	950	875
Retención de C	—	0.55
P Alto		
Peso seco (g)	20.5	20.7
Área de Hoja (cm ²)	2889	2270
Retención de C	—	0.62

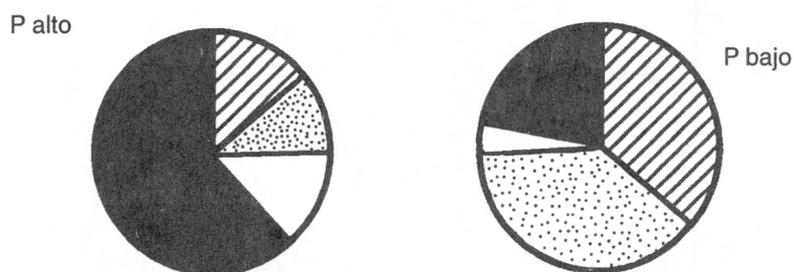


Fig. 1. Distribución diurna de C en el frijol durante antesis, como el porcentaje de tiempo diurno neto de fijación de C.

Rayado = respiración C raíz diurna.

Puntillado = respiración C raíz nocturno.

Blanco = respiración C retoño nocturno.

Negro = fijación C retoño diurno, fijación no perdida durante la respiración.

Los datos confirman las predicciones del modelo de que los costos C de la raíz son importantes para los frijoles en tensión por falta de P. Creemos que los costos C de la raíz en plantas en tensión por falta de P, son responsables por la baja retención de C. (Cuadro 1).

menos C en adquirir P o que adquieren más P por unidad C usada, tendrán un desempeño superior en suelos de bajo P. Aunque la arquitectura de la raíz (la configuración tridimensional de un sistema de raíz) determine la exploración del suelo en el tiempo y en el espacio, y debiera, por lo tanto, influenciar la EAF, esta relación ha sido poco estudiada y es poco comprendida, primordialmente por la dificultad de conceptualizar y de analizar la arquitectura de la raíz. Fitter y sus colegas (Fitter, 1991; Fitter *et al.*, 1991), sugieren sobre la base de modelos abstractos de topología bidimensional y tridimensional de la raíz, que la arquitectura de la raíz debería influenciar la EAF. Desarrollamos un modelo geométrico explícito del crecimiento de la raíz en tiempo y espacio (SimRoot), que incluye datos empíricos para la distribución espacial de C, respiración, exudación y deposición de biomasa a lo largo de los ejes de la raíz del frijol, para demostrar que las arquitecturas contrastantes de las raíces, pueden tener muy diferentes EAF (Figuras 2 y 3, Davis, 1993; Nielsen *et al.*, 1994). Los efectos arquitectónicos del EAF

fueron relacionados con las diferentes proporciones del crecimiento y maduración del tejido de la raíz, arquitecturas contrastantes, ya que los perfiles de uso de C fueron dinámicos a lo largo de los ejes de la raíz, y también variaron los grados de competición espacial entre las raíces adyacentes dentro de un sistema de raíz. Las características arquitectónicas específicas que pueden contribuir a la EAF de los sistemas de raíz del frijol están siendo investigados a través de modelos continuos acoplados a la medición de los presupuestos de C y P en genotipos contrastantes de frijol. Grandes diferencias en el desempeño entre los diferentes genotipos en respuesta a la disponibilidad de P, fueron observadas en experimentos de campo (Lynch y Beebe, 1995). Cuatro genotipos contrastantes, G19842 y G23275, que eran eficientes, y BAT881 y G5273, que eran ineficientes bajo condiciones de suelo de bajo P en el campo, fueron comparados en un experimento preliminar de invernadero. Las plantas fueron cultivadas bajo varios niveles de P para determinar algunos de las características arquitectónicas y

