

**ANÁLISIS DE LA RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE  
FÓSFORO DE AGROPIRO ALARGADO EN ESTADIOS  
INICIALES DE CRECIMIENTO**

**Eduardo Jorge Ochner**

**Trabajo de tesis presentado como requisito parcial para optar al título de  
MAGISTER SCIENTIAE EN PRODUCCIÓN ANIMAL**

PROGRAMA DE POSTGRADO EN CIENCIAS AGRARIAS

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

Estación Experimental Agropecuaria Balcarce  
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

Balcarce, Argentina  
Julio, 2012

**ANÁLISIS DE LA RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE  
FÓSFORO DE AGROPIRO ALARGADO EN ESTADIOS  
INICIALES DE CRECIMIENTO**

**Eduardo Jorge Ochner**

***Comité asesor:***

---

Directora de Tesis: Dra. Silvia G. Assuero

---

Co-Directora de Tesis: Dra. Mónica G. Agnusdei

---

Asesora: Prof. (M.Sc.) Gloria Monterubbianesi

---

Asesor: Dr. Alain Mollier

**ANÁLISIS DE LA RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD DE  
FÓSFORO DE AGROPIRO ALARGADO EN ESTADIOS  
INICIALES DE CRECIMIENTO**

**Eduardo Jorge Ochner**

***Aprobada por:***

---

Evaluador: Dr. Jean-Louis Durand

---

Evaluador: Dr. Fernando Lattanzi

---

Evaluador: Dr. Germán D. Berone

## **DEDICATORIA**

*Este trabajo se lo dedico a mis Padres, pues gracias a ellos he logrado alcanzar lo que tengo, y a mi Esposa e Hijos, por apoyarme en todo momento.*

## AGRADECIMIENTOS

A Silvia Assuero, mi Directora, por confiar en mí, por toda la paciencia y dedicación con la que dirigió mi trabajo y por su diligencia para solucionar los imprevistos que surgieron.

A Mónica Agnusdei, por su consejo y por brindarme la posibilidad de trabajar en el Grupo Pasturas

A Gloria Monterubbianesi, por su valiosa ayuda en el análisis estadístico de los datos

A Alain Mollier, quien me brindó generosamente sus conocimientos y experiencia, y a Sylvain Pellerin, por permitirme trabajar el laboratorio del INRA a su cargo

A Hipólito, Eugenia, Cristian, Vanina, Marcela, Ivana, Francisco, Martín, Fernando, sin su invaluable ayuda no podría haber realizado el trabajo de campo.

A Silvia Alicia Larraburu y a Natalia Izquierdo y Luís Aguirrezábal, por cederme amablemente un espacio para trabajar en sus respectivos laboratorios y por prestarme instrumentos y materiales.

A Silvia Cid, por los mismos motivos.

A Ale Marino, Germán Berone, Pedro Errecart, y Jorge Tognetti, por las consultas y/o gestiones realizadas, y a Jorge Castaño, por la paciencia con que soportó todas las veces que le “usurpé” la oficina.

A Oscar Erquiaga por ayudarme con entusiasmo en el armado de las mesadas y, por supuesto, también a Martín, José y Lalo, por las tareas realizadas en el invernáculo

A Máximo Lorenzo y Ana Venturino, por entrenarnos, a Eugenia y a mí, en la determinación de azúcares.

Enrique Paván y a Susana Guaita, por facilitarme sus respectivos laboratorios para pesar las muestras

A la gente del Laboratorio de Bacteriología por analizar el contenido de P del agua de riego

A Ángel Berardo del Laboratorio FERTILAB por analizar el contenido de P del sustrato

A Ricardo Alberio y a Natividad, por proveernos el nitrógeno líquido

A GENTOS por cedernos la semilla de agropiro cv Hulk

A todos mis compañeros del postgrado y, por supuesto, a Marita, por ayudarme y aconsejarme en las cosas que necesité, pero sobre todo por la amistad y buena onda, que hicieron que mi paso por el postgrado fuera más ameno.

A toda la gente del Casino Dormitorio, Graciela incluida, por su amistad y por todos los buenos recuerdos que me llevé conmigo

Al Programa de Cooperación Argentino – Francesa de Formación para la Investigación Científica y Tecnológica (SECyT – ECOS), que financió mi estadía en Francia.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria por la Beca para la Formación de Postgrado

## ÍNDICE GENERAL

<b>ÍNDICE GENERAL .....</b>	<b>vii</b>
<b>ÍNDICE DE CUADROS.....</b>	<b>ix</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS.....</b>	<b>xv</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>xix</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>xxi</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>15</b>
<b>2.1. Condiciones ambientales del experimento .....</b>	<b>15</b>
<b>2.2. Conducción del experimento .....</b>	<b>16</b>
<b>2.3. Mediciones destructivas.....</b>	<b>17</b>
<b>2.3.1. Concentración de P en los tejidos .....</b>	<b>18</b>
<b>2.3.2. Biomasa por fracción, área foliar y longitud radical.....</b>	<b>18</b>
<b>2.3.3. Concentración de azúcares solubles totales y de almidón                 en los tejidos.....</b>	<b>19</b>
<b>2.4. Mediciones no destructivas .....</b>	<b>19</b>
<b>2.4.1. Aparición de hojas y de macollos .....</b>	<b>19</b>
<b>2.4.2. Longitud de lámina verde .....</b>	<b>20</b>
<b>2.5. Variables calculadas.....</b>	<b>20</b>
<b>2.5.1. Variables asociadas a biomasa y dimensiones de órganos,                 y a las relaciones alométricas entre ellas .....</b>	<b>20</b>
<b>2.5.2. Variables asociadas a la generación y expansión de                 órganos .....</b>	<b>21</b>
<b>2.5.3. Variables asociadas al contenido de P en la planta .....</b>	<b>24</b>
<b>2.6. Diseño experimental y análisis estadísticos.....</b>	<b>24</b>
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>26</b>
<b>3.1. Variables asociadas a biomasa y dimensiones de órganos, y a                 las relaciones alométricas entre ellas.....</b>	<b>26</b>
<b>3.1.1. Biomasa total, biomasa aérea y biomasa radical.....</b>	<b>26</b>
<b>3.1.2. Relación raíz : parte aérea .....</b>	<b>28</b>
<b>3.1.3. Área foliar .....</b>	<b>29</b>
<b>3.1.4. Relación de área foliar .....</b>	<b>30</b>
<b>3.1.5. Relación lámina : vaina.....</b>	<b>32</b>
<b>3.1.6. Área foliar específica .....</b>	<b>34</b>

3.1.7. Longitud radical .....	35
3.1.8. Longitud radical específica .....	36
3.1.9. Diámetro radical medio.....	38
3.1.10. Longitud radical por clases de diámetro.....	39
3.2. Variables asociadas a la generación y expansión de órganos.....	41
3.2.1. Longitud foliar final, tasa de elongación foliar por hoja y duración de la elongación foliar .....	41
3.2.2. Tasa de aparición de hojas y filocrono por hoja.....	43
3.2.3. Longitud foliar acumulada por macollo.....	45
3.2.4. Tasas de elongación y senescencia foliar por macollo.....	47
3.2.5. Estado fenológico, <i>Site filling</i> , Tasa de macollaje relativa, Número final de macollos. ....	47
3.3. Variables asociadas al contenido de P en la planta .....	49
3.3.1. Concentración de P.....	49
3.3.2. Acumulación de P .....	51
3.3.3. Eficiencias de uso y de absorción de P.....	54
4. DISCUSIÓN.....	57
4.1. Consideraciones preliminares .....	57
4.2. Acumulación y partición de biomasa .....	58
4.3. Morfología de la parte aérea.....	63
4.4. Morfología de la parte radical.....	66
4.5. Morfogénesis de los órganos aéreos .....	69
4.6. Contenido de P en los tejidos e índices de eficiencia .....	75
5. CONCLUSIONES .....	78
6. BIBLIOGRAFÍA.....	80
7. APÉNDICE .....	91

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Tasa de aparición de hojas (TAH), índice de Haun (IH), <i>site filling</i> (Fs), tasa de macollaje relativa (TMR), y número final de macollos de la planta entera (NFM), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). En todos los casos se utilizó $T_b = 0^\circ\text{C}$ para el cálculo del tiempo térmico ( $^\circ\text{Cd}$ ). El valor entre paréntesis corresponde al error estándar. Letras iguales indican diferencias no significativas ( $p > 0,05$ ) entre niveles de P.....	48
<b>Cuadro 2.</b> Filocrono del agropiro alargado según diferentes fuentes.....	70
<b>Cuadro 3.</b> Rango de respuesta e índice de plasticidad de diferentes variables morfogénéticas del agropiro alargado cv Hulk frente a la disponibilidad de P.....	75

## Cuadros del Apéndice

<b>Cuadro I.</b> Logaritmo natural de la biomasa total, aérea y radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre fechas se indica con letras mayúsculas y, entre niveles de P, con letras minúsculas. La interacción $P \times \text{fecha de muestreo}$ resultó significativa ( $p < 0,001$ ) en los tres casos.....	91
<b>Cuadro II.</b> Relación raíz : parte aérea de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre fechas se indica con letras mayúsculas y, entre niveles de P, con letras minúsculas. La interacción $P \times \text{fecha de muestreo}$ resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,031. ....	92
<b>Cuadro III.</b> Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa aérea ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis $H_0: \rho = 0$ sea verdadera. ....	92

- Cuadro IV.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,113..... 93
- Cuadro V.** Relación de área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$  MS total) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,05$ )..... 93
- Cuadro VI.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{mg MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 94
- Cuadro VII.** Relación lámina : vaina ( $\text{g MS} \cdot \text{g}^{-1}$  MS) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p = 0,0004$ ). EEM = 0,137. .... 94
- Cuadro VIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa de lámina ( $\text{g MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa de vaina ( $\text{g MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 95
- Cuadro IX.** Área foliar específica ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$  MS) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó no significativa ( $p = 0,500$ ). .... 95

- Cuadro X.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa de lámina ( $\text{mg MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 96
- Cuadro XI.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,168. .... 96
- Cuadro XII.** Longitud radical específica ( $\text{m} \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de P (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p = 0,0124$ ). EEM = 17,4. .... 97
- Cuadro XIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 97
- Cuadro XIV.** Diámetro radical medio (mm) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,013. .... 98
- Cuadro XV.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la longitud de raíces ( $\text{m} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de diámetro fino ( $D \leq 0,5 \text{ mm}$ ), medio ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1 \text{ mm}$ ) y grueso ( $D > 1 \text{ mm}$ ), y el logaritmo natural de la biomasa radical total ( $\text{g MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 99

<b>Cuadro XVI.</b> Longitud final de lámina (mm) de las hojas 1, 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>hojas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times hoja$ resultó significativa ( $p < 0,001$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM. ....	100
<b>Cuadro XVII.</b> Tasa de elongación ( $\text{mm.}^\circ\text{Cd}^{-1}$ ; $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>hojas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times hoja$ resultó significativa ( $p = 0,0057$ ). EEM = 0,06. ....	100
<b>Cuadro XVIII.</b> Duración de la elongación ( $^\circ\text{Cd}$ ; $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>hojas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times hoja$ resultó significativa ( $p = 0,0027$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM. ....	101
<b>Cuadro XIX.</b> Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la regresión lineal simple del número de hojas aparecidas en el macollo principal <i>versus</i> el tiempo térmico transcurrido ( $^\circ\text{Cd}$ ; $T_b = 0$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). El coeficiente $\beta$ corresponde a la tasa de aparición de hojas (TAH; $\text{hojas.}^\circ\text{Cd}^{-1}$ ). ....	101
<b>Cuadro XX.</b> Filocrono ( $^\circ\text{Cd}$ ; $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 3, 4 y 5, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>hojas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times hoja$ resultó significativa ( $p < 0,001$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM. ....	102
<b>Cuadro XXI.</b> Longitud foliar total (verde + senescente) acumulada por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>fechas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times fecha$ resultó significativa ( $p < 0,0001$ ). EEM = 22,8. ....	102
<b>Cuadro XXII.</b> Longitud de lámina senescente acumulada por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500 $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre <i>fechas</i> se indica con letras mayúsculas y, entre <i>niveles de P</i> , con letras minúsculas. La interacción $P \times fecha$ resultó significativa ( $p = 0,0003$ ). EEM = 11,2. ....	103

- Cuadro XXIII.** Longitud de lámina foliar verde por macollo ( $\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha}$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ). EEM = 22,8. .... 104
- Cuadro XXIV.** Tasas promedio de elongación o senescencia foliar por macollo ( $\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ;  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). *TEF bruta*: Tasa de elongación foliar bruta; *TS*: tasa de senescencia foliar; *TEF neta*: tasa de elongación foliar neta. Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). .... 105
- Cuadro XXV.** Concentración de fósforo en planta entera, en parte aérea y en raíces ( $\text{mg P} \cdot \text{g MS}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa en los tres casos; valores de probabilidad correspondientes a planta entera:  $p < 0,0001$ , parte aérea:  $p < 0,0001$  y raíces:  $p = 0,0134$ . .... 106
- Cuadro XXVI.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en planta entera, en parte aérea y en raíces ( $\text{mg P} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ) en los tres casos. .... 107
- Cuadro XXVII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado en raíces ( $\text{mg P} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural del fósforo acumulado en parte aérea ( $\text{mg P} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 108
- Cuadro XXVIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado en láminas foliares ( $\text{mg P} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera. .... 108

<b>Cuadro XXIX.</b> Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis $H_0: \rho = 0$ sea verdadera. ....	109
<b>Cuadro XXX.</b> Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis $H_0: \rho = 0$ sea verdadera. ....	109
<b>Cuadro XXXI.</b> Composición química de la solución nutritiva Hoagland (Hoagland & Arnon, 1950) modificada, a mitad de la concentración original, correspondiente a cada uno de los tres tratamientos de disponibilidad de P (P1, P10 y P500). ....	110

## ÍNDICE DE FIGURAS

<p><b>Figura 1.</b> Evolución diaria de la temperatura (°C) en el interior del invernáculo durante el período experimental, registrada a nivel de los ápices de crecimiento. <i>Línea gruesa central:</i> Temperatura media. <i>Líneas fina superior:</i> Temperatura máxima. <i>Línea fina inferior:</i> Temperatura mínima.....</p>	16
<p><b>Figura 2.</b> Relación entre el tiempo térmico (°Cd; <math>T_b = 0^{\circ}\text{C}</math>) y los días transcurridos desde el trasplante. Las líneas segmentadas indican las sumas térmicas correspondientes a los diferentes momentos de muestreo: 7, 10, 15, 28 y 50 días desde el trasplante.....</p>	16
<p><b>Figura 3.</b> Logaritmo natural de la biomasa (<math>\text{g MS.planta}^{-1}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>), en relación a los días desde el trasplante: a) Biomasa total, b) Biomasa aérea, c) Biomasa radical. La interacción <math>P \times \text{fecha de muestreo}</math> resultó significativa (<math>p &lt; 0,001</math>) en los tres casos. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM). .....</p>	27
<p><b>Figura 4.</b> Relación raíz : parte aérea (<math>\text{g MS.g}^{-1}\text{MS}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). .....</p>	28
<p><b>Figura 5.</b> Logaritmo natural de la biomasa radical (<math>\text{g MS.planta}^{-1}</math>) en relación al logaritmo natural de la biomasa aérea (<math>\text{g MS.planta}^{-1}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1: <math>y = 1,26 x + 0,22</math> <math>r = 0,992</math>; P10: <math>y = 1,25 x + 0,21</math> <math>r = 0,995</math>; P500: <math>y = 1,01 x - 1,49</math> <math>r = 0,995</math>. .....</p>	29
<p><b>Figura 6.</b> Logaritmo natural del área foliar (<math>\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).....</p>	30
<p><b>Figura 7.</b> Relación de área foliar (<math>\text{mm}^2 \text{AF.mg}^{-1} \text{MS total}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>), en relación a los días desde el trasplante. La interacción <math>P \times \text{fecha de muestreo}</math> resultó significativa (<math>p &lt; 0,050</math>). La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).....</p>	31
<p><b>Figura 8.</b> Logaritmo natural del área foliar (<math>\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}</math>) en relación al logaritmo natural de la biomasa total (<math>\text{mg MS.planta}^{-1}</math>) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y <math>500 \mu\text{M P.L}^{-1}</math>). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1: <math>y = 0,70 x + 3,41</math> <math>r = 0,986</math>; P10: <math>y = 0,69 x + 3,40</math> <math>r = 0,980</math>; P500: <math>y = 0,87 x + 3,30</math> <math>r = 0,998</math>.....</p>	31