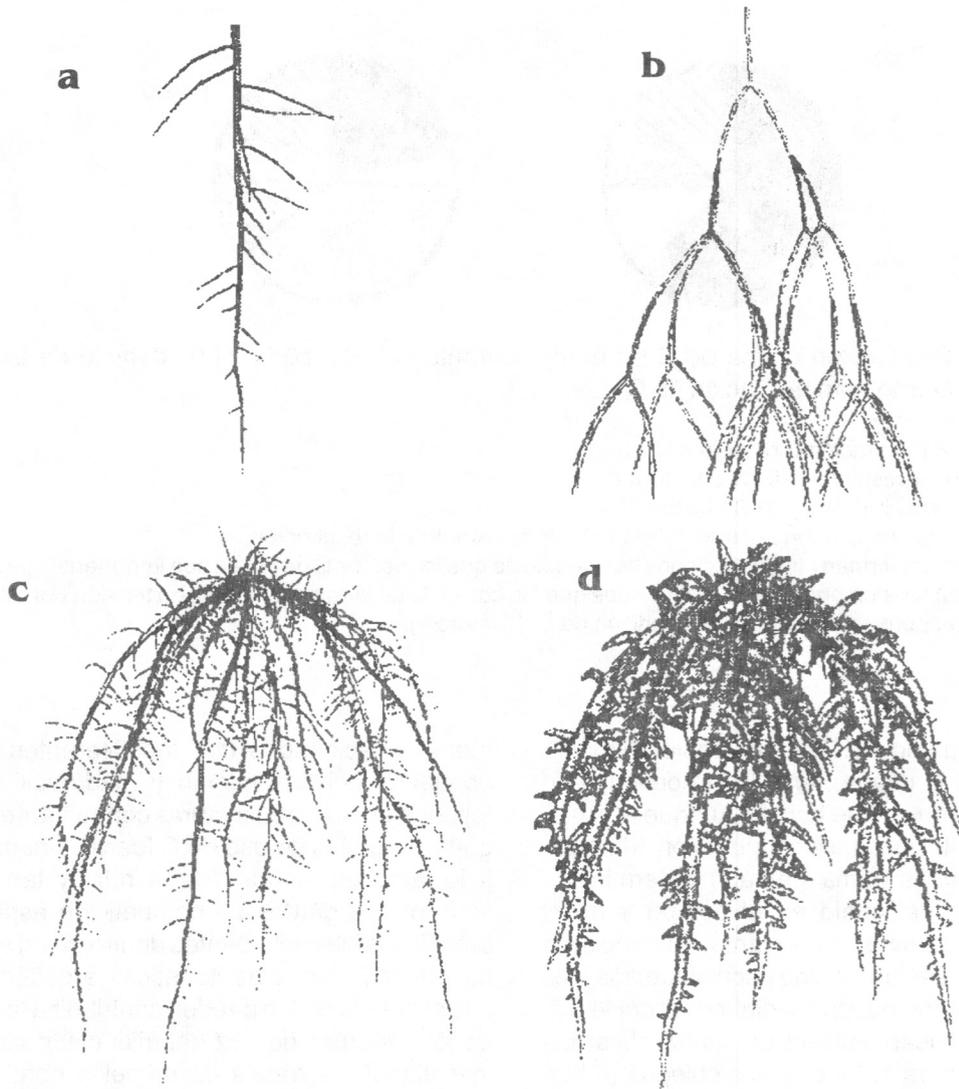


Fig. 2. La simulación geométrica del crecimiento de la raíz del frijol usando el SIMROOT.
 a) Arquitectura de la raíz en diseño "hueso de pescado".
 b) *Phaseolus vulgaris* L, cv "Carioca" y su sistema de raíz.
 c) Arquitectura dicotomial de raíz.
 d) Raíz madura de retoño de "Carioca".
 e) Zonas de falta de P alrededor del sistema de raíz de "Carioca". La configuración del sistema de raíz de "Carioca" fue derivada de observaciones de plantas crecidas en el suelo en los trópicos, mientras que las configuraciones del diseño hueso de pescado y las arquitecturas dicotomiales son extremos topológicos sintéticos. Las zonas de falta de fósforo fueron estimadas a partir de la tasa de difusión de P en suelos con buena agua.

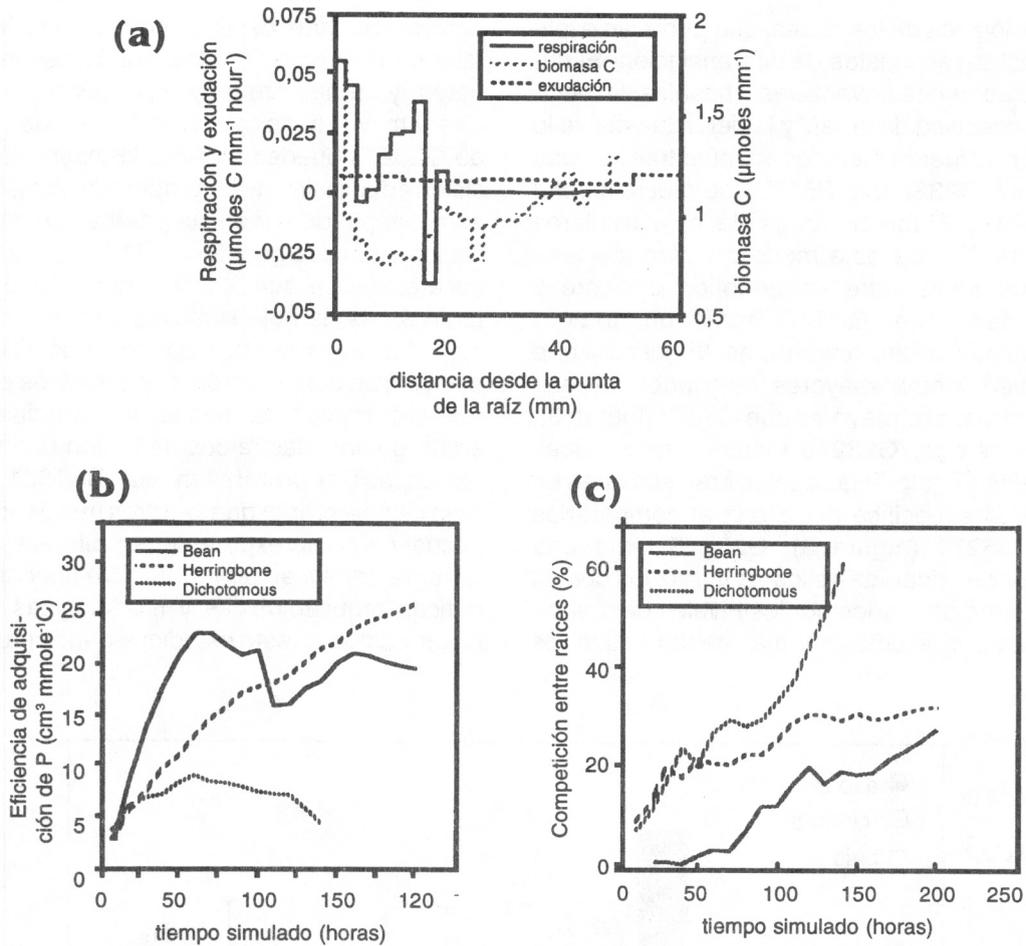


Fig. 3. a. Distribución de la inversión de carbono a lo largo de los ejes de la raíz de frijol cv. G4000. b. Eficiencia de la adquisición de P sobre el tiempo, contrastando arquitecturas de raíces (como se muestra en la FIG. 2) y como fue simulado por SIMROOT. c. Competición inter-raíces sobre el tiempo, para arquitecturas de raíces contrastantes (como se muestra en la Fig. 2), y como fue simulado por SIMROOT.

Usando la información de la inversión de C mostrada en la Fig. 3a y la información sobre adquisición de P, como se muestra en la Fig. 2e, el EAF fue estimado sobre el período de tiempo, para cada una de las arquitecturas mostradas en la Fig. 2a-c. La Fig. 3b indica que las arquitecturas radicales contrastantes tienen diferentes EAF. La Fig 3c muestra la competición inter-raíces (traslape de zonas con faltante de P), y esto puede ser responsable por las diferencias de EAF en las arquitecturas radicales contrastantes.

morfológicos de las raíces, que pudieran explicar estas respuestas de diferenciación. El número de raíces adventicias y basales, la longitud específica de la raíz y la densidad del vello de la raíz fueron medidos en muestras intactas de raíz. G232725 y G5273 que crecieron con suficiente P tenían áreas de hoja similares (Figura 4) y de este modo ofrecían la mejor comparación entre un genotipo eficiente y uno deficiente. G23275 tenía un número mayor de raíces adventicias (Figura 5) que también tenían mayores longitudes específicas de la raíz, mayores que G5273 (Figura 6). Sin embargo, G23275 tenían menos raíces basales (Figura 7) las cuales eran similares en longitud específica de la raíz al compararlas con G5273 (Figura 8). G23275 tenía una mayor densidad de vellos de la raíz los cuales no fueron afectados por los niveles de fósforo mientras que G5273 tenía menos vellos los

cuales parecían declinar con la tensión por falta de P (Figura 9). Una longitud específica mayor y un número mayor de raíces adventicias y mayor densidad de vellos en las raíces de G23275 pueden explicar la mayor eficiencia en adquisición de P comparada con G5273, como se puede ver en las pruebas de campo. De los otros dos genotipos, G19842 tenía mayor área de hoja que G23275 y que G5273, pero tenía áreas de hoja similares bajo P medio y bajo. La única ventaja aparente de G19842 comparado con los otros dos genotipos era un número mayor de raíces adventicias, sin embargo aquellas raíces no tenían una longitud específica de raíz tan alta. BAT881 tenía área de hoja menor que los otros tres genotipos lo cual no podía explicarse por diferencias en las características de la raíz. De las características arquitectónicas y morfológicas de la raíz medidos en este estudio, algunos parecen

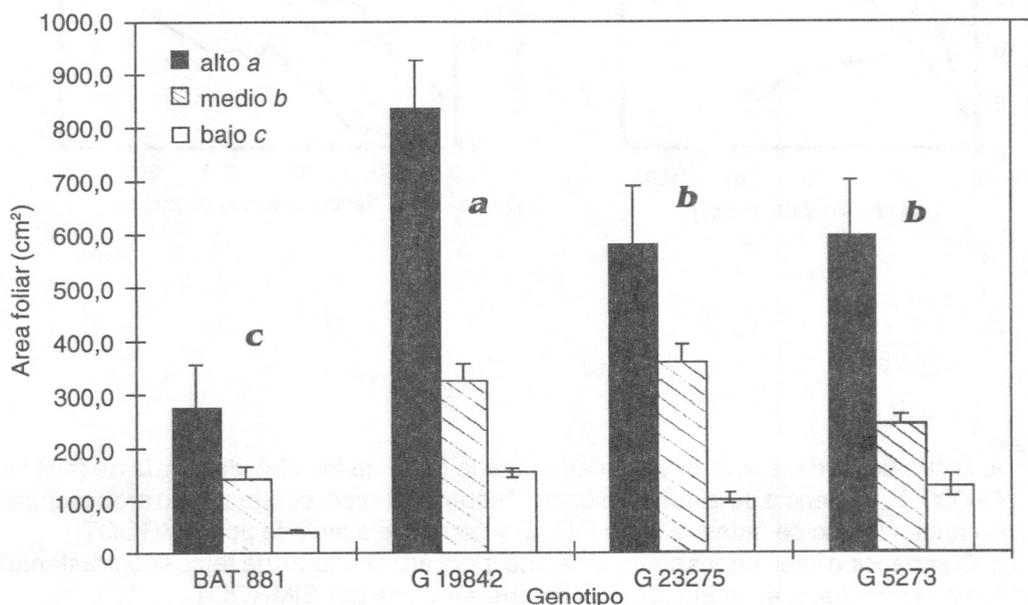


Fig. 4. El área de hoja de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son media #177#SE. La diferentes letras adyacentes a los tratamientos P en la leyenda, indican diferencias importantes. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

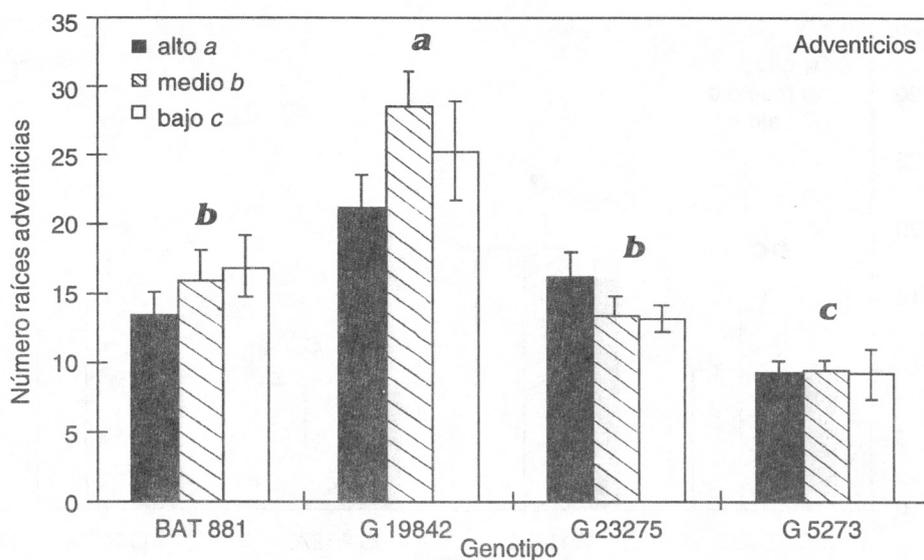


Fig. 5. El número de raíces adventicias superiores de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son la media #177#SE. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