- Figura 9.** Relación lámina : vaina ( $\text{g MS.g}^{-1}\text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). ..... 33
- Figura 10.** Logaritmo natural de la biomasa de láminas ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa de vainas ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 1,01 x + 0,85$   $r = 0,997$ ; P10:  $y = 0,93 x + 0,49$   $r = 0,996$ ; P500:  $y = 0,92 x + 0,54$   $r = 0,999$ . ..... 33
- Figura 11.** Área foliar específica ( $\text{mm}^2 \text{AF.mg}^{-1} \text{MS lámina}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó no significativa ( $p = 0,500$ ). La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). ..... 34
- Figura 12.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa de láminas ( $\text{mg MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,77 x + 3,83$   $r = 0,991$ ; P10:  $y = 0,76 x + 3,80$   $r = 0,993$ ; P500:  $y = 0,88 x + 3,77$   $r = 0,999$ . ..... 35
- Figura 13.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). ..... 36
- Figura 14.** Longitud radical específica ( $\text{m.g}^{-1} \text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). ..... 37
- Figura 15.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 1,10 x + 5,56$   $r = 0,990$ ; P10:  $y = 1,07 x + 5,48$   $r = 0,994$ ; P500:  $y = 0,91 x + 4,35$   $r = 0,995$ . ..... 37
- Figura 16.** Diámetro radical medio (mm) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM). ..... 38

- Figura 17.** Logaritmo natural de la longitud de raíces (m.planta<sup>-1</sup>) de diámetro (D): a) fino ( $D \leq 0,5$  mm), b) medio ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1$  mm) y c) grueso ( $D > 1$  mm), en relación al logaritmo natural de la biomasa radical total (gMS.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Los coeficientes de las ecuaciones lineales correspondientes se presentan en el Cuadro XV del Apéndice..... 40
- Figura 18.** a) Longitud foliar final (LFF, mm), b) tasa de elongación foliar por hoja (TEFh, mm.°Cd<sup>-1</sup>;  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) y c) duración de la elongación foliar (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) para las hojas 1-2 a 4 del macollo principal, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las barras verticales indican el error estándar de la media (EEM)..... 42
- Figura 19.** Tasa de aparición de hojas y filocrono por hoja, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). a) Número de hojas aparecidas en el macollo principal en función del tiempo térmico (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ). Las ecuaciones lineales respectivas son: P1:  $y = 0,0041 x + 1,0211$ ,  $R^2 = 0,941$ ; P10:  $y = 0,0046 x + 0,9618$ ,  $R^2 = 0,970$ ; P500:  $y = 0,0088 x - 0,2139$ ,  $R^2 = 0,981$ . Las pendientes de las rectas corresponden a las tasas de aparición de hojas (TAH, hojas.°Cd<sup>-1</sup>), y sus inversas representan los filocronos promedio (Filocrono = 1/TAH) durante el período experimental: 244,3; 218,6 y 113,3 °Cd, para P1, P10 y P500 respectivamente. b) Filocrono (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 3, 4 y 5 del macollo principal; las barras verticales indican el error estándar de la media (EEM). ..... 44
- Figura 20.** Longitud de lámina foliar por macollo (mm.macollo<sup>-1</sup>) en función del tiempo térmico (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). a) Longitud de lámina total (verde + senescente), b) Longitud de lámina senescente, y c) Longitud de lámina verde. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM)..... 46
- Figura 21.** Tasas promedio de elongación o senescencia foliar por macollo (mm.macollo<sup>-1</sup>.°Cd<sup>-1</sup>,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). *TEF bruta*: Tasa de elongación foliar bruta, *TS*: tasa de senescencia foliar, y *TEF neta*: tasa de elongación foliar neta. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM). ..... 47
- Figura 22.** Concentración de fósforo en el tejido (mg P.g<sup>-1</sup> MS) en función de los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), determinada en: a) la planta entera, b) la parte aérea, y c) el sistema radical. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM). ..... 50
- Figura 23.** Logaritmo natural del fósforo acumulado (mg P.planta<sup>-1</sup>) en función de los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), determinado para: a) la planta entera, b) la parte aérea, y c) el sistema radical. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM). ..... 52

- Figura 24.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en las raíces ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural del fósforo acumulado en la parte aérea ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 2,23 x + 2,96$   $r = 0,688$ ; P10:  $y = 2,02 x + 2,45$   $r = 0,855$ ; P500:  $y = 0,95 x - 2,23$   $r = 0,990$ . ..... 53
- Figura 25.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en las láminas foliares ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) en función del logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,63 x - 7,83$   $r = 0,764$ ; P10:  $y = 0,69 x - 8,08$   $r = 0,928$ ; P500:  $y = 1,05 x - 8,82$   $r = 0,999$ ..... 54
- Figura 26.** Logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 2,00 x + 16,69$   $r = 0,900$ ; P10:  $y = 1,86 x + 15,28$   $r = 0,961$ ; P500:  $y = 1,07 x + 5,76$   $r = 0,999$ . ..... 55
- Figura 27.** Logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,39 x - 3,38$ ,  $r = 0,868$ ; P10:  $y = 0,43 x - 3,39$ ,  $r = 0,939$ ; P500:  $y = 1,02 x - 1,31$ ,  $r = 0,989$ . ..... 56
- Figura 28.** Concentración de azúcares solubles totales (AST) –en porcentaje del peso fresco (%PF)– en relación a los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cv Hulk cultivadas bajo tres niveles de fósforo P1, P10 y P500 (correspondientes a 1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ , respectivamente). a).- Hoja, completamente expandida, más joven. b).- Ápices radicales. En el caso de los ápices radicales, la interacción  $P \times \text{fecha}$  resultó no significativa ( $p > 0,05$ ). Las barras verticales indican el error estándar de la media. Adaptado de Neubauer (2010), a partir de análisis efectuados en plantas de este experimento. .... 60
- Figura 29.** Ángulo de inserción de las hojas de plantas: a) deficientes en P y b) control. .... 66
- Figura 30.** Longitud de lámina foliar verde, senescente y total por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) en función del tiempo térmico ( $^{\circ}\text{Cd}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo: a) P1, b) P10 y c) P500. Las flechas indican el momento en que la longitud de lámina senescente difirió significativamente ( $p < 0,05$ ) de cero (610, 513 y 780 $^{\circ}\text{Cd}$  para P1, P10 y P500, respectivamente). ..... 73

## RESUMEN

El fósforo (P) es reconocido como un nutriente clave, particularmente en la implantación de las pasturas, pues su disponibilidad en el suelo se relaciona directamente con la generación y expansión de hojas y macollos y, en consecuencia, con el IAF, la RFA interceptada y el crecimiento. Sin embargo, las especies forrajeras muestran diferente capacidad para adaptar su morfología aérea y radical frente a cambios en la disponibilidad de P. Con el objetivo de caracterizar la respuesta a este factor ambiental, se cultivaron plantas de agropiro alargado (*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey) cv Hulk en arena de río, en 135 contenedores plásticos de 1 L. Se utilizó un diseño en parcelas divididas, con 3 bloques; el factor *P disponible* (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$  solución nutritiva Hoagland) se asignó a la parcela mayor, y el factor *fecha de muestreo* (7, 10, 15, 28 y 50 días desde el trasplante), a la subparcela. En cada fecha se efectuaron las siguientes determinaciones destructivas: biomasa de láminas, vainas, raíces y material muerto, área foliar, longitud radical y concentración de P en parte aérea y raíces. Diariamente se registró la aparición de hojas y macollos, y dos veces por semana la longitud de lámina verde. Los datos se analizaron mediante ANVA. Se aplicó logaritmo natural a los datos que no cumplían los supuestos del ANVA. Las medias se compararon con la prueba DMS. Las tasas se calcularon por regresión lineal y las relaciones alométricas, por regresión de eje mayor estandarizado. El nivel de significancia se fijó en 5% en todas las pruebas. En condiciones de deficiencia de P la tasa de elongación foliar se redujo (~67%), el filocrono se duplicó y el desarrollo final de las plantas se retrasó; el macollaje disminuyó, debido al menor número de yemas axilares formadas en las plantas menos desarrolladas y a la inhibición de las yemas presentes. En consecuencia, el menor número de macollos emergidos limitó la expansión del área foliar, y la biomasa total producida. Sin embargo, la relación raíz : parte aérea y la longitud radical específica se incrementaron y el diámetro medio disminuyó, lo cual habría permitido a las plantas explorar un mayor volumen de suelo a igual biomasa radical. Los cambios observados bajo condiciones de deficiencia de P en relación a la partición de biomasa y la morfología radical constituirían importantes mecanismos de adaptación y supervivencia de las plantas en suelos con bajo contenido de P. Adicionalmente, en el tratamiento sin limitantes en P, el agropiro alargado cv Hulk mostró un potencial de crecimiento inicial y de macollaje superiores a los que comúnmente se le han atribuido a la especie.

**Palabras clave:** *Thinopyrum ponticum*, deficiencia de fósforo, morfogénesis, relaciones alométricas.

## ABSTRACT

Phosphorus (P) is known as a key mineral nutrient, in particular for the establishment of pastures since P soil availability is highly associated with leaf and tiller appearance and expansion and, consequently, with leaf area index, intercepted photosynthetically active radiation and growth. However, the capacity of showing morphological responses to changes in soil P availability varies among forage grass species. In order to characterize the response of tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey, cv Hulk) in early growth stages to P deficiency, a hydroponic experiment was carried out. Tall wheatgrass seedlings were grown in 135 1L plastic containers filled with river sand. Containers were arranged in three blocks in a split plot design where the main plot was P treatment (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$  half-strength Hoagland's solution) and the subplots were harvest dates (7, 10, 15, 28 and 50 days after transplanting). The following determinations were performed at each harvest: dry matter of leaf lamina, leaf sheath, root and dead tissue, leaf surface area, root length and P concentration of shoot and roots. Leaf and tiller appearance were recorded daily and green leaf length twice a week. Data were analyzed by ANOVA using SAS Mixed procedure. When ANOVA assumptions were not met data were ln-transformed. Means were separated using the LSD test. Linear regressions were fitted to calculate rates and standardized major axis regression lines were fitted to calculate allometric coefficients. All tests were performed at the 5% significance level. Under P deficiency treatments leaf elongation rate was reduced (~67%), phyllochron doubled and tillering decreased. The latter was due to a lower number of available axillary buds and a lower site filling. The lower tiller production limited leaf area expansion and total produced biomass. However, root : shoot ratio and specific root length increased while mean root diameter decreased. This adaptation would allow plants to increase the volume of soil explored. The responses observed in relation to biomass allocation and root morphology would constitute important plant mechanisms of adaptation and survival in low-P soils. In addition, under non-limiting P, this tall wheatgrass cultivar showed a higher potential of initial growth and tillering than that usually attributed to the species.

**Key words:** *Thinopyrum ponticum*, phosphorus deficiency, morphogenesis, allometric relationships.

## 1. INTRODUCCIÓN

El agropiro alargado [*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey] es una gramínea perenne adaptada a diversos regímenes de humedad y temperatura que, en condiciones no limitantes, crece activamente en primavera, verano y otoño (Mazzanti *et al.*, 1992). Esta forrajera, nativa del sur de Europa y el oeste de Asia, fue introducida a la Argentina a comienzos de la década de 1950 y desde entonces su cultivo se ha extendido en la región pampeana; principalmente, en la Pampa Semiárida y en la Pampa Deprimida (Ferrari & Maddaloni, 2001). Actualmente, con una superficie cercana a las 300 000 ha, ocupa los primeros lugares entre las gramíneas perennes implantadas en cultivo puro (INDEC, 2002). Un indicador adicional de la relevancia de esta especie lo constituye el registro de nueve cultivares<sup>1</sup> en los últimos quince años (INASE, 2010). El sur de Australia (Smith, 1996) y la mitad oeste del territorio de los Estados Unidos (Berdahl & Redfearn, 2007) son otras regiones del mundo en las cuales el agropiro se cultiva extensivamente.

El agropiro debe su amplia difusión a que es una de las especies forrajeras más resistentes a suelos con limitantes de salinidad y alcalinidad. En diversos experimentos (Dewey, 1960; Roundy, 1983; Jenkins *et al.*, 2010) se demostró que crece, sin disminuir el rendimiento, a un valor de conductividad eléctrica (CE) de  $5 \text{ dS m}^{-1}$ , el cual es restrictivo para la mayoría de las especies cultivadas, y que su crecimiento disminuye un 50% a  $\sim 14 \text{ dS m}^{-1}$  (Dewey, 1960). Esta capacidad para crecer en ambientes salinos ha sido asociada al mantenimiento de la turgencia celular, a una menor relación  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  y a mecanismos de exclusión parcial del  $\text{Na}^+$  en la hojas (Johnson, 1991; Jenkins *et al.*, 2010). Por otra parte, Carter & Peterson (1962) hallaron que el agropiro es capaz de germinar hasta un  $\text{pH} = 9,7$  y de crecer, una vez establecida la planta, a un  $\text{pH} = 10$ . Tolera anegamientos invernales y sequías estivales (Oram, 1990; Mazzanti *et al.*, 1992). No obstante, un estudio reciente (Jenkins *et al.*, 2010) mostró que bajos tenores de oxígeno en el suelo, debido a condiciones de alta humedad, disminuyen su tolerancia a la salinidad y reducen su crecimiento.

El agropiro es frecuentemente considerado como una forrajera de calidad nutritiva regular (Oram, 1990, Vogel & Moore, 1998). Sin embargo, cuando crece en

---

<sup>1</sup> Cultivares ordenados según fecha de registro, de los más antiguos a los más recientes: Lácar, Guapo, Hulk, Barpiro, Matorral, Rayo INTA FCA, Tobiano INTA, Atahualpa INTA, Pucará PV-INTA (INASE, 2010).

condiciones no limitantes y se maneja adecuadamente la defoliación para evitar que se exprese el estado reproductivo, puede alcanzar niveles de proteína bruta y de digestibilidad *in vitro* de la materia seca cercanos a los de raigrás perenne y festuca alta (Smith *et al.*, 1994).