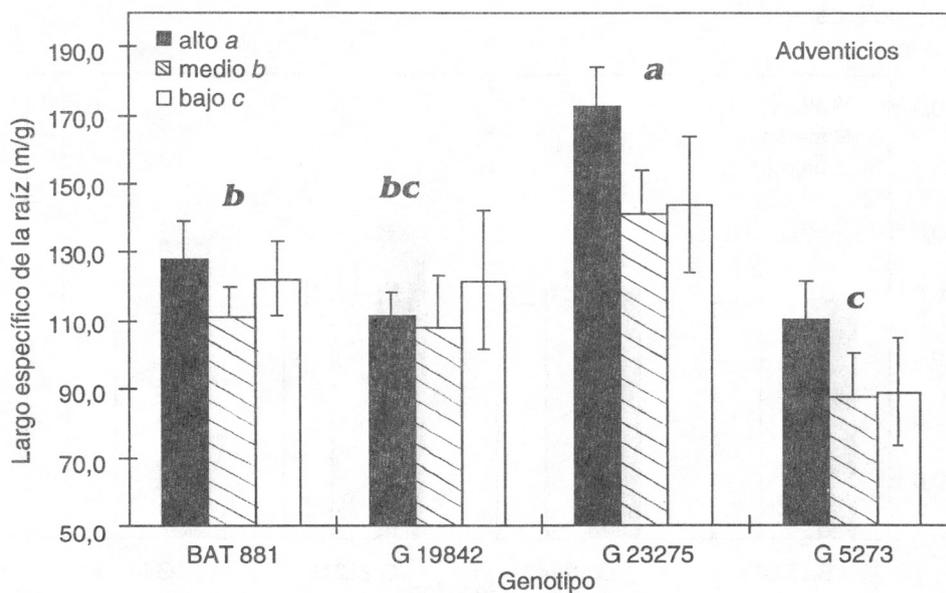


Fig. 6. Longitud específica de raíz en raíces adventicias superiores de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son media #177#SE. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

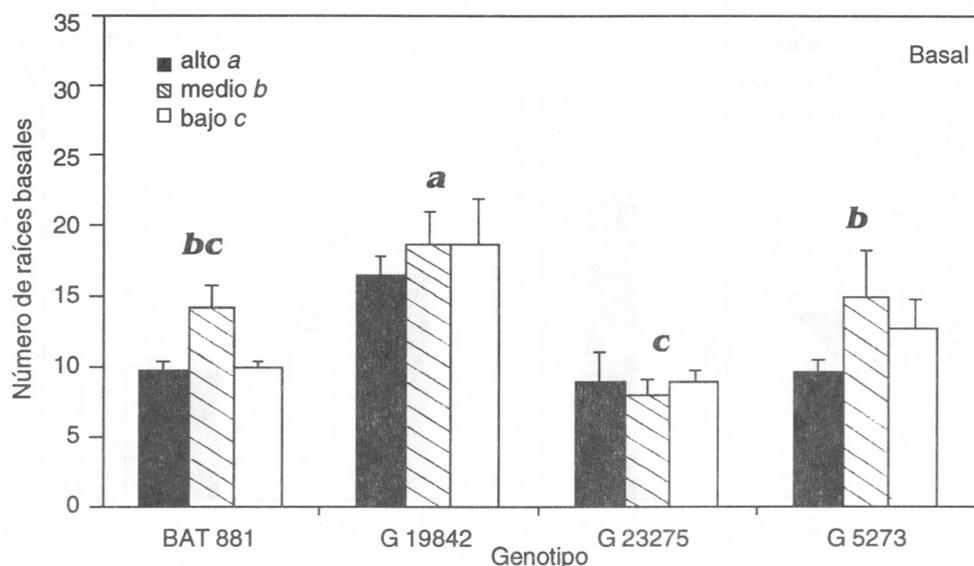


Fig. 7. Número de raíces adventicias inferiores de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son la media #177#SE. Las diferentes letras adyacentes a los tratamientos P en la leyenda, indican diferencias importantes. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

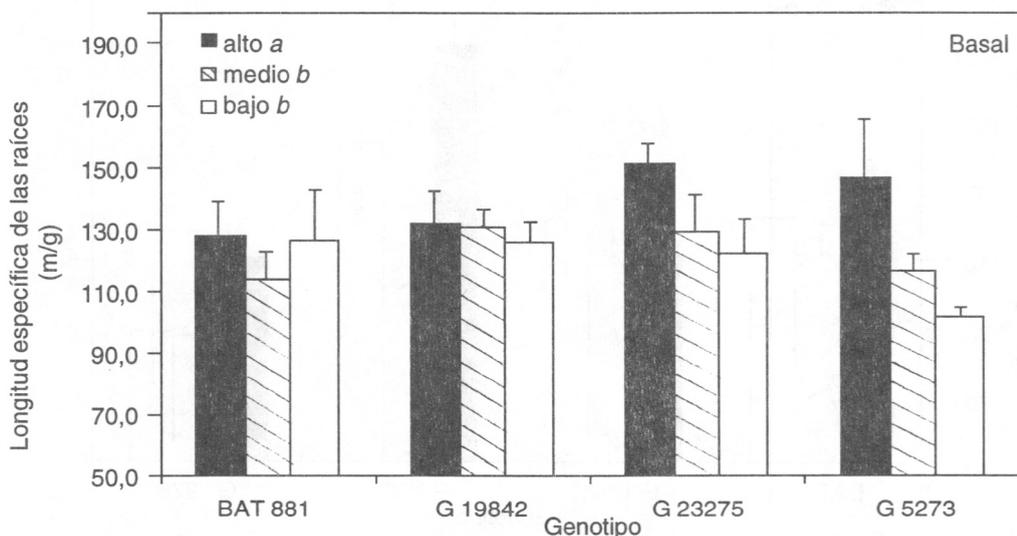


Fig. 8. Longitud específica de las raíces adventicias inferiores de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son la media #177#SE. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