El cultivar Hulk, obtenido por selección a partir de materiales de origen nacional, se destaca por un alto vigor de implantación, una mayor producción otoño-invernal, y una buena calidad de forraje y semilla. En ambientes semiáridos ha mostrado una alta eficiencia en el uso del agua que le ha permitido mantener una adecuada cobertura del suelo y competir con las malezas (GENTOS, 2011).

Por otra parte, el fósforo constituye, después del nitrógeno, el nutriente que más frecuentemente limita el crecimiento vegetal en el mundo (Holford, 1997). En la Argentina, particularmente en el SE de la provincia de Buenos Aires –donde se cultiva extensivamente el agropiro alargado– los suelos contienen originalmente niveles bajos de P disponible ( $< 10 \text{ mg P-Bray.kg}^{-1}$  suelo) (Sainz Rosas & Echeverría, 2008). La fertilización permite mantener o aún incrementar el contenido de P disponible en el suelo a valores adecuados para la producción de cultivos y pasturas; diversos estudios dan cuenta de ello (Arosteguy & Gardner, 1978; Marino *et al.*, 2000; Agnusdei *et al.*, 2001). Sin embargo, a diferencia del N que es fijado desde la atmósfera por la actividad microbiana, el P edáfico procede del material original del suelo (Holford, 1997), por lo cual podría considerarse como un recurso no renovable, pasible de ser agotado (Lambers *et al.*, 2006). Por ello, existe una preocupación creciente por utilizar el P con eficiencia (Vance *et al.* 2003; Syers *et al.*, 2008). En primer término, para detener o, al menos, ralentizar la continua disminución del contenido de P edáfico en aquellos sistemas productivos, en los cuales la fertilización no representa una alternativa económicamente viable (Syers *et al.*, 2008). En segundo término, porque la roca fosfórica, insumo básico en la elaboración de fertilizantes fosforados, es un recurso finito, y las reservas mundiales de P, según se estima, se reducirán un 50% en 30-50 años (Lambers *et al.*, 2006). En tercer término, para reducir el aporte de P a las fuentes de agua y, consecuentemente, la contaminación ambiental, pues se ha señalado que una concentración de P en el agua tan baja como  $20 \mu\text{g P.L}^{-1}$  podría provocar la eutrofización de ríos y lagos (Correll, 1998).

La mayoría de los suelos tiene una cantidad significativa de P total ( $200\text{-}3000 \text{ mg P.kg}^{-1}$  suelo), y de éste, un 30-65% se encuentra como P orgánico (Frossard *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2009). Sin embargo, la cantidad de P presente en la solución del suelo suele ser muy baja, usualmente entre 1 y  $10 \mu\text{M P.L}^{-1}$

(Bielecky, 1973; Hinsinger, 2001). Ello es debido a la baja solubilidad de los compuestos fosforados y a que el P intercambiable tiende a estar adsorbido por la fase sólida del suelo (Holford, 1997).

Los suelos son variables en sus propiedades físicas y químicas, lo cual determina los tipos de compuestos fosforados que se hallarán presentes como también su solubilidad (Holford, 1997); entre las propiedades que afectan a la solubilidad, se pueden mencionar el pH, la presencia de iones de hierro, aluminio y calcio, y la naturaleza y la superficie de las partículas del suelo (Holford, 1997, Raghothama, 1999, Hinsinger, 2001).

Las plantas absorben el P desde la solución del suelo exclusivamente bajo la forma de iones ortofosfato diácido ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) y ácido ( $\text{HPO}_4^{-2}$ ), aunque principalmente bajo la primera de ellas (Hinsinger, 2001). Los nutrientes son absorbidos por las raíces mediante tres mecanismos: intercepción radical, flujo masal y difusión (Marschner, 1986). En el caso del P la importancia de los dos primeros es reducida, pues se considera que aportan aproximadamente un 5% del P absorbido total; el resto corresponde a la difusión (Marschner, 1986; Jungk & Claassen, 1997). Debido a que el P se absorbe principalmente por este último mecanismo, la cantidad total de P asimilado por las raíces depende, entonces, no sólo de la concentración sino también de la tasa de difusión del nutriente en el medio (Bielecky, 1973; Marschner, 1986; Jungk & Claassen, 1997; Jungk, 2001). En contraste con otros nutrientes más móviles, la difusión del ión fosfato es un proceso particularmente lento en el suelo, pues el coeficiente de difusión se halla en el rango  $10^{-8}$ - $10^{-11}$   $\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$  (Bielecky, 1973; Jungk & Claassen, 1997).

La cantidad de P disponible, –la cantidad total de P que puede absorber un cultivo durante todo su ciclo– depende de la concentración de P en la solución del suelo (disponibilidad) y de la velocidad con que el P absorbido por las raíces es repuesto a la solución del suelo desde la fase sólida (Holford, 1997); la velocidad de reposición depende de la cantidad total de P adsorbido en la fase sólida del suelo, y de la fuerza con que éste es retenido o capacidad ‘*buffer*’ del suelo (Holford, 1997).

Por otra parte, sin embargo, la cantidad total de P absorbido por el cultivo no depende solamente de los atributos del suelo sino también de los de la especie vegetal (Syers *et al.*, 2008) como, por ejemplo, el tamaño y morfología del sistema radical, y la capacidad de absorción por unidad de longitud de raíz (Föhse *et al.*, 1988).

El P es un elemento clave para el metabolismo de las células vegetales, pues forma parte de los azúcares-fosfato, que intervienen en los procesos de la fotosíntesis y la respiración, y de los fosfolípidos, constituyentes de membranas celulares; el P está incluido, además, en los nucleótidos que participan del metabolismo energético de la planta (ATP), y en los ácidos nucleicos (ADN, ARN) (Raghothama, 1999; Vance *et al.*, 2003; Lambers *et al.*, 2006). Ante esta multiplicidad de roles no resulta extraño que frente a una deficiencia de P el crecimiento y el desarrollo de la planta resulten limitados, como ha sido observado con frecuencia (Fredeen *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1998a; Mollier & Pellerin, 1999; Plénet *et al.*, 2000a). Por este motivo, a lo largo del proceso evolutivo, las plantas han ido desarrollando diferentes mecanismos fisiológicos y morfológicos para aumentar su capacidad de captar este nutriente esencial cuando su disponibilidad en el suelo es limitada y/o utilizarlo internamente con más eficiencia (Raghothama, 1999). Entre las respuestas morfológicas adaptativas se encuentran, el incremento en la relación raíz : parte aérea (Atkinson, 1973; Horst *et al.*, 1996; Hill *et al.*, 2006), los cambios en la morfología y arquitectura de raíces (Drew, 1975, Mollier & Pellerin, 1999; Forde & Lorenzo, 2001; Hill *et al.*, 2006), el incremento en la longitud y densidad de pelos radicales (Gahoonia & Nielsen, 1997; Bates & Lynch, 2001), la acumulación de pigmentos antociánicos (Vance *et al.*, 2003; Lin *et al.*, 2009), la formación de raíces especializadas (*cluster roots*) (Lambers *et al.*, 2006), y la asociación simbiótica con micorrizas (Bolan, 1991; Covacevich *et al.*, 2006). Entre las respuestas fisiológicas y bioquímicas se pueden citar, el incremento en la absorción de P por unidad de longitud radical (Raghothama 2000), la removilización del P interno de la planta y la mejora en la eficiencia en el uso del P (Raghothama, 1999; Richardson *et al.*, 2009; Nagarajan *et al.*, 2011), la retención de P en las raíces (Wissuwa *et al.*, 2005), la secreción de ácidos orgánicos, protones y agentes quelantes (Gahoonia *et al.*, 2000; Hinsinger, 2001; Richardson *et al.*, 2009), de fosfatasa y ARNasas (Fang *et al.*, 2009; Ciereszko *et al.*, 2011), y de mucílagos (Lambers *et al.*, 2006); y la modificación del metabolismo del carbono, la respiración y la fotosíntesis (Fredeen *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1998a; Raghothama, 1999; Nielsen *et al.*, 2001; Pieters *et al.*, 2001; Vance *et al.*, 2003; Byrne *et al.*, 2011).

Debido a que el P es un elemento esencial para el crecimiento y que su deficiencia ocasiona reducciones en la acumulación de biomasa (Loneragan & Asher, 1967; Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Wissuwa *et al.*, 2005; Martinefsky *et al.*, 2010), el análisis del crecimiento constituiría una herramienta de valor para comprender más detalladamente la manera en que este último es afectado por la deficiencia de P. El

método de análisis clásico considera a la 'tasa de crecimiento relativo' (TCR) –la tasa de incremento de biomasa en relación a la biomasa inicial– como función de dos factores, la 'tasa de asimilación neta' (TAN) y la 'relación de área foliar' (RAF) (Evans, 1972; Poorter, 1989; Lambers & Poorter, 1992):

$$\text{TCR} = \text{TAN} \times \text{RAF}$$

La TAN es la tasa de incremento en biomasa por unidad de área foliar y tiempo, mientras que la RAF es el área foliar por unidad de biomasa total (Evans, 1972; Poorter, 1989; Lambers & Poorter, 1992). La TAN representa aproximadamente el balance entre el carbono fijado por la fotosíntesis y el que se pierde por la respiración de raíces y parte aérea, en relación a una unidad de área foliar y de tiempo; mientras que la RAF asocia la superficie para captar radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) con la biomasa de la planta (Poorter, 1989; Lambers & Poorter, 1992). Por ello, la TAN es considerada el 'componente fisiológico' del crecimiento y la RAF es el 'componente morfológico' (Hunt & Cornelissen, 1997). Se debe señalar, sin embargo, que esta separación de la TCR en factores es conceptual y que se ha sugerido que la TCR no es necesariamente dependiente de la TAN y/o la RAF sino que, inclusive, podría suceder lo contrario (Lambers, 1998).

La RAF puede ser factorizada en dos componentes, uno asociado estrictamente con la morfología foliar, el 'área foliar específica' (AFE) –el área foliar por unidad de masa de lámina–, y otro con la partición de carbono, la 'relación de masa foliar' (RMF) –la biomasa de lámina en relación a la biomasa total– (Evans, 1972; Poorter, 1989; Lambers & Poorter, 1992):

$$\text{RAF} = \text{RMF} \times \text{AFE}$$

La relación de masa foliar está determinada, además, por la partición de C entre las partes aérea y subterránea de la planta, y entre componentes de la parte aérea (e.g. lámina y vaina).

Una baja disponibilidad de nutrientes podría afectar negativamente tanto a los componentes fisiológicos como a los componentes morfológicos del crecimiento. De este modo, la TAN se puede reducir en condiciones de deficiencia de P (de Groot *et al.*, 2001) como consecuencia de una disminución en la tasa fotosintética (Rodríguez

*et al.*, 1998a; Pieters *et al.*, 2001) y/o un incremento relativo en los costos de respiración de la planta (Nielsen *et al.*, 2001).

Sin embargo, se ha sugerido que, en líneas generales, la reducción del crecimiento debida a una deficiencia de nutrientes estaría determinada en mayor medida por los componentes morfológicos que por los fisiológicos (Poorter & Nagel, 2000). En este sentido, los efectos positivos de la provisión de nutrientes sobre la RAF están bien documentados (Ryser *et al.*, 1997; McConnaughay & Coleman, 1998; Poorter & Nagel, 2000; de Groot *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2012), y se ha señalado que las TCR observadas en las plantas bien nutridas estarían explicadas principalmente por elevados valores de RAF (McConnaughay & Coleman, 1998; Poorter & Nagel, 2000; de Groot *et al.*, 2001; Elberse *et al.*, 2003). En el caso particular del P también se han determinado incrementos en la RAF en respuesta a niveles crecientes del nutriente (Ryser *et al.*, 1997; de Groot *et al.*, 2001).

Si se analizan los cambios morfológicos con un nivel superior de detalle se puede observar, además, que la provisión de nutrientes modifica de manera diferencial a cada uno de los factores que influyen sobre la RAF (*e.i.* relación R : PA, relación L : V, AFE) (Poorter & Nagel, 2000; Poorter *et al.*, 2012).

La baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, particularmente de aquellos poco móviles como el P, ocasiona frecuentemente un incremento en la relación R : PA de la planta, lo cual parece ser una respuesta general en diversas especies vegetales (Loneragan & Asher, 1967; Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Föhse *et al.*, 1988; Cakmak *et al.*, 1994; Horst *et al.*, 1996; Mollier & Pellerin, 1999; Ciereszko *et al.*, 2002; Hermans *et al.*, 2006; Hill *et al.*, 2006; Martinefsky *et al.*, 2010). Adicionalmente, se ha observado que, en condiciones de baja disponibilidad de P, diferentes especies de gramíneas presentaron una mayor relación R : PA en comparación con otras especies evaluadas (Ozanne *et al.*, 1969; Föhse *et al.*, 1988), lo cual estaría asociado a diferentes estrategias y/o capacidades de las especies para captar P (Ozanne *et al.*, 1969; Föhse *et al.*, 1988; Hill *et al.*, 2006). Según Ozanne *et al.* (1969) esta mayor partición de C hacia raíces explicaría por qué las gramíneas superan competitivamente a las leguminosas en pasturas consociadas en suelos con baja disponibilidad de P.

Los mecanismos subyacentes por los cuales las plantas modifican la relación R : PA en respuesta a deficiencias nutricionales no han sido aún completamente comprendidos (Hermans *et al.*, 2006). En diversos estudios se observó que las plantas que eran sometidas a bajas disponibilidades de P reducían rápida y marcadamente el crecimiento de la parte aérea, mientras que el crecimiento radical se mantenía o

disminuía comparativamente menos (Fredeen *et al.*, 1989; Cakmak *et al.*, 1994; Mollier & Pellerin, 1999, Ciereszko *et al.*, 2002; Wissuwa *et al.*, 2005). Se ha observado, además, un incremento en la partición de C hacia raíces (Cakmak *et al.*, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Hermans *et al.*, 2006; Hammond & White, 2008). Este cambio en la partición de C se debería a la inhibición del crecimiento de la parte aérea, lo cual permitiría que una mayor cantidad de carbohidratos estuviera disponible para el crecimiento radical (Mollier & Pellerin, 1999). Se ha propuesto, además, que los azúcares no sólo actúan como sustrato en el metabolismo energético y en la biosíntesis de carbohidratos más complejos, sino también como mensajeros secundarios, capaces de regular el crecimiento y desarrollo de la planta en respuesta a diversos estreses ambientales (Hermans *et al.*, 2006; Hammond & White, 2008). Publicaciones más recientes (Hammond & White 2011; Chiou & Lin 2011; Byrne *et al.*, 2011) sugieren que una baja disponibilidad de P en el suelo es rápidamente detectada por la planta, la cual activa una compleja red de señales –aún poco comprendida–, responsable de regular la actividad de genes asociados con el crecimiento y el desarrollo. Las respuestas locales serían reguladas directamente por la disponibilidad de P en el medio, mientras que las respuestas sistémicas dependerían del estado nutricional de la planta –en relación al P– en conjunto con otros factores (Forde & Lorenzo, 2001; Hammond & White, 2008; 2011; Chiou & Lin 2011).

En contraste con la relación R : PA, existen relativamente pocos estudios sobre el efecto de la disponibilidad de P en la relación L : V, los cuales parecerían indicar que esta última no se modificaría en casos de deficiencia de este nutriente (Marino *et al.*, 2000; Luquet *et al.*, 2005).