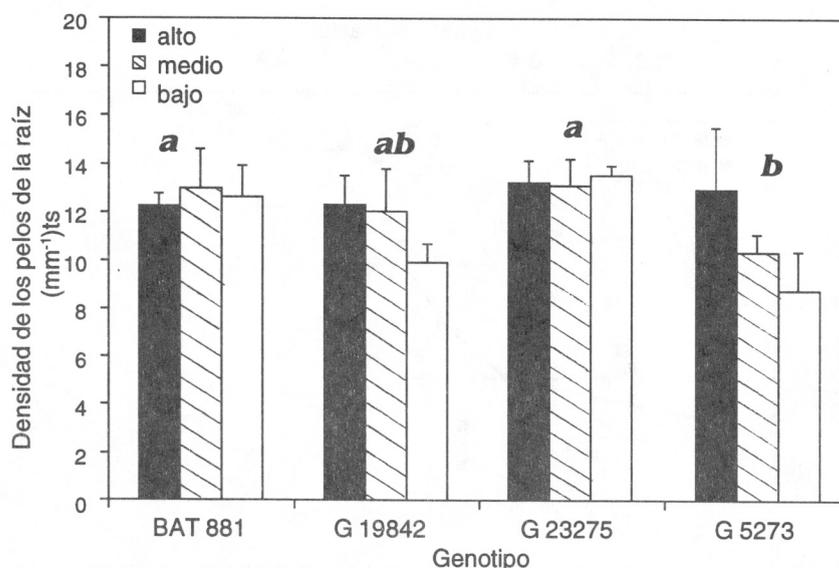


Fig. 9. Densidad de los vellos de la raíz del segundo orden de laterales de los dos genotipos eficientes en P (G19842 y G23275) y los dos ineficientes en P (BAT881 y G5273) desarrollados bajo varios niveles de P en el suelo. Los datos presentados son la media #177#SE. Las diferentes letras colocadas arriba de las barras, indican las diferencias entre los genotipos.

explicar al menos algunas de las diferencias en la respuesta de la planta a la tensión por falta de P observada en el campo. Un mayor obstáculo a la explotación de las características arquitectónicas en agronomía y en cruzamiento, es la dificultad en cuantificar la arquitectura de la raíz en una forma útil y tabulada.

Un enfoque relativamente nuevo es la cuantificación de la arquitectura de la raíz con geometría fractal. La geometría fractal es un sistema de geometría que mejora la descripción de los objetos naturales complejos, es mejor que la geometría euclidiana (Mandelbrot, 1983). Un fractal es un objeto que tiene una dimensión no-entera, y que los objetos fractales se aproximan a los sistemas de raíces en un ámbito finito de escalas (Tatsumi *et al.*, 1989). Es razonable esperar que la geometría fractal pueda proveer sumarios cuantitativos y enfoques funcionales a la arquitectura de raíz que

hasta ahora han eludido a los investigadores que usan la geometría euclidiana (Berntson *et al.*, en prensa).

Aunque el análisis fractal de los sistemas excavados de raíces pueda no ser válido, la geometría fractal de un sistema raíz en tres dimensiones espaciales, puede ser estimado a partir de mediciones de la geometría fractal en 1 o 2 dimensiones espaciales, en la misma forma que puede ser medido a partir de capas superiores del suelo y de trincheras expuestas (Nielsen y Lynch, 1994, datos no publicados). Hemos observado variación genética para la dimensión fractal de raíz en genotipos de frijol que parece estar relacionada con la intensidad de ramificación (Lynch y Van Beem, 1993), y se ha observado recientemente que la baja disponibilidad de P cambia los perfiles bidimensionales de dimensión fractal en los sistemas de raíz de frijoles (Figura 10). Estas

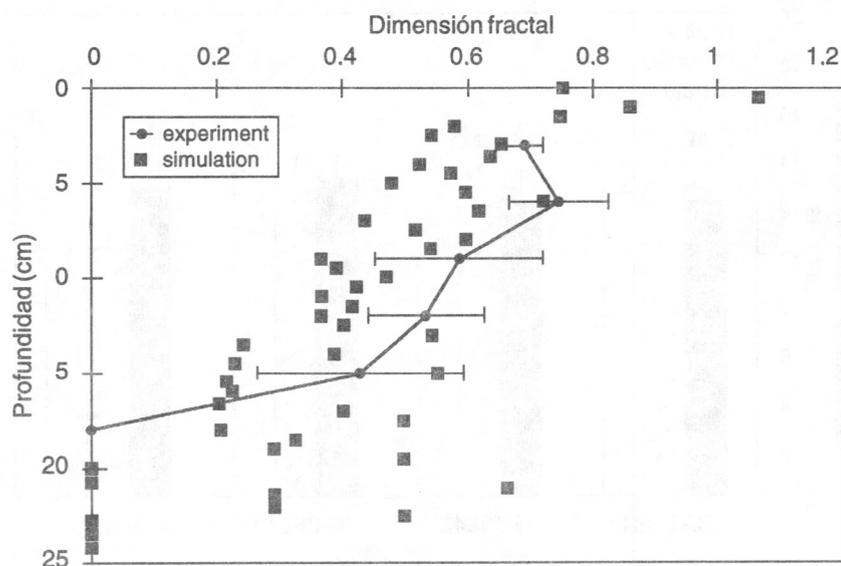


Fig. 10. Dimensión bidimensional fractal de las intersecciones horizontales planares con sistemas radicales del frijol verdaderos y simulados. Los puntos conectados por líneas representan a retoños reales de frijol cv Carioca, diez días después de plantados en cultivos de arena sin tensión. Cada punto es la media de 4 plantas, las barras representan el SE. Los puntos no conectados (n) representan las raíces simuladas de cv Carioca a 240 horas de edad.

observaciones sugieren que las propiedades fractales de los sistemas de raíces pueden ser útiles al distinguir los patrones de ramificación de la raíz de los distintos genotipos bajo presión de P. Estamos ahora desarrollando técnicas para la caracterización en el campo de perfiles fractales bidimensionales para la exploración de la utilidad de este tipo de análisis en los programas de cruzamiento.