En términos generales, el AFE –componente morfológico de la RAF– presenta una plasticidad elevada en respuesta a diversos factores ambientales (e.g. irradiancia, temperatura) en comparación con la asignación de biomasa (Poorter *et al.*, 2010); en consecuencia, su importancia relativa en la determinación de la RAF –y de la TCR– es mayor. No obstante, en el caso de la deficiencia de nutrientes ocurre lo contrario (Poorter & Nagel, 2000; Poorter *et al.*, 2012). En este sentido, se ha observado que la deficiencia de P puede causar una disminución en el AFE (Ryser *et al.*, 1997; Plénet *et al.*, 2000b; Zobel *et al.*, 2006; Martinefsky, 2008) o no mostrar un efecto aparente (Rodríguez *et al.*, 2000; Marino *et al.*, 2000).

La plasticidad del AFE a factores ambientales puede expresarse a través de cambios en la densidad de los tejidos y/o en el espesor de la hoja (Poorter *et al.*, 2009). Si el factor ambiental es una deficiencia de nutrientes, particularmente de P, el

AFE disminuye debido a la acumulación de carbohidratos no estructurales que incrementa la densidad de los tejidos (Ryser *et al.*, 1997; Poorter *et al.*, 2009).

Como se anticipó más arriba, el sistema radical es susceptible de experimentar diversos cambios morfológicos en respuesta a la deficiencia de P (Forde & Lorenzo, 2001; Hill *et al.*, 2006). La longitud radical total constituye uno de los rasgos morfológicos más importantes pues se relaciona directamente con la cantidad total de P absorbido (Römer *et al.*, 1988; Jungk & Claassen 1997). Ello se debe a que, por una parte, una mayor longitud radical aumentará la superficie de absorción (Jungk & Claassen 1997) y por otra favorecerá la exploración del suelo, incrementando la probabilidad de hallar un sector con alta disponibilidad de P (Ciereszko *et al.*, 2002; He *et al.*, 2003). La longitud radical está determinada por el tamaño (*i.e.* cantidad de biomasa de raíces) como también por otros aspectos morfológicos del sistema radical, tales como la longitud radical específica (LRE), el diámetro radical medio (DRM) y la densidad del tejido radical (Hill *et al.*, 2006). La LRE representa una medida de la cantidad de C invertida por unidad de longitud de raíz (Lynch & Ho, 2005), y está relacionada con el DRM y la densidad de los tejidos (Lynch & Ho, 2005; Hill *et al.*, 2006). El DRM determina, junto con la longitud total, la superficie del sistema radical que tendrá contacto con el suelo. La reducción en la densidad de los tejidos –común en casos de deficiencia de P– está asociada fundamentalmente al desarrollo de espacios con aire (aerénquima) en el córtex de la raíz; ello permitiría incrementar el diámetro con un menor costo de C (Fan, 2003; Lynch & Ho, 2005). El incremento en la LRE y la disminución en el DRM son respuestas a la deficiencia de P citadas con frecuencia (Horst *et al.*, 1996; Hill *et al.*, 2006; Zobel *et al.*, 2007; Martinefsky *et al.*, 2010).

La arquitectura de las raíces –la configuración espacial del sistema radical (Lynch, 1995)– podría modificarse para optimizar la captación de nutrientes. En poroto se ha observado que, en condiciones de baja disponibilidad de P, los genotipos eficientes en la captación de este nutriente poseían una disposición más superficial de las raíces, lo cual habría favorecido la exploración y explotación del horizonte del suelo más superficial, con mayor contenido de P (Lynch & Brown, 2001).

Los pelos radicales son extensiones del tejido epidérmico de la raíz sumamente importantes en la captación de P pues incrementan el volumen de suelo explorado a bajos costos de C (Lynch & Brown, 2001). En condiciones de deficiencia de P la longitud y la densidad de pelos radicales por unidad de longitud de raíz se incrementan considerablemente (Gahoonia & Nielsen, 1997; Bates & Lynch, 2001), y se ha

estimado que los pelos radicales podrían contribuir hasta en un 90% de la absorción de P en condiciones de baja disponibilidad del nutriente (Föhse *et al.*, 1991).

El crecimiento y la expansión foliar podrían analizarse, además, desde un enfoque morfogénético. La morfogénesis ha sido definida como la dinámica de generación y expansión de la forma de la planta en el espacio (Chapman & Lemaire, 1993); por lo cual podría, entonces, ser expresada en términos de las tasas de aparición y expansión en tamaño de nuevos órganos vegetales, así como también de su tasas de desaparición mediante la senescencia (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Según Chapman & Lemaire (1993), la expansión foliar en gramíneas en estado vegetativo estaría determinada por tres variables morfogénéticas: i) la tasa de elongación foliar (TEF), ii) la tasa de aparición de hojas (TAH) y iii) la vida media foliar (VMF), las cuales determinarían tres variables estructurales del índice de área foliar (IAF): i) el tamaño de hoja o longitud foliar final (LFF), ii) el número de hojas vivas por macollo y iii) el número de macollos por unidad de área. Las variables morfogénéticas están bajo control genético, pero pueden modificarse en respuesta a variaciones en las condiciones ambientales (*e.g.* radiación solar, temperatura, agua, nutrientes).

La TEF es quizá la variable más sensible a un estrés ambiental, por lo cual la reducción en la expansión foliar ha sido señalada como la primer causa de la disminución en la acumulación de biomasa en condiciones de estrés (Davies, 1993). Por otra parte, la TAH (o su recíproco, el filocrono) sería la variable de mayor importancia relativa sobre la estructura de una pastura, pues no solamente determina el número de hojas sino también el número de yemas de macollo (Lemaire & Agnusdei, 2000). No obstante, el número de macollos emergidos dependerá, además, de la cantidad de yemas que se hayan desarrollado en macollos. Esto último puede ser evaluado mediante el *site filling* (Fs) –un índice ideado por Davies (1974)– que representa el número de macollos aparecidos en el transcurso de un filocrono (Davies, 1974; Neuteboom & Lantinga, 1989). La VMF es una variable más o menos estable y característica de cada especie, sin embargo, un estrés ambiental podría llegar a reducirla; en conjunto con la TAH determina el número de hojas vivas por macollo (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Una deficiencia de P podría modificar profundamente a las variables morfogénéticas antes mencionadas, y en consecuencia, a las variables estructurales, según lo demuestran diversas publicaciones. Así, la TEF se redujo y el filocrono se prolongó en condiciones de baja disponibilidad de P, lo cual condujo a un retraso en el desarrollo (Rodríguez *et al.*, 1998a,b,c; 1999; Plénet *et al.*, 2000a; Colomb *et al.*,

2000). También se han citado reducciones en el macollaje (Horst *et al.*, 1996; Rodríguez *et al.*, 1998a,b; 1999; Chapin & Bielesky, 1982; Prystupa *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2004; Martinefsky *et al.*, 2010). Por último, cabe señalar que se ha observado un inicio anticipado de la senescencia en plantas de festuca cv Palenque Plus bajo deficiencia de P (Martinefsky *et al.*, 2010).

Existe una gran variabilidad en cuanto a la capacidad de respuesta de las diferentes especies (y cultivares) a condiciones de deficiencia de P (Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Föhse *et al.*, 1988; Hill *et al.*, 2006); sin embargo, en términos generales las estrategias de las plantas para afrontar exitosamente condiciones de baja disponibilidad de P en el suelo podrían separarse en dos grupos (Föhse *et al.*, 1988; Raghothama, 1999; Vance *et al.*, 2003; Hammond & White, 2008): las que promueven la 'eficiencia de utilización del P interno' (*i.e.* mayor producción de biomasa por unidad de P absorbido) y aquellas que mejoran la 'eficiencia de absorción' (*i.e.* la capacidad para absorber P en condiciones de baja disponibilidad del nutriente en el suelo).

Las repuestas antes descritas pueden ser consideradas como expresiones de la plasticidad fenotípica de una planta. La plasticidad fenotípica se define como la capacidad de un organismo individual para modificar su morfología y/o fisiología en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986). Si bien las respuestas observadas frecuentemente son adaptativas, se debe destacar que el concepto de plasticidad fenotípica no implica necesariamente que toda respuesta sea adaptativa (Schlichting, 1986). En una actualización del concepto, Bradshaw (2006) señala que la plasticidad fenotípica se caracteriza por: i) ser específica para cada rasgo y factor ambiental considerado, ii) presentar un patrón definido, iii) tener un efecto positivo (*i.e.* adaptativo) o negativo determinado, iv) estar bajo el control de elaborados mecanismos de percepción y expresión y, v) estar bajo control genético, y por lo tanto, ser modificable por selección para ajustarse a diferentes ambientes. Esta concepción más moderna ha despertado el interés por incluir la plasticidad fenotípica adaptativa en planes de mejoramiento genético de los cultivos como un rasgo deseable (Sadras *et al.*, 2009), particularmente frente a la perspectiva de un cambio climático global cuyo impacto sobre los ecosistemas es difícil de predecir (Valladares *et al.*, 2006; Nicotra *et al.*, 2010). Finalmente cabe señalar que se ha sugerido que la plasticidad fenotípica adaptativa podría implicar costos para la planta, los cuales definirían sus límites; entre ellos, uno de los más

importantes sería el costo energético de mantener mecanismos de percepción y de regulación de la plasticidad (DeWitt *et al.*, 1998).

La plasticidad fenotípica de un determinado rasgo –especialmente aquellos rasgos que involucran cambios en la asignación de biomasa y/o en las relaciones entre variables morfológicas– en respuesta a una variable ambiental es usualmente evaluada mediante la comparación entre individuos de la misma edad o tiempo cronológico (Coleman *et al.*, 1994; Weiner, 2004). Sin embargo, si durante el desarrollo ontogenético de la planta se producen cambios en los rasgos bajo evaluación –conocidos como ‘cambios ontogenéticos’–, este tipo de análisis puede conducir a conclusiones erróneas debido a la confusión entre efectos ontogenéticos y ambientales. En tales casos sería más conveniente la comparación a igual tamaño o grado de desarrollo de las plantas mediante la aplicación del ‘análisis alométrico’ (Coleman *et al.*, 1994; Weiner, 2004). De este modo, si el efecto persiste después de realizada la comparación a igual tamaño, se trataría de ‘plasticidad verdadera’, mientras que en el caso contrario se trataría de una ‘plasticidad aparente’, producto del cambio ontogenético únicamente (Weiner, 2004; Poorter *et al.*, 2012). No obstante las ventajas del análisis alométrico para discriminar los efectos de la ontogenia, no deberían desestimarse los efectos de la edad sobre los procesos fisiológicos y metabólicos de la planta, y el vínculo entre estos últimos y la morfología de la planta (Poorter & Nagel, 2000).

Según LaBarbera (1989) la alometría<sup>2</sup> se basa en el concepto de ‘semejanza’, un modelo nulo que describe el cambio esperado en una variable en relación al cambio en el tamaño. Desde un punto de vista geométrico, la semejanza se basa en la proporcionalidad entre las dimensiones lineales de dos objetos de distinto tamaño: si la proporción se mantiene al cambiar el tamaño, el crecimiento es ‘isométrico’, en caso contrario es ‘alométrico’ (LaBarbera, 1989).

En general se asume que las relaciones alométricas pueden ser representadas por una función del tipo:

$$y = \gamma x^{\beta}$$

denominada ‘ecuación alométrica’, en la cual,  $x$  e  $y$  constituyen las variables morfológicas,  $\gamma$  es la ‘constante alométrica’ y  $\beta$  es el ‘exponente alométrico’ o ‘factor

---

<sup>2</sup> LaBarbera (1989) recomienda el término ‘*scaling*’ en vez de ‘*allometry*’; sin embargo, se optó por el segundo pues al parecer no existe un término equivalente a ‘*scaling*’ en castellano.

de escala' (Jolicoeur, 1965; LaBarbera, 1989; Niklas, 2004). La ecuación alométrica se expresa usualmente en términos logarítmicos (Niklas, 2004, Warton *et al.*, 2006):

$$\log_e (y) = \log_e (\gamma) + \beta \log_e (x)$$

con lo cual se obtiene una función lineal. Si se sustituye  $Y = \log_e (y)$ ,  $X = \log_e (x)$ ,  $\alpha = \log_e (\gamma)$ , la ecuación anterior se puede expresar como (Warton *et al.*, 2006):

$$Y = \alpha + \beta X$$

De este modo, se puede observar que  $\alpha$  es la ordenada al origen y  $\beta$  la pendiente de una función lineal. Si se considera que  $X$  e  $Y$  representan los logaritmos de dos dimensiones de un organismo, determinadas en un tiempo  $t$ , y que el cambio en  $Y$  es igual a  $\beta$  veces el cambio en  $X$ , entonces  $\beta$  puede interpretarse como el cociente entre las tasas de crecimiento relativo de  $y$  y  $x$ , según se deduce a continuación (Niklas, 2004):

$$\frac{\partial(\log y)}{\partial t} = \beta \frac{\partial(\log x)}{\partial t} \Rightarrow \beta = \frac{\partial y}{\partial x} \frac{x}{y}$$

La transformación logarítmica presenta una serie de ventajas: i) proporciona una estimación más sencilla de los parámetros de la ecuación alométrica (Warton *et al.*, 2006); ii) permite cumplir con los supuestos de bondad de ajuste a distribución normal y homogeneidad de variancias (Niklas, 2004); y iii) las variables son reexpresadas en una escala lineal, lo cual facilita la interpretación de la relación entre ellas (Niklas, 2004; Warton *et al.*, 2006).

Una cuestión que requiere atención es el método de regresión utilizado en el análisis alométrico, pues según el método elegido se podría modificar la inferencia de los parámetros (Niklas, 2004). El método de regresión lineal por mínimos cuadrados (Modelo de regresión tipo I) se emplea para casos en que se busca predecir el valor una variable dependiente ( $y$ ) a partir del valor de una variable independiente ( $x$ ) (Warton *et al.*, 2006). En los estudios alométricos, por el contrario, el propósito es describir la relación entre dos variables independientes, motivo por el cual sería más adecuado utilizar un modelo de regresión de tipo II, tal como el método de regresión

de eje mayor estandarizado (*'standardized mayor axis'*, SMA) (Niklas, 2004; Warton *et al.*, 2006). En este último caso, la línea de regresión obtenida representaría un resumen de la relación entre ambas variables, lo cual se podría interpretar como una representación unidimensional de una variable bidimensional (*i.e.* reducción dimensional) (Warton *et al.*, 2006).

## HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

En base a los antecedentes mencionados se plantean las siguientes hipótesis:

**Hipótesis:** *Plántulas de agropiro alargado sometidas a condiciones de baja disponibilidad de P presentan:*

a).- *reducción del crecimiento de la parte aérea y de la expansión foliar debido a una menor tasa de elongación foliar, un filocrono más largo y un menor número de macollos aparecidos en relación al número de hojas (i.e.: menor "site filling").*

b).- *aumento en la relación raíz : parte aérea por una mayor partición de biomasa hacia raíces.*

c).- *reducción del diámetro radical medio e incremento en la longitud radical específica*

**Objetivo General:** *Caracterizar la respuesta morfológica de plantas de agropiro alargado a condiciones de baja disponibilidad de P.*

**Objetivos Específicos:**

a).- *Cuantificar el efecto de la deficiencia de P sobre el crecimiento y la partición de la biomasa.*

b).- *Determinar el efecto de la deficiencia de P sobre la generación y expansión de órganos aéreos.*

c).- *Describir la respuesta de la morfología radical a la deficiencia de P en términos de longitud total, longitud radical específica y diámetro radical medio.*

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Condiciones ambientales del experimento

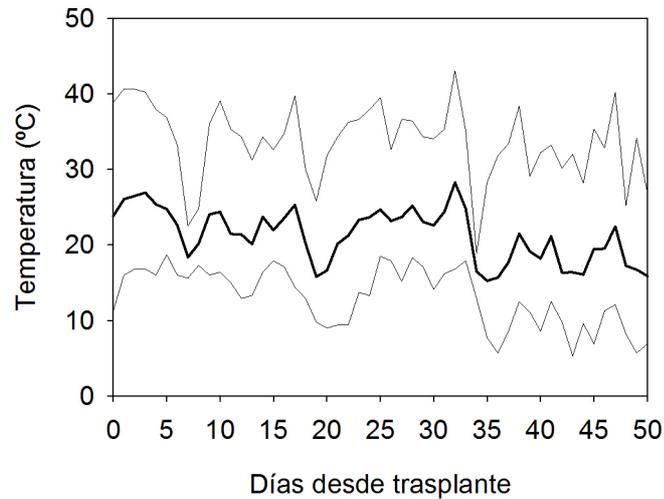
El experimento se llevó a cabo en un invernáculo ubicado en la Unidad Integrada Balcarce INTA-FCA UNMdP (latitud: 37° 45' 48" S; longitud: 58° 17' 51" O; altitud: 130 m sobre el nivel del mar); el período experimental se extendió desde el 21/02/09 hasta el 15/04/09.

La temperatura del aire a la altura de los ápices de crecimiento se midió cada 15 minutos con dos registradores WatchDog 425® (Spectrum Technologies, Inc.; EEUU). El tiempo térmico (TT), expresado en grados-día de crecimiento (°Cd), se calculó con la siguiente ecuación:

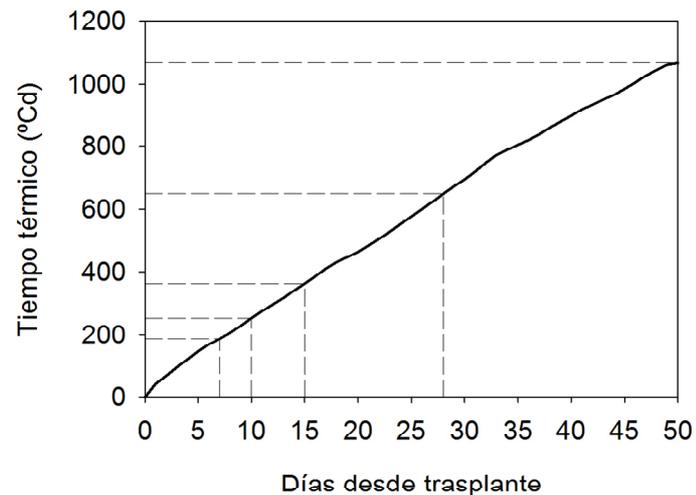
$$TT = \frac{1}{96} \sum_{i=1}^{i=96} \left( \frac{T_{máx_i} + T_{mín_i}}{2} - T_b \right)$$

en la cual  $T_{máx_i}$  es la temperatura máxima en el  $i$ -ésimo intervalo,  $T_{mín_i}$  es la temperatura mínima en el  $i$ -ésimo intervalo y  $T_b$  es la temperatura base de crecimiento ( $T_b = 0^\circ\text{C}$ ). El divisor 96 corresponde a la cantidad de periodos de 15 minutos comprendidos en un día.

Durante el período experimental, la temperatura media (Figura 1) en el interior del invernáculo resultó igual a 21,3°C. Las temperaturas máximas y mínimas diarias (Figura 1) promediaron 34°C y 13°C respectivamente, y la amplitud térmica diaria, 21°C. A los 50 días desde el trasplante, la sumatoria térmica alcanzó un valor de 1065°Cd (Figura 2). Por otra parte, de acuerdo con los registros de la estación meteorológica de la EEA Balcarce, la radiación global media diaria durante el período experimental fue 14,7 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup>. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) no pudo medirse, no obstante, mediciones realizadas al mediodía con un ceptómetro de barra (Cavadevices.com, Bs As, Argentina) dentro y fuera del invernáculo mostraron que la RFA en el interior fue aproximadamente un 25% inferior. El fotoperíodo decreció de 13,3 a 11,2 horas durante el período experimental.



**Figura 1.** Evolución diaria de la temperatura (°C) en el interior del invernáculo durante el período experimental, registrada a nivel de los ápices de crecimiento. *Línea gruesa central:* Temperatura media. *Líneas fina superior:* Temperatura máxima. *Línea fina inferior:* Temperatura mínima.



**Figura 2.** Relación entre el tiempo térmico (°Cd;  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) y los días transcurridos desde el trasplante. Las líneas segmentadas indican las sumas térmicas correspondientes a los diferentes momentos de muestreo: 7, 10, 15, 28 y 50 días desde el trasplante.

## **2.2. Conducción del experimento**

El cultivo se realizó mediante hidroponía, en 135 contenedores cilíndricos de material plástico de 1 L de capacidad. El interior de cada contenedor se recubrió con una bolsa de PVC de color negro, para evitar la proliferación de algas y facilitar la

extracción del material vegetal al momento del muestreo, y se llenó con 1,6 kg de arena de río (6 ppm P, Bray-Kutz I), la cual había sido previamente tamizada con una malla de 2 mm.

Se utilizó semilla de agropiro alargado [*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkw. & Dewey cv Hulk] con un poder germinativo del 80%. La semilla se sometió a un tratamiento de desinfección, que consistió en sumergirla en lavandina al 50% de la formulación comercial (aprox. 2,75% de NaClO) durante 1 minuto y enjuagarla 5 veces con agua destilada estéril, y se pre-germinó en cámara a 30°C durante 4 días. A continuación, se colocaron 4 semillas pre-germinadas por contenedor; una vez establecidas las plántulas se efectuó un raleo, dejando sólo una.

Para el riego de los contenedores se empleó la solución nutritiva N° 1 de Hoagland & Arnon (1950) con modificaciones, diluida al 50% de la concentración original para evitar el efecto salino; el pH se ajustó dentro del rango 6,3 - 6,5. Se aplicaron tres niveles de disponibilidad de P en la solución nutritiva: 1, 10 y 500 µM P/L, a los que se denominó como los tratamientos P1, P10 y P500, respectivamente (ver Cuadro XXXI del Apéndice).

La solución nutritiva se suministró por subirrigación. Para ello, los contenedores, previamente perforados en la base, se dispusieron en bandejas rectangulares de material plástico en las que había solución nutritiva, cuyo nivel se mantenía a 20 mm aproximadamente. Día por medio la solución se reemplazaba y las bandejas se lavaban y enjugaban con agua destilada. Para evitar la acumulación de sales, se aplicaba diariamente a cada contenedor 50 ml de la correspondiente solución nutritiva, por la parte superior.

### **2.3. Mediciones destructivas**

En cinco fechas preestablecidas, a los 7, 10, 15, 28 y 50 días desde el trasplante, se retiraron nueve contenedores por tratamiento (nivel de disponibilidad de P). En laboratorio, se extrajo la bolsa plástica de cada contenedor, con todo el contenido (planta+arena), y se colocó sobre un tamiz de 2 mm. La bolsa se cortó en sentido longitudinal con un bisturí y las raíces se lavaron muy cuidadosamente con una piseta con agua destilada para eliminar la arena adherida. Una vez limpia, la planta se secó con papel absorbente. Se destinaron tres plantas por tratamiento a cada una de las determinaciones detalladas a continuación:

### 2.3.1. Concentración de P en los tejidos

Cada planta se separó con un bisturí en lámina<sup>3</sup>, vaina<sup>4</sup>, raíz y material muerto<sup>5</sup>. Las fracciones se pesaron en fresco con una balanza analítica; se secaron en un liofilizador RIFICOR® L-A-B4 (RIFICOR; Argentina) hasta peso constante, durante 24 horas aproximadamente; y se pesaron nuevamente para obtener el peso seco (PS) final. Se determinó luego, para cada fracción, la concentración de P en el tejido de acuerdo con la metodología de Van Veldhoven & Mannaerts (1987).

### 2.3.2. Biomasa por fracción, área foliar y longitud radical

Cada planta se dividió en cuatro fracciones: lámina, vaina, raíz y material muerto, y cada una de ellas se pesó en fresco con una balanza analítica.

Las láminas foliares se colocaron dentro una bolsa plástica y se mantuvieron refrigeradas a 4-6°C, durante 6 horas como máximo, hasta el momento de ser escaneadas. Las raíces, a su vez, se conservaron a 4-6°C, sumergidas en una solución de alcohol etílico al 10% v/v, hasta 72 horas.

Las láminas foliares se pasaron por un escáner PRIMAX Colorado 1200p® (Primax Electronics Ltd.; Taiwan). Las imágenes se tomaron en color, con una resolución de 200 ppp (puntos por pulgada), y se almacenaron en formato TIFF (*Tagged Image File Format*). Posteriormente se procesaron con el programa Optimas® v6.1 (Meyer Instruments, Inc.; EEUU) para medir el área foliar por planta. Se utilizó el umbral de detección automático del programa (*"auto-threshold"*) y se aplicó un filtro para discriminar del análisis todas las áreas con un perímetro inferior a 10 mm con el fin de evitar que otros objetos (e.g. partículas de polvo) se computaran como área foliar.

Las raíces se sumergieron en agua dentro de bandejas de acrílico transparente y se pasaron por un escáner de alta resolución EPSON Expression 10000XL-Photo® (Seiko Epson Corp., Japón) equipado con una unidad de transparencia. Las imágenes se obtuvieron en escala de grises, con una resolución de 400 ppp, y se almacenaron

---

<sup>3</sup> Se refiere a lámina verde únicamente.

<sup>4</sup> Bajo el término **vaina** se denominó de modo general al conjunto de pseudotallo (vainas + hojas no emergidas) y tallo verdadero.

<sup>5</sup> El **material muerto** se compuso sólo de hojas, no se observaron raíces muertas.

en formato TIFF. Se procesaron, posteriormente, con el programa WinRhizo® (Régent Instruments, Inc.; Canadá) para determinar, en cada planta, la longitud radical total, la longitud radical por clases de diámetro y el diámetro promedio. Del mismo modo que para la medición del área foliar, se configuró el umbral de detección del programa en automático (“*auto-threshold*”), y se activó la función “*Lagarde*” para raíces finas; se aplicó, además, un filtro que discriminó del análisis todas las áreas con un diámetro inferior a 1 mm, para evitar que otros objetos (e.g. partículas de arena, burbujas de aire) se computaran como raíces.

Las cuatro fracciones se secaron luego en un liofilizador RIFICOR L-A-B4® (RIFICOR; Argentina) hasta peso constante, durante 24 horas aproximadamente, y se pesaron con una balanza analítica para obtener el PS final.

### **2.3.3. Concentración de azúcares solubles totales y de almidón en los tejidos**

Esta determinación forma parte de una tesis de ingeniero agrónomo (Neubauer, 2010), por lo cual no será descripta aquí. No obstante, se la cita para una presentación más clara del diseño experimental (Ítem 2.6) y la discusión de los resultados obtenidos.

## **2.4. Mediciones no destructivas**

Desde el trasplante hasta el final del ensayo se realizaron, en todas las plantas existentes en cada fecha, las siguientes mediciones no destructivas:

### **2.4.1. Aparición de hojas y de macollos**

Se registró diariamente la aparición de nuevas hojas sobre el macollo principal y la aparición de macollos en la planta entera. Una hoja se consideró “aparecida” cuando su ápice emergía por encima de la lígula de la hoja precedente.

### 2.4.2. Longitud de lámina verde

Dos veces por semana se midió con una regla la longitud de lámina verde en todas las hojas visibles del macollo principal. Si la hoja estaba “completamente expandida”, se tomaba la longitud desde la lígula hasta el ápice o, si presentaba senescencia, hasta el límite entre tejido clorótico y no clorótico; si la hoja estaba “en crecimiento” se tomaba la longitud desde la lígula de la última hoja expandida hasta el ápice de la primera.

## 2.5. Variables calculadas

### 2.5.1. Variables asociadas a biomasa y dimensiones de órganos, y a las relaciones alométricas entre ellas

Biomasa aérea, radical y total (g MS.planta<sup>-1</sup>) constituye el peso seco de la parte aérea, el sistema radical y de la planta entera, respectivamente.

Relación raíz : parte aérea (R : PA) (g.g<sup>-1</sup> MS) se calculó como el cociente entre la biomasa radical (g MS) y la biomasa aérea (g MS) de cada planta.

Área foliar (AF) (mm<sup>2</sup>.planta<sup>-1</sup>) es el área de lámina verde de cada planta, determinada con el programa OPTIMAS v6.1 ®.

Relación de área foliar (RAF) (mm<sup>2</sup> AF.mg<sup>-1</sup> MS) se calculó como el cociente entre el área foliar de la planta entera (mm<sup>2</sup> AF) y la biomasa total (mg MS).

Área foliar específica (AFE) (mm<sup>2</sup> AF.mg<sup>-1</sup> MS) se calculó, para cada planta, como el cociente entre el área foliar total y la biomasa de lámina.

Relación lámina : vaina (L : V) (g.g<sup>-1</sup> MS) se calculó, para cada planta, como el cociente entre la biomasa de lámina y la de vaina.

Longitud radical (LR) (m.planta<sup>-1</sup>) representa la longitud radical total por planta, determinada con el programa WINRHIZO ®.

Longitud radical específica (LRE) ( $\text{m.g}^{-1}$ ) se calculó, para cada planta, como el cociente entre la longitud y la biomasa radical.

Diámetro radical medio (DRM) (mm) es el diámetro radical promedio, medido con el programa WINRHIZO ®.

Longitud radical por clases de diámetro ( $\text{m.clase diamétrica}^{-1}.\text{planta}^{-1}$ ) es la longitud radical correspondiente a cada clase de diámetro: fina ( $D \leq 0,5$  mm), intermedia ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1$  mm) y gruesa ( $D > 1$  mm), medida con el programa WINRHIZO ®.

Adicionalmente, a partir de las variables detalladas más arriba, se determinaron las relaciones alométricas que se presentan a continuación:

- Biomasa radical *versus* biomasa aérea
- Área foliar *versus* biomasa total
- Biomasa de lámina *versus* biomasa de vaina
- Área foliar *versus* biomasa de lámina
- Longitud radical *versus* biomasa radical
- Longitud radical por clase de diámetro *versus* biomasa radical

### 2.5.2. Variables asociadas a la generación y expansión de órganos

Índice de Haun (IH), es una expresión numérica continua del estado de desarrollo alcanzado por una planta, propuesta por Haun (1973) para el cultivo de trigo. Durante el período vegetativo, cada hoja aparecida representa una unidad de desarrollo, y el índice se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$IH = NHV - 1 + \frac{LUH}{LPH}$$

en la cual,  $NHV$  es el número de hojas visibles,  $LUH$  es la longitud de la última hoja y  $LPH$  es la longitud de la penúltima hoja.

Tasa de aparición de hojas (TAH) ( $\text{hojas} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ), se calculó como la pendiente de una regresión lineal simple entre el número de orden de cada hoja aparecida en el macollo principal y el tiempo térmico ( $^\circ\text{Cd}$ ) transcurrido desde el trasplante hasta su aparición.

Site filling (Fs), se calculó como la pendiente de una regresión lineal simple entre el logaritmo natural del número de macollos por planta y el índice de Haun (Davies, 1974; Neuteboom & Lantinga, 1989).

Tasa de macollaje relativa (TMR) ( $\text{macollos} \cdot \text{macollo}^{-1} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ), se calculó como la pendiente de una regresión lineal simple entre el logaritmo natural del número de macollos por planta y el tiempo térmico ( $^\circ\text{Cd}$ ) transcurrido desde el trasplante.

Número final de macollos (NFM), es el número de macollos de la planta entera, alcanzado en la última fecha de cosecha.

Filocrono ( $^\circ\text{Cd}$ ), se obtuvo de dos maneras diferentes: i) mediante el cálculo de la inversa de la TAH, que representa el filocrono promedio, y ii) midiendo el intervalo, en unidades de tiempo térmico, entre la aparición de una hoja y la subsiguiente; este último método sólo se pudo aplicar a las hojas 3, 4 y 5, debido al menor grado de desarrollo que mostraron las plantas en P1 y P10 al final del experimento.

Longitud foliar final (LFF) (mm), se denominó así a la longitud de lámina de una hoja completamente expandida. Las comparaciones entre tratamientos sólo fueron posibles para las hojas 1, 2, 3 y 4, por los mismos motivos que en el filocrono por hoja.

Tasa de elongación foliar por hoja (TEFh), ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se obtuvo, para cada hoja individual, como la pendiente de una regresión lineal simple entre las longitudes medidas en diferentes fechas, desde que la hoja apareció hasta que alcanzó el 80% de su longitud final, y el tiempo térmico transcurrido hasta el momento de cada medición. Las comparaciones entre tratamientos sólo fueron posibles para las hojas 2, 3 y 4.

Duración de la elongación foliar (DEF) ( $^\circ\text{Cd}$ ) se obtuvo a partir del cociente entre la LFF y la TEFh.

Longitud de lámina verde por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se obtuvo mediante la sumatoria de la longitud de lámina verde de todas las hojas del macollo principal, en cada una de las fechas consideradas.

Longitud de lámina senescente por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se obtuvo mediante la sumatoria de la longitud de lámina senescente o muerta de todas las hojas del macollo principal, en cada una de fechas consideradas. Se consideró como longitud de lámina senescente o muerta de una hoja individual a las diferencias negativas en la longitud de lámina verde entre dos fechas sucesivas de medición.

Longitud de lámina total por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se obtuvo mediante la suma de las longitudes de lámina verde y senescente por macollo, en cada fecha considerada.

Tasa de elongación foliar bruta por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se calculó como el cociente entre la diferencia en la longitud de lámina total entre dos fechas determinadas y la diferencia en la sumas térmicas correspondientes a cada una esas fechas. El valor obtenido se asignó al promedio de las sumas térmicas.

Tasa de senescencia foliar bruta por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se calculó del mismo modo que la TEFbruta, pero sobre la longitud de lámina senescente o muerta.

Tasa de elongación foliar neta por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) se calculó del mismo modo que la TEFbruta, pero sobre la longitud de lámina verde.

Tasa media de elongación foliar bruta por macollo ( $\text{mm} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ) (TEFbruta) El valor medio de la TEFbruta durante el período experimental se calculó mediante el promedio de las tasas por fecha, ponderadas por la duración del intervalo de medición correspondiente a cada una de ellas. El mismo método de cálculo se aplicó a la TS y la TEFneta.

### 2.5.3. Variables asociadas al contenido de P en la planta

Concentración de P en los tejidos (mg P.g<sup>-1</sup> MS), se determinó, para cada fracción (lámina, vaina, raíz y material muerto) y fecha de cosecha (7, 10, 15, 28 y 50 ddt), mediante la metodología de Van Veldhoven y Mannaerts (1987).

Acumulación de P (mg P), representa el P retenido por cada fracción; se calculó, para cada fecha de cosecha, como el producto de la concentración de P (mg P.g MS<sup>-1</sup>) y la biomasa acumulada (g MS).

Se analizaron, además, las siguientes relaciones alométricas:

- P acumulado en raíz *versus* P acumulado en parte aérea
- P acumulado en lámina *versus* área foliar
- Biomasa total *versus* P acumulado total
- P acumulado total *versus* longitud radical

### 2.6. Diseño experimental y análisis estadísticos

Se aplicó un diseño en parcelas divididas con tres repeticiones (bloques). El factor *disponibilidad de P* se asignó a la parcela mayor y el factor *fecha de muestreo*, a la sub-parcela. Las variaciones espaciales de radiación solar y temperatura dentro del invernáculo se tomaron como criterio para la conformación de los bloques.

Los análisis de varianza (ANVA) se realizaron con el procedimiento MIXED del programa estadístico SAS® v 8.0 (SAS Institute Inc., EEUU). Las medias se compararon con la prueba de la Mínima Diferencia Significativa (MDS); se consideró significativa toda diferencia con un valor de probabilidad  $p < 0,05$ .

Antes de efectuar el ANVA, se verificó que los datos cumplieran con los supuestos de distribución normal y homogeneidad de variancias por métodos gráficos y analíticos (Pruebas de Shapiro-Wilk y de Levène modificada por Brown-Forsythe). Se aplicó la transformación logaritmo natural a los datos que lo requirieron para cumplir con los supuestos. Los datos transformados se presentan de ese modo en los resultados.

Los coeficientes alométricos  $\alpha$  y  $\beta$  se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado (*Standardized Mayor Axis*, SMA), sobre los datos previamente

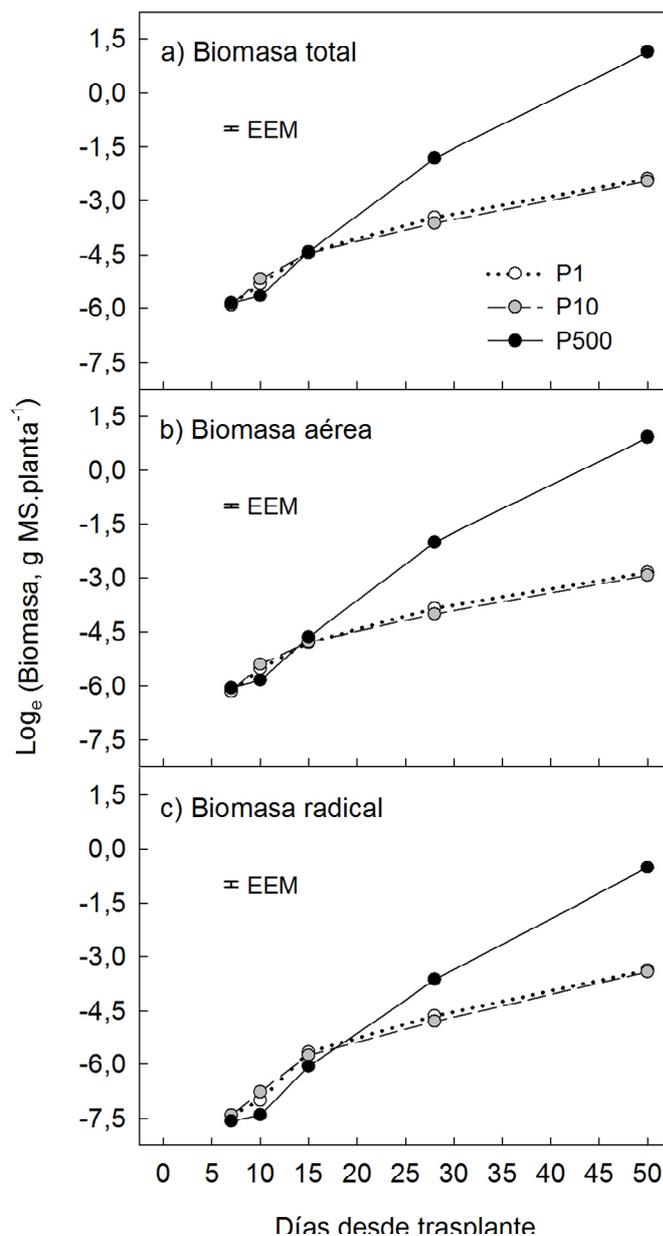
transformados mediante logaritmo natural (Warton *et al.*, 2006). El análisis se llevó a cabo con el paquete (S)MATR para R v2.13.1. Los supuestos de bondad de ajuste a distribución normal y de homocedasticidad se verificaron mediante el análisis de los residuales por métodos gráficos y analíticos (Pruebas de Shapiro-Wilk y de Breusch-Pagan).

### 3. RESULTADOS

#### **3.1. Variables asociadas a biomasa y dimensiones de órganos, y a las relaciones alométricas entre ellas**

##### **3.1.1. Biomasa total, biomasa aérea y biomasa radical**

En líneas generales, la *biomasa total* (Figura 3a; Cuadro I del Apéndice), la *biomasa aérea* (Figura 3b; Cuadro I del Apéndice) y la *biomasa radical* (Figura 3c; Cuadro I del Apéndice), expresadas en unidades logarítmicas, se incrementaron progresivamente con cada fecha de muestreo, para todos los niveles de P evaluados. En los tres casos se detectó interacción  $P \times fecha\ de\ muestreo$ , y se observó, además, que el efecto del P sobre la acumulación de biomasa resultó significativo ( $p < 0,05$ ) a los 10, 28 y 50 días desde trasplante. En la primera de estas fechas, el tratamiento P500 fue menor que P10, y menor o igual que P1; mientras que, en las dos últimas fechas, P500 fue marcadamente superior al resto. No se detectaron diferencias entre P1 y P10 en ninguna fecha. Al final del ensayo, los tratamientos deficientes en fósforo (P1 y P10) habían acumulado, en promedio, solamente un 2,8%; un 2,2% y un 5,6% de la biomasa total, aérea y radical del tratamiento control (P500), respectivamente.

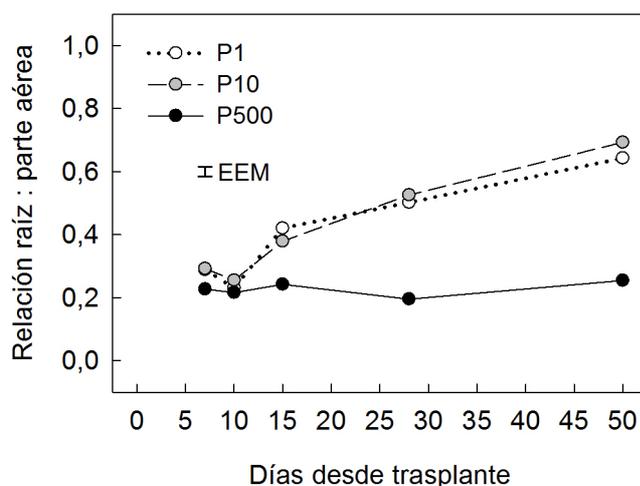


**Figura 3.** Logaritmo natural de la biomasa ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante: a) Biomasa total, b) Biomasa aérea, c) Biomasa radical. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ) en los tres casos. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM).

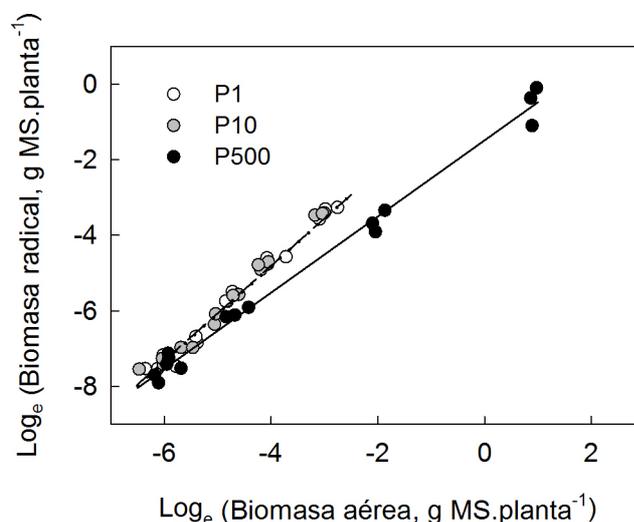
### 3.1.2. Relación raíz : parte aérea

En las dos primeras fechas de muestreo (7 y 10 días desde trasplante), la relación raíz : parte aérea (R : PA) (Figura 4; Cuadro II del Apéndice) no presentó diferencias entre niveles de P ni entre fechas. Pero a partir de los 10 días, se observó que, en los tratamientos deficientes en P (P1 y P10), la relación R : PA aumentó continuamente hasta los 50 días; mientras que, en el tratamiento control (P500), esta relación mantuvo un valor constante durante todo el ensayo. Debido a esta respuesta, la interacción  $P \times$  fecha de muestreo fue significativa. No se detectaron diferencias entre P1 y P10, los cuales resultaron, en promedio, 1,65; 2,63 y 2,62 veces el valor de P500, a los 15, 28 y 50 días, respectivamente.

Cuando la biomasa radical se relacionó con la biomasa aérea desde un enfoque alométrico (Figura 5; Cuadro III del Apéndice), se observó que las pendientes de los tratamientos P1 y P10 resultaron superiores a la de P500. Esta diferencia en la trayectoria alométrica en respuesta a la deficiencia de P, podría interpretarse como un cambio en la relación entre las tasas relativas de crecimiento de la raíz y de la parte aérea, y el valor numérico que asumió cada pendiente, como el cociente entre ambas tasas relativas. De este modo, una pendiente igual a uno (P500) indicaría que las tasas relativas fueron iguales, mientras que una pendiente mayor a uno (P1 y P10) indicaría que la tasa relativa de crecimiento del sistema radical fue superior a la tasa relativa de crecimiento de la parte aérea.



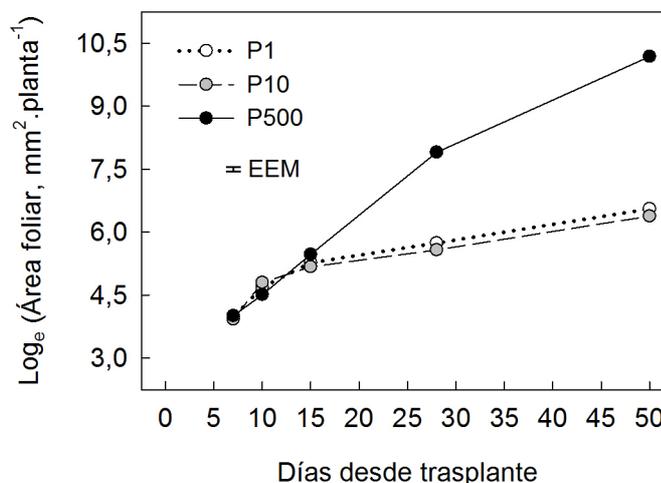
**Figura 4.** Relación raíz : parte aérea ( $\text{g MS.g}^{-1}\text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).



**Figura 5.** Logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa aérea ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 1,26 x + 0,22$   $r = 0,992$ ; P10:  $y = 1,25 x + 0,21$   $r = 0,995$ ; P500:  $y = 1,01 x - 1,49$   $r = 0,995$ .

### 3.1.3. Área foliar

El área foliar, AF (Figura 6; Cuadro IV del Apéndice), expresada en unidades logarítmicas, aumentó de modo continuo con el transcurso del tiempo. No obstante, debido a que el AF se incrementó diferencialmente según el nivel de P disponible, la interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa. A partir del día 15, el tratamiento control comenzó a diferenciarse marcadamente de los tratamientos deficientes. Así, el tratamiento P500 resultó 9,4 y 41,0 veces el promedio de P1 y P10, a los 28 y 50 días desde trasplante, respectivamente. No se detectaron diferencias entre P1 y P10 en ninguna fecha de muestreo.