La plasticidad y la Eficiencia en Adquisición del Fósforo.

Otro rasgo en la raíz que puede ser importante para la eficiencia de P es la plasticidad o la habilidad para sentir y responder para así localizar o lograr cambios temporales en la disponibilidad de P, (Para una discusión más

extensa, ver Grime y otros, 1991 y sus referencias). Se ha conocido por cierto tiempo que las raíces proliferan en zonas de alta disponibilidad de P) (p.e. Drew y Sakerr, 1978). Hemos observado que tanto las respuestas globales como locales del sistema de raíz del frijol a la tensión por falta de P permite una mayor explotación de la zona rica en P a un "costo" reducido de la biomasa, sugiriendo esto que la plasticidad en verdad aumenta la EAF (Cuadro 2, Snapp y Lynch, 1993). También hemos observado recientemente la estimulación de la ramificación de la raíz en respuesta a una baja disponibilidad de P, en el ambiente inmediato de la raíz (Figura 11). Los genotipos de frijol contrastan en su grado de plasticidad de raíz en respuesta a la tensión por falta de P (Figura 11). Las raíces del frijol también pueden cambiar su curvatura geotrópica en respuesta a la baja

Cuadro 2. Estimados de los costos asociados con la inversión de las raíces en lote P con plantas P Bajo y P Alto. Las raíces fueron divididas en raíces finas y gruesas, y el porcentaje de contribución de las raíces finas a los estimados de costos, fue lo que se reportó. Las plantas de bajo P fueron capaces de explotar un lote de P, como se evidencia por la longitud de la raíz en el lote, con comparativamente poca inversión en la biomasa y en el P de la raíz, aumentando la proporción de raíces finas hacia raíces gruesas. Las desviaciones media y estándar se presentan en las 5 réplicas. Los datos no publicados son de S. Snapp, R. Koide y J. Lynch.

Inversión en plantas del lote P	Plantas de P Bajo	Raíces finas de P Bajo	Plantas de P Alto	Raíces finas de P Alto
Longitud de Raíz (m)	1,4 (0,7)	97%	1,7 (0,4)	96%
Biomasa (mg)	30 (11)	70%	65 (16)	58%
Fósforo (mg)	0,06 (0,02)	88%	0,11 (0,03)	73%

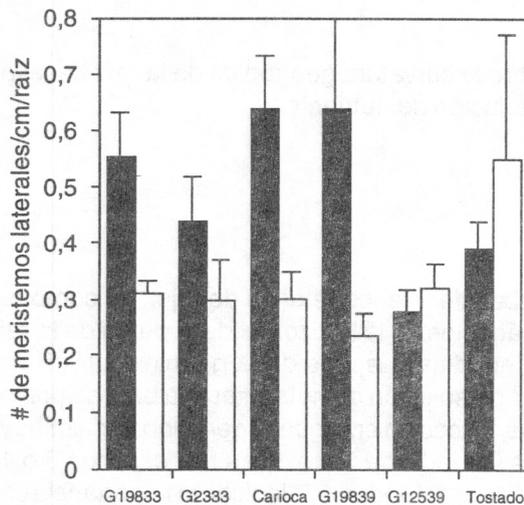


Fig. 11. La simulación de la ramificación lateral en genotipos de frijol deficientes de P. Las plantas crecieron 9 días en bolsas provistas de 1 nM con P (barras con puntos) o sin P (barras negras). Cada barra es la media de 5 réplicas, con SE. Los efectos de provisión de P, genotipo y de interacción P x genotipo, fueron importantes al momento de $P = 0,0001$.

disponibilidad de P, cambiando por lo tanto el volumen total de suelo explorado por la cofia de las raíces basales (las raíces basales son las ramificaciones principales laterales desde la base (taproot) en los retoños de dicotiledoneas),

así como la proporción del sistema de raíces en la capa superior del suelo, en donde la disponibilidad de P es típicamente mayor que en el subsuelo (Figura 12). La variación genética también se ha observado en la interacción de tensión por falta de P y en el gravitropismo (Cuadro 3), y lo cual es muy interesante, los genotipos con poco crecimiento de raíz se doblan angularmente según los retoños van progresando, en suelos de bajo P (Figura 13). Este tipo de explotación selectiva de los micro-ambientes de suelos específicos podrían contribuir significativamente a la eficiencia del sistema radical para así disponer los gastos de C en porciones del ambiente con la mayor disponibilidad de P.

Proyectos Futuros:

Basándose en la evidencia empírica y teórica arriba anotada, podemos hipotetizar que las diferencias genéticas para la eficiencia de P en el germoplasma del frijol son causadas primordialmente por la variación genética de las características de las raíces. La biología de la raíz todavía es poco comprendida y es un área metodológicamente retardada, en las ciencias botánicas, y con el fin de investigar esta hipótesis en el germoplasma del frijol debemos referirnos a muchos temas metodológicos y

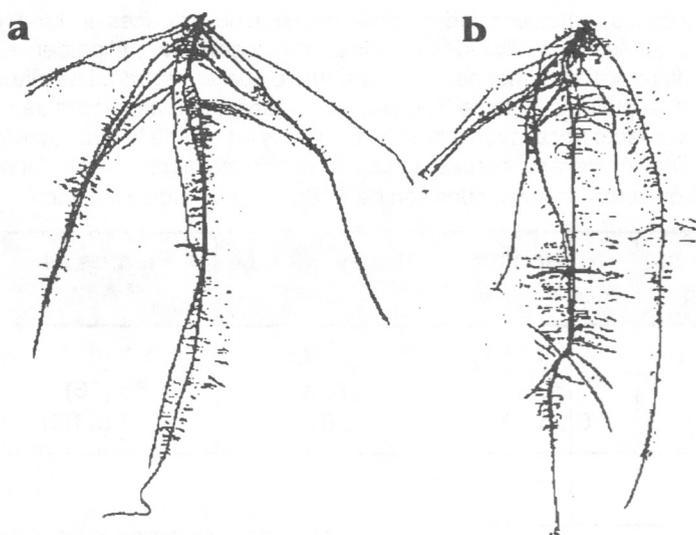


Fig. 12. El efecto de la tensión por falta de P, sobre la curvatura geotrópica de la raíz basal de retoños de frijol crecidos por 5 días en solución de nutrientes:
 a. Con 1 nM de P.
 b. Sin P.

Cuadro 3. El ángulo de ramificación de las raíces basales de los retoños de frijol, tal como fue afectado por la disponibilidad de P. Los ángulos de la horizontal de la punta de la raíz creciendo en bolsas, fueron medidos siete días después de la germinación (5 días después de emerger), tanto con 0 o 1 nM de solución de nutrientes. La baja disponibilidad externa de P aumentó el ángulo de ramificación en algunos genotipos y disminuyó o no tuvo efecto en otros. Cada valor es la media de 3 o plantas réplicas, con 5 o 10 raíces basales por planta, seguidas por el error estándar, *, ** indican la importancia con $P \leq 0.05$, 0.01 , respectivamente. ANOVA indicaba el efecto del genotipo ($F=4.483$, $P \leq 0.001$), y la interacción de genotipo y tiempo ($F=6.763$, $P \leq 0.001$), que tenían efectos importantes sobre el ángulo de ramificación de la raíz. Datos de Bonser y otros, 1994.

Genotipo	Angulo de Ramificación a partir de la Horizontal		
	+P	-P	F(Efecto P) de la ANOVA
GI19839	51,5 (5,4)	39,8 (5,3)	3,140
BAT1224	53,4 (3,8)	41,8 (3,4)	3,031
GI9833	72,1 (3,0)	57,9 (3,1)	6,271*
G12539	66,6 (3,4)	55,2 (3,5)	8,388**
DOR364	61,8 (5,0)	53,8 (5,4)	0,489
Carioca	65,2 (7,1)	58,6 (6,9)	0,530
G2333	59,5 (5,0)	69,5 (7,0)	4,593

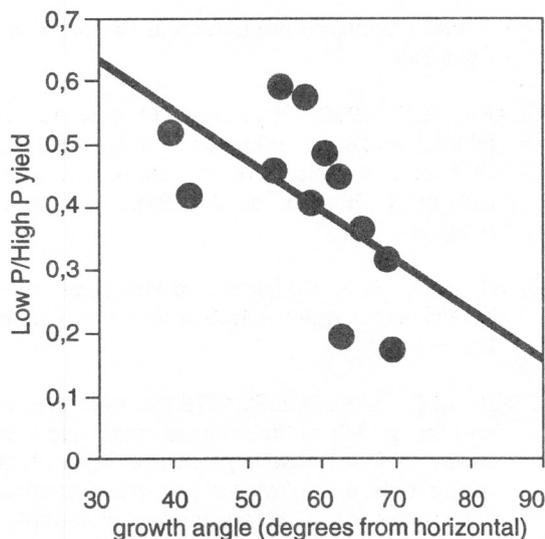


Fig. 13. La correlación entre el ángulo de crecimiento 5 días después de la emergencia de la raíz basal para raíces que crecieron sin P y su rendimiento, calculado como la relación entre rendimientos de semillas de bajo P y alto P. Los valores representan las medias de todas las raíces basales 5 días después de la emergencia de cuatro plantas crecidas sin P. Cada punto representa un genotipo. Los datos relativos de rendimiento fueron tomados de experimentos en el campo realizados en el CIAT. (1988, 1989, 1990, D. Beck, datos no publicados).
 $R^2 = 0,315$.
 $P = 0,067$.

Los genotipos son: G19839, A750, Antioquia8, G12539, Carioca, Calima, G16140, G5166, G2633, G13764 y G2333.

conceptuales de mayor importancia. Metodológicamente, debemos desarrollar herramientas apropiadas para analizar, cuantificar y resumir la actividad de la raíz en el tiempo y el espacio. Conceptualmente, debemos desarrollar maneras de pensar sobre la interrelación

de la topología de la raíz (estructura ramificada bidimensional), su arquitectura (configuración tridimensional del sistema radical), y su plasticidad, en un contexto funcional que permita la validación de hipótesis específicas relacionadas con el impacto de las características de la raíz en el bienestar de la planta (lo cual puede ser expresado en términos de rendimiento en el contexto agrícola). Creemos que los modelos de simulación de arquitectura de la raíz serán un enfoque muy útil, ya que la arquitectura de los sistemas radicales reales es tan compleja y difícil de cuantificar (Wullshleger *et al.*, 1993). Los presupuestos de carbón también pueden ser útiles como un medio de cuantificar la eficiencia fisiológica de sistemas radicales contrastantes. La geometría fractal puede proveer perspectivas útiles del análisis y medición de la arquitectura radical (Berntson *et al.*, en prensa, Nielsen y Lynch, 1994). En cuanto exista mayor información en relación con la base genética de las características de la raíz, la manipulación genética directa permitirá una evaluación rigurosa de las hipótesis concernientes con la formación y función de la raíz. Creemos que existe un gran potencial para el desarrollo de cultivos de frijol eficiente en P. El darse cuenta de tal potencial requerirá un esfuerzo multidisciplinario que incluirá a criadores de plantas, fisiólogos, y biólogos moleculares, trabajando juntos para caracterizar, comprender y manipular los recursos genéticos del frijol.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los muchos colaboradores, estudiantes y mentores quienes contribuyeron a la investigación. En forma resumida incluimos a los Drs. Andre Lauchli y Emanuel Epstein, de la Universidad de California en Davis. Dr. Yan Xiaolong, de la Universidad Agrícola del Sur de China. Dr. Sieglinde Snapp,