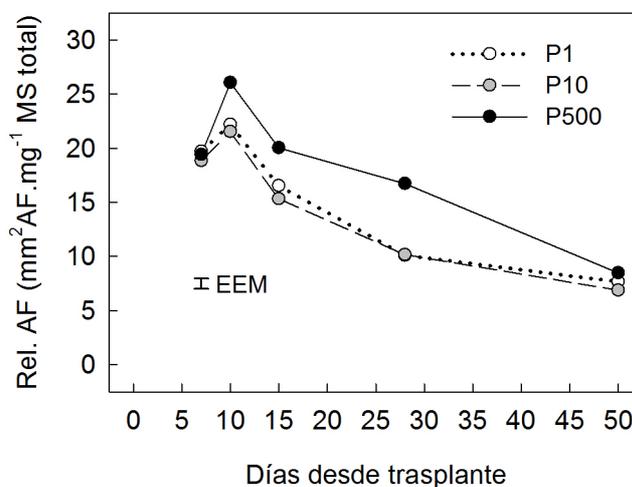


**Figura 6.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y 500  $\mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).

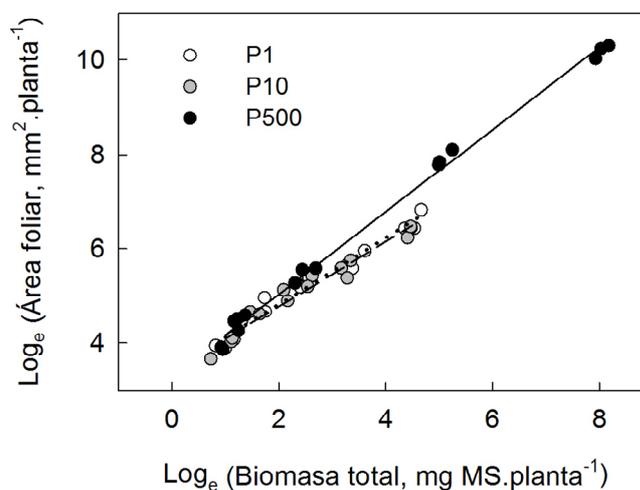
### 3.1.4. Relación de área foliar

La relación de área foliar (Figura 7; Cuadro V del Apéndice) presentó interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  significativa ( $p < 0,05$ ). Con respecto al tiempo transcurrido, la relación de AF aumentó, en líneas generales, de los 7 a los 10 días desde trasplante, momento en el cual alcanzó un valor máximo en los tres tratamientos; luego decreció sucesivamente en cada fecha de muestreo hasta el final del experimento. Por otra parte, el tratamiento P500 superó a los deficientes a los 10, 15 y 28 días, mientras que, entre P1 y P10, no se detectaron diferencias en la relación de AF para ninguna de las fechas evaluadas.

Cuando la comparación se efectuó en términos alométricos, la relación entre el AF y la biomasa aérea (Figura 8; Cuadro VI del Apéndice) reveló un cambio en la pendiente en respuesta a la deficiencia de P. En P500 la misma presentó un valor igual a 1,25 veces el promedio de P1 y P10, mientras que entre estos últimos tratamientos no se halló diferencia. La disminución en las pendientes de los tratamientos deficientes en P, en comparación con el control, indica una disminución en el cociente entre la tasa relativa de expansión foliar y la tasa relativa de crecimiento de la planta, la cual pudo ser consecuencia de un incremento en la relación R : PA, una reducción en la relación lámina : vaina, y/o una reducción en el área foliar específica.



**Figura 7.** Relación de área foliar ( $\text{mm}^2 \text{AF} \cdot \text{mg}^{-1} \text{MS total}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,050$ ). La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).



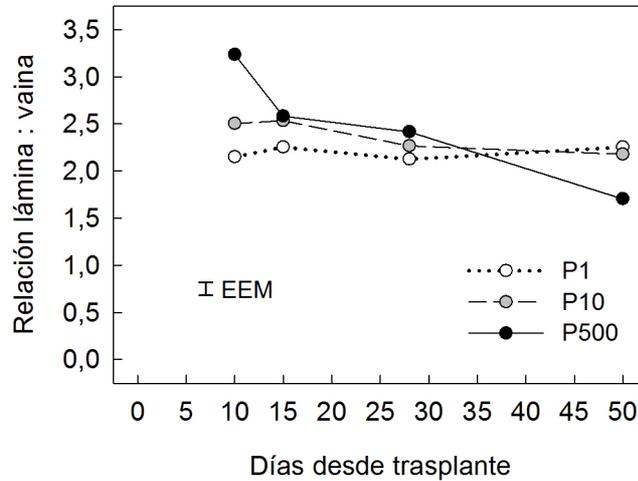
**Figura 8.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{mg MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,70 x + 3,41$   $r = 0,986$ ; P10:  $y = 0,69 x + 3,40$   $r = 0,980$ ; P500:  $y = 0,87 x + 3,30$   $r = 0,998$ .

### 3.1.5. Relación lámina : vaina

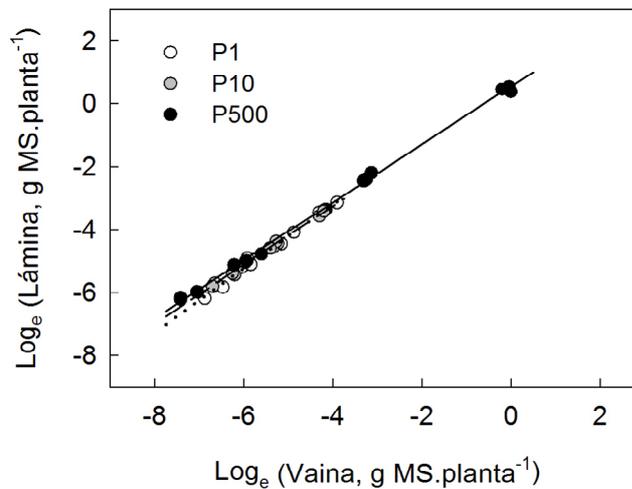
La relación lámina : vaina (L : V) (Figura 9; Cuadro VII del Apéndice) evolucionó en el tiempo con un patrón diferente según el nivel de P disponible, por lo que la interacción  $P \times fecha\ de\ muestreo$  resultó significativa ( $p = 0,0004$ ). De este modo, en P1 y P10, la relación L : V permaneció constante durante todo el período experimental. En P500, por el contrario, la relación L : V mostró un valor máximo el día 10, disminuyó el día 15 a un valor intermedio y significativamente diferente del primero; mantuvo este último valor hasta el día 28, y decreció nuevamente, para alcanzar un mínimo a los 50 días. Por otra parte, cuando se compararon los niveles de P dentro de cada fecha, se observó que, si bien a los 10 días, el tratamiento P500 resultó 1,39 veces el promedio de P1 y P10, a los 50 días la relación se invirtió, resultando el promedio de los tratamientos deficientes en P 1,30 veces el valor del tratamiento control. Debido a que, en el día 7, ninguna de las plántulas poseía al menos una hoja completamente expandida, se excluyeron del análisis los datos correspondientes a esta fecha.

El análisis alométrico (Figura 10; Cuadro VIII del Apéndice) mostró asimismo cambios en la relación L : V según el nivel de P disponible. La pendiente del tratamiento P1 resultó 1,09 veces el promedio de las pendientes de los tratamientos P10 y P500; entre estos últimos no se detectaron diferencias. Por otra parte, la evaluación de la hipótesis  $H_0: \beta = 1$  mostró que la pendiente de P1 no difería de uno, pero que las pendientes de P10 y P500 eran menores. Una pendiente igual a uno, cuando ambas variables tienen las mismas unidades, indica un crecimiento *isométrico* (P1, Figura 10), *i.e.* la relación entre ambas variables permanece constante en el tiempo (P1, Figura 9); una pendiente menor a uno, indica un crecimiento *alométrico negativo*, *i.e.* la relación lámina : vaina decrece con el tiempo. (P500, Figuras 9 y 10). De manera interesante, la relación L : V correspondiente al tratamiento P10, si bien, no mostró diferencias significativas entre fechas, presentó una tendencia general decreciente (Figura 9), la cual pudo detectarse ( $\beta < 1$ ) con el análisis alométrico (Figura 10).

Adicionalmente, el análisis alométrico (Figura 10) permitió discriminar entre el efecto del tamaño y el efecto del nivel de P sobre la evolución de la relación L : V, los cuales aparecen confundidos en la Figura 7. En esta última, el tratamiento P500 fue significativamente inferior a P1 y P10 en el día 50; sin embargo, cuando la comparación se realizó a igual tamaño, la diferencia desapareció (Figura 10).



**Figura 9.** Relación lámina : vaina ( $\text{g MS.g}^{-1}\text{MS}$ ) de plantas de agoproto alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500, correspondientes a 1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).

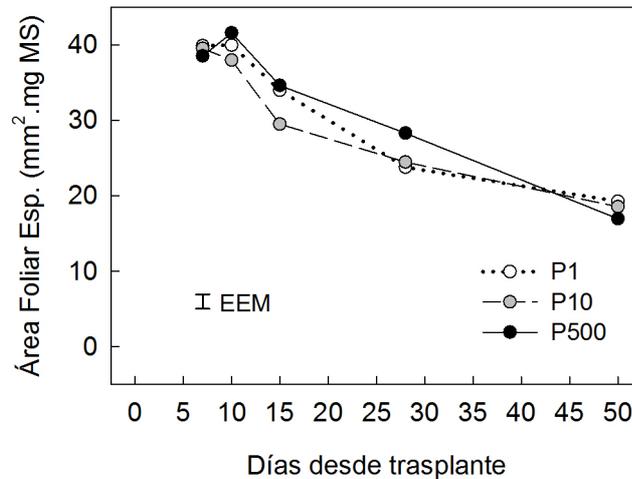


**Figura 10.** Logaritmo natural de la biomasa de láminas ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa de vainas ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agoproto alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 1,01 x + 0,85$   $r = 0,997$ ; P10:  $y = 0,93 x + 0,49$   $r = 0,996$ ; P500:  $y = 0,92 x + 0,54$   $r = 0,999$ .

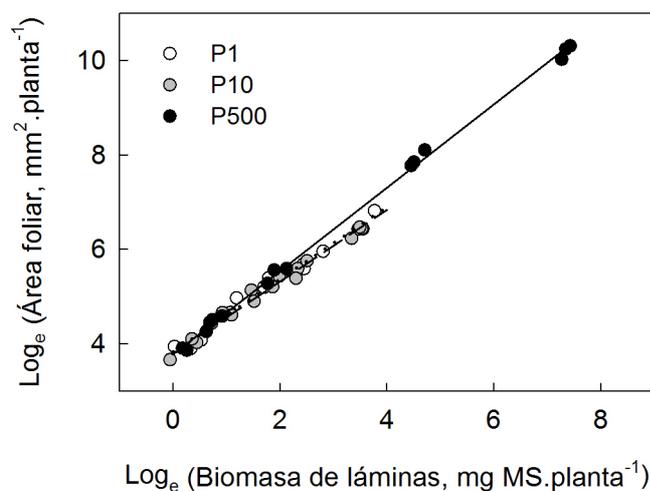
### 3.1.6. Área foliar específica

A diferencia de la relación de área foliar, no se detectó interacción  $P \times fecha de muestreo$  ( $p = 0,500$ ) en el área foliar específica (AFE); por ello, el análisis se orientó a los efectos principales. No se observaron diferencias en el AFE por efecto del nivel de P disponible (Figura 11; Cuadro IX del Apéndice). Con respecto a la evolución en el tiempo (Figura 11; Cuadro IX del Apéndice), el AFE no mostró diferencias entre el día 7 y el día 10, pero a partir de éste último, decreció en cada fecha de muestreo sucesiva.

Por otra parte, en contraste con los resultados de la Figura 11, el análisis alométrico (Figura 12; Cuadro X del Apéndice) detectó diferencias entre niveles de P. La pendiente del tratamiento P500 resultó 1,16 veces el promedio de P1 y P10, los cuales no difirieron entre sí.



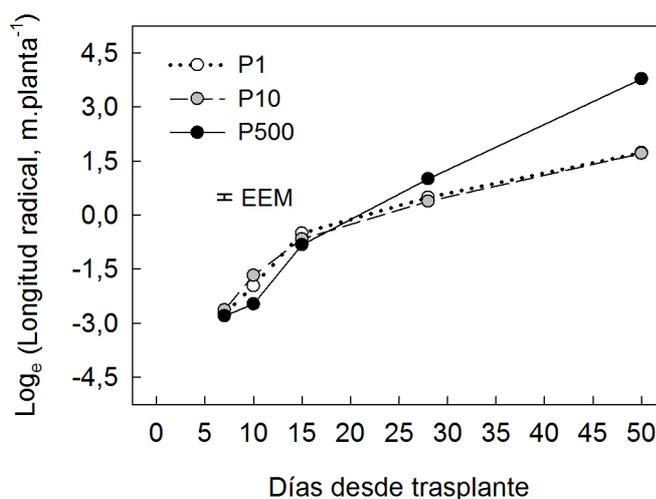
**Figura 11.** Área foliar específica ( $\text{mm}^2 \text{AF} \cdot \text{mg}^{-1} \text{MS lámina}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). La interacción  $P \times fecha de muestreo$  resultó no significativa ( $p = 0,500$ ). La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).



**Figura 12.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa de láminas ( $\text{mg MS}.\text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,77 x + 3,83$   $r = 0,991$ ; P10:  $y = 0,76 x + 3,80$   $r = 0,993$ ; P500:  $y = 0,88 x + 3,77$   $r = 0,999$ .

### 3.1.7. Longitud radical

La longitud radical (LR), en unidades logarítmicas, se incrementó progresivamente desde el día 7 hasta el día 50 a partir del trasplante (Figura 13; Cuadro XI del Apéndice). Sin embargo, dado que la LR alcanzada por las plantas de agropiro en las distintas fechas difirió entre niveles de P disponible, la interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  fue significativa. De este modo, se encontraron diferencias significativas en la LR entre niveles de P a los 10, 28 y 50 días desde trasplante. En la primera de estas fechas (día 10), P1 y P10, resultaron, en promedio, 1,94 veces el valor de P500; mientras que el tratamiento control resultó 1,77 y 7,82 veces el promedio de los tratamientos deficientes, a los 28 y 50 días, respectivamente. Los tratamientos deficientes no difirieron entre sí en ninguna de las fechas evaluadas.



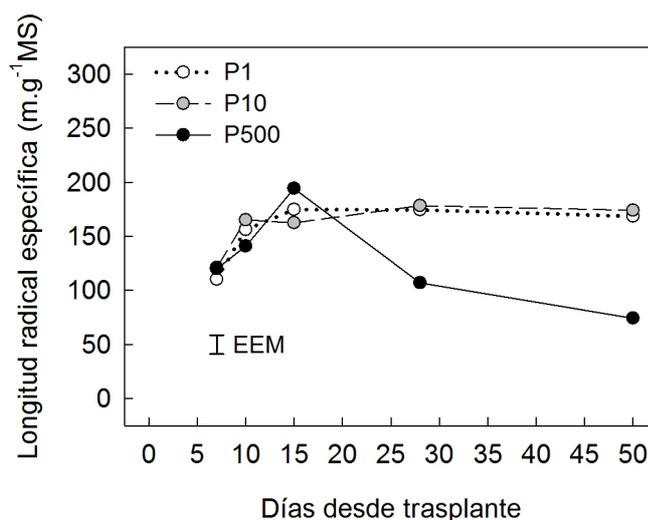
**Figura 13.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $m.planta^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).

### 3.1.8. Longitud radical específica

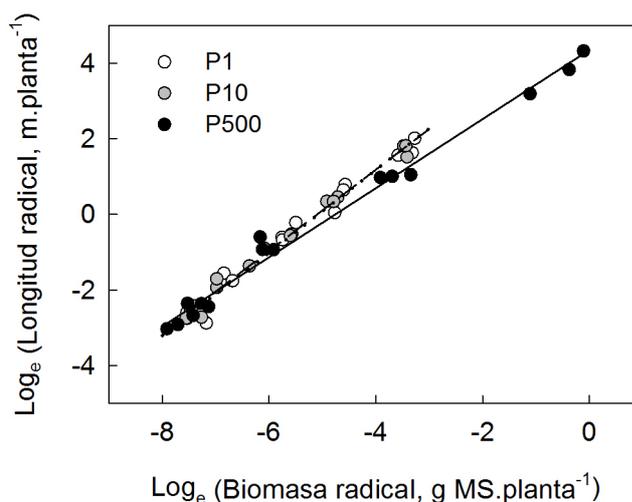
En la Figura 14 (y en el Cuadro XII del Apéndice) se puede observar la evolución de la longitud radical específica (LRE) en el tiempo. La LRE mostró interacción  $P \times fecha$  de muestreo ( $p = 0,0124$ ). Así, la LRE de los tratamientos deficientes en P presentó una tendencia creciente desde el día 7, que se tornó en diferencia significativa y alcanzó un máximo el día 15, en P1, y el día 28, en P10; estos valores máximos se mantuvieron constantes hasta el día 50. La LRE del tratamiento control, por otra parte, se incrementó desde el día 7 hasta un valor máximo el día 15; pero luego decreció marcadamente hasta el día 28, y levemente hasta el día 50, valor que no difirió de los días 7 y 28. El cociente entre los valores máximo y mínimo fue 1,59, 1,47 y 2,62 para P1, P10 y P500 respectivamente. En relación a la comparación entre niveles de P, los tratamientos P1 y P10 presentaron, en promedio, 1,65 y 2,31 veces el valor de P500, a los 28 y 50 días respectivamente; en las fechas restantes no hubo diferencias entre tratamientos.

El análisis alométrico (Figura 15; Cuadro XIII del Apéndice) mostró, en concordancia con los resultados de la Figura 12, una mayor pendiente en los tratamientos deficientes en comparación con el control. Las pendientes de P1 y P10 no difirieron entre sí, pero presentaron, en promedio, 1,19 veces el valor de P500. El análisis mostró, además, que las pendientes de los tres tratamientos diferían de uno.

Si se asume que la densidad del tejido se mantiene constante, una pendiente mayor a uno (P1 y P10) implica una reducción, mientras que, por el contrario, una pendiente menor a uno (P500) implica un aumento en el diámetro promedio de las raíces con cada incremento unitario de la biomasa radical.



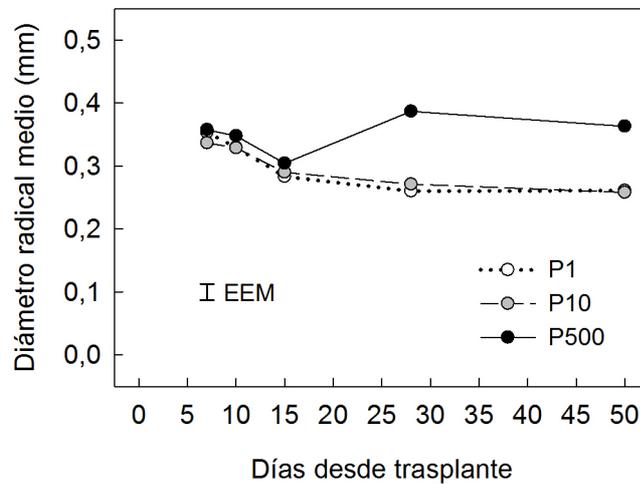
**Figura 14.** Longitud radical específica ( $\text{m.g}^{-1} \text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).



**Figura 15.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 1,10x + 5,56$   $r = 0,990$ ; P10:  $y = 1,07x + 5,48$   $r = 0,994$ ; P500:  $y = 0,91x + 4,35$   $r = 0,995$ .

### 3.1.9. Diámetro radical medio

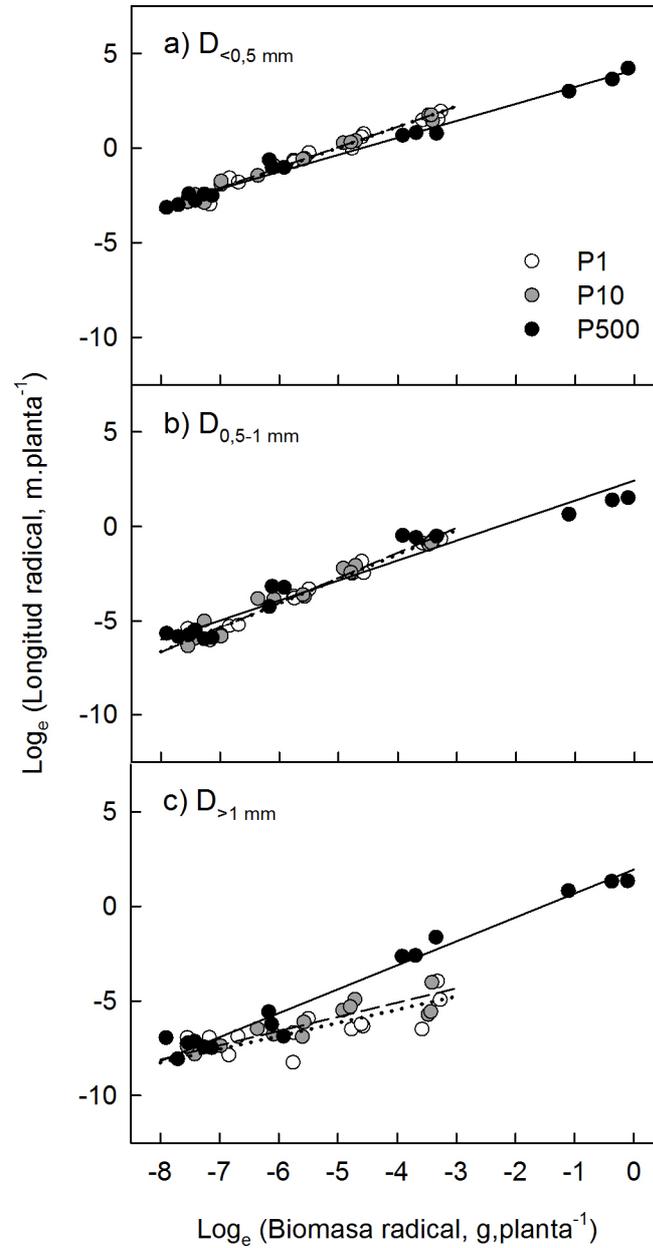
El diámetro radical medio (DRM) (Figura 16; Cuadro XIV del Apéndice), disminuyó desde el día 7 al día 15, un 16,3%, en promedio, para los tres niveles de P evaluados. El día 28, el DRM del tratamiento control se incrementó de manera acentuada; sin embargo, el valor alcanzado no resultó significativamente diferente de los días 7 y 50. El DRM de los tratamientos deficientes, por el contrario, continuó hasta el día 50 con una leve tendencia decreciente aunque sin diferir del valor alcanzado el día 15. Por otra parte, el tratamiento P500 resultó 1,46 y 1,40 veces el promedio de P1 y P10, a los 28 y 50 días, respectivamente. No se detectaron diferencias entre P1 y P10 en ninguna fecha. Esta respuesta diferencial del DRM a los tratamientos de P en el tiempo determinó una interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  significativa ( $p < 0,001$ ).



**Figura 16.** Diámetro radical medio (mm) de plantas de agoproiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), en relación a los días desde el trasplante. La barra vertical señala el error estándar de la media (EEM).

### 3.1.10. Longitud radical por clases de diámetro

La Figura 17 (y el Cuadro XV del Apéndice) muestra cómo se modificó la longitud de raíz de tres clases de diámetro en respuesta a diferentes niveles de P. En el caso de las raíces de diámetro fino ( $D \leq 0,5$  mm) y medio ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1$  mm), las pendientes de los tratamientos deficientes en P superaron significativamente al la del control. Esto indicaría una mayor longitud de raíces intermedias a finas en P1 y P10 que en P500, para una determinada biomasa radical total. En el caso de las raíces gruesas ( $D > 1$  mm), por el contrario, la pendiente del tratamiento control resultó superior a las de los deficientes en P. Por otra parte, en los tratamientos P1 y P10 se observó que las pendientes de las raíces finas y medias fueron mayores o iguales a uno, mientras que las pendientes de las raíces gruesas resultaron menores que uno. En P500, las pendientes resultaron menor, igual y mayor que uno, para las raíces finas, intermedias y gruesas, respectivamente. En forma similar a lo expuesto anteriormente para otras relaciones alométricas, pendientes superiores a uno indican un incremento relativo mayor en la longitud de esa clase de diámetro que de biomasa radical, y *viceversa* en el caso de pendientes inferiores a uno. Cuando la pendiente es igual a uno el incremento relativo en la longitud es igual al incremento relativo en la biomasa radical total.



**Figura 17.** Logaritmo natural de la longitud de raíces (m.planta<sup>-1</sup>) de diámetro (D): a) fino ( $D \leq 0,5$  mm), b) medio ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1 \text{ mm}$ ) y c) grueso ( $D > 1 \text{ mm}$ ), en relación al logaritmo natural de la biomasa radical total (gMS.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Los coeficientes de las ecuaciones lineales correspondientes se presentan en el Cuadro XV del Apéndice.

## **3.2. Variables asociadas a la generación y expansión de órganos**

### **3.2.1. Longitud foliar final, tasa de elongación foliar por hoja y duración de la elongación foliar**

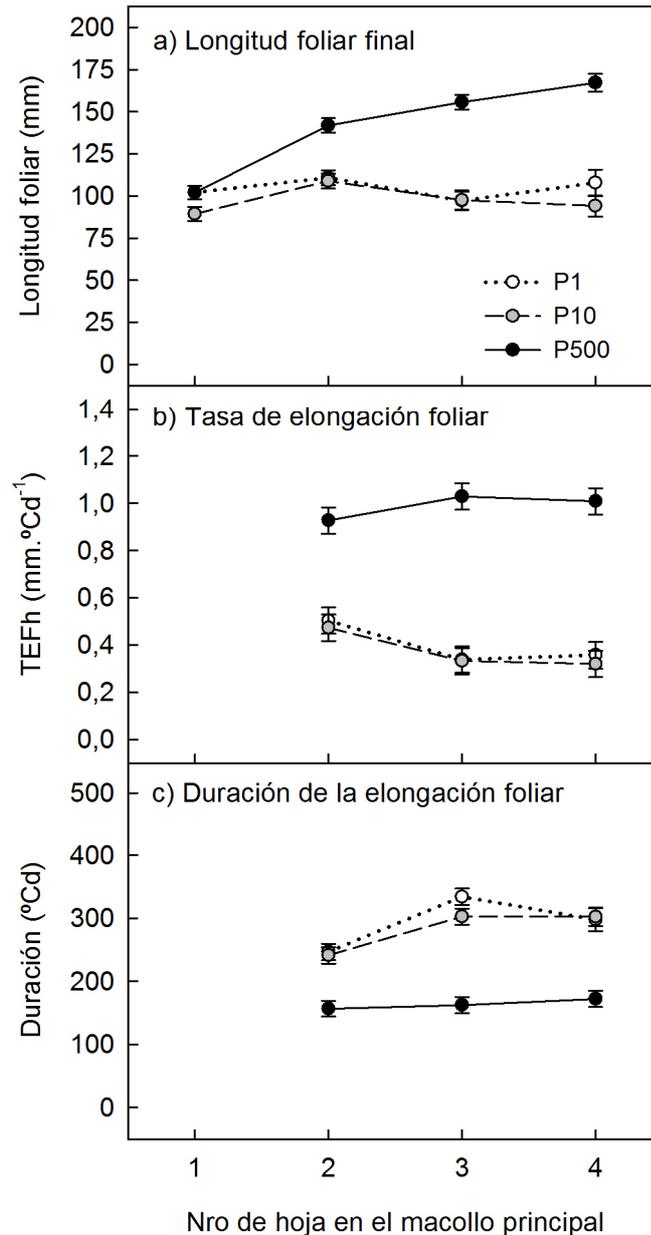
En la Figura 18a (y el Cuadro XVI del Apéndice) se presenta la longitud final de lámina (LFF) correspondiente a las hojas 1 a 4 del macollo principal. La LFF respondió de modo diferencial según el nivel de P aplicado y el número de hoja considerada, lo cual determinó que la interacción  $P \times hoja$  fuera significativa ( $p < 0,001$ ).

En el tratamiento P1, no se hallaron diferencias en la LFF entre hojas distintas, excepto entre las hojas 2 y 3. En P10, el valor máximo de LFF se observó en la hoja 2, mientras que las hojas restantes mostraron valores menores. Finalmente, en P500, la LFF se incrementó significativamente con el número de hoja. Por otra parte, cuando se comparó el efecto de la disponibilidad de P sobre cada hoja, se observó que, en el caso de la hoja 1, la LFF del tratamiento control resultó mayor o igual a los deficientes; en las hojas sucesivas, el tratamiento control superó siempre a los deficientes, los cuales no difirieron entre sí. De este modo, la LFF de P500 resultó 1,29, 1,60 y 1,66 veces el promedio de P1 y P10, para las hojas 2, 3 y 4 respectivamente.

La Figura 18b (y el Cuadro XVII del Apéndice) muestra la respuesta de la tasa de elongación de hojas individuales (TEFh) a diferentes niveles de P. Al comparar la TEFh entre hojas a un mismo nivel de P se pudo determinar que, en los tratamientos deficientes, la TEFh disminuyó un 31,3% en la hoja 3 con respecto a la hoja precedente, y que no hubo diferencias entre las hojas 3 y 4. En el tratamiento control, la TEFh permaneció constante entre hojas. Por otra parte, el efecto de P disponible sobre la TEFh fue muy marcado y se observó tempranamente, a partir de la hoja 2. De este modo, el tratamiento control resultó 1,90, 3,07 y 2,98 veces el promedio de los tratamientos deficientes, para las hojas 2, 3 y 4, respectivamente. Los tratamientos P1 y P10 no mostraron diferencias entre sí. La interacción  $P \times hoja$  resultó significativa ( $p = 0,0057$ ).

En la Figura 18c (y en el Cuadro XVIII del Apéndice) se presenta la duración de los períodos de elongación de las hojas 2, 3 y 4. En ella se observa que la interacción  $P \times hoja$  fue significativa ( $p = 0,0027$ ). En los tratamientos deficientes, la duración de la elongación se prolongó un 26,7%, en promedio, en las hojas 3 y 4, en comparación con la hoja 2; mientras que no hubo diferencias entre aquellas. No