de la Fundación Rockefeller. Dr. Andrei Jablokow, Dr. Roger Koide, Robert Davis, y Jae Pyo Han de la Universidad del Sur de Pensilvania. Esta investigación fue en parte respaldada por USDA-NRI por una donación 94371000311 y una donación NSF BIR 9220330, para JPL.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. 1982. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Aust J Agric Res* 33:389-408.
- AE, N.; ARIHARA, J.; OKADA, K.; YOSHIHARA, T.; JOHANSEN, C. 1990. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science* 248: 477-480.
- BARBER, S.A. 1984. *Soil Nutrient Bioavailability, a Mechanistic Approach*. John Wiley & Sons, New York.
- BEEBE, S.; LYNCH, J.; TOHME, J.; OCHOA, I. 1992. Genetic diversity for phosphorus efficiency in landraces of *Phaseolus vulgaris* L. Poster presented at the International Crop Science Congress. Ames, Iowa.
- BERNSTON, G.M.; LYNCH, J. P.; SNAPP, S. *Fractals and Plant Root Systems: Current Perspectives and Future Applications Chaos and Fractals in Soil Science*
- BLOOM, A.J.; CHAPIN, F.S.; MOONEY, H.A. 1985. Resource allocation in plants: an economic analogy. *Ann Rev Ecol Syst.* 16:363-392.
- BOLAN, N.S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134:189-207.
- BONSER, A.B.; LYNCH, J.P.; SNAPP, S. 1994. Differences in gravitropic response and branching angle in response to phosphorus stress in genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiology*, in press (Abstr.).
- CIAT. 1986. *Bean Program Annual Report*. Cali, Colombia.
- CLARK, R.B. 1990. Physiology of cereals for mineral nutrient uptake, use, and efficiency. *In: Crops as enhancers of nutrient use*, eds. Baligar & Duncan, pp 131-210, Academic press.
- DAVIS, R.D. 1993. Modeling and visualization of botanical root systems. M.S. thesis, Penn State University.
- DREW, M.C.; SAKER, L.R. 1978. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increase in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake, in response to a localized supply of phosphate. *J. Exp. Bot* 29:435-451.
- EPSTEIN, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. John Wiley and Sons, New York.
- FITTER, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. p. 3-24. *In: Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi (eds.) Plant Roots, the Hidden Half*. Marcel Dekker, Inc., New York.
- FITTER, A.H.; STICKLAND, T.R.; HARVEY, M.L.; WILSON, G.W. 1991. Architectural analysis of plant root systems. I. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118: 375-382.
- FREDEEN, A.L.; RAO, I. M.; TERRY, N. 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiol.* 89:225-230.
- GRIME, J.P.; CAMPBELL, B.D.; MACKEY, J.M.L.; CRICK, J.C. 1991. Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. pp 381-397 in *Plant Root Growth: an Ecological Perspective*. D Atkinson, ed. Blackwell, London.
- HELAL, H.M. 1990. Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates. *Plant Soil* 123:161-163.
- KOIDE, R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand, and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol.* 117:365-386.

- LYNCH, J.; BEEBE, S.E. 1995. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. *Hortscience* 30:1165-1171.
- LYNCH, J.; LAUCHLI, A.; EPSTEIN, E. 1991. Vegetative growth of the common bean in response to P nutrition. *Crop Science* 31:380-387.
- LYNCH, J.; VAN BEEM, J. 1993. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Science*, 33:1253-1257.
- MANDELBROT B.B. 1983. *The Fractal Geometry of Nature*. New York, W. H. Freeman and Co.
- MARSCHNER, H. 1987. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, New York.
- MCLACHLAN, K.D. 1980. Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. II. Variation among wheat roots. *Aust. J. Agric. Research* 31:441-448.
- NIELSEN, K.L.; LYNCH, J.P.; JABLOKOW, A.G.; CURTIS, P.S. 1994. Carbon cost of root systems: an architectural approach. *Plant and Soil*. in press.
- NIELSEN, K.N.; LYNCH, J. P. 1994. Fractal analysis of bean root systems. *Agronomy Abstracts* 1994. (Abstr.)
- REEKIE, E.G.; BAZZAZ, F.A. 1987. Reproductive effort in plants. 2. Does carbon reflect the allocation of other resources? *Am. Nat.* 129: 897-906.
- RENDIG, V.V.; TAYLOR, H.M. 1989. *Principles of Soil-Plant Relationships*. McGraw-Hill, New York.
- SADEGHIAN, S. 1991. Influencia de algunas características de las semillas y plantulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) sobre la tolerancia a la baja disponibilidad de fosforo en el suelo. MS thesis, National University of Colombia, Palmira.
- SAMPLE, E.C.; SOPER, R.J.; RACZ, G.J. 1980. Reactions of phosphate fertilizers in soils. *In: The Role of Phosphorus in Agriculture*, Khasawneh et al. eds. ASA.
- SMITH, S.N. 1934. Response of inbred lines and crosses in maize to variations of nitrogen and phosphorus supplied as nutrients. *J. Amer. Soc. Agron.* 26:785-804.
- SNAPP, S.; LYNCH, J. 1993. Main versus external roots and phosphorus efficiency in common bean: are all roots created equal? *Hort Science* 28(5):126. (Abstr.)
- STEVENSON, F.J. 1986. *Cycles of Soil. Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*. John Wiley and Sons, New York.
- TATSUMI J.; YAMAUCHI, A.; KONO, Y. 1989. Fractal analysis of plant root systems. *Annals of Botany* 64: 499-503.
- UREN, N.C.; REISENAUER, H.M. 1988. The role of root exudation in nutrient acquisition. *Adv. Plant Nutrition* 3:79-114.
- WULLSCHLEGER, S.D.; LYNCH, J.P.; BERNTSON, G.M. 1994. Modeling the belowground response of plants and soil biota to edaphic and climatic change - what can we expect to gain? *Plant and Soil*, in press.
- YAN, X.; LYNCH, J.P.; BEEBE, S.E. 1995a. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: I. Vegetative response. *Crop Sci.* 35:1086-1093.
- YAN, X.; LYNCH, J.P.; BEEBE, S.E. 1995b. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: I. Yield response. *Crop Sci.* 35:1094-1099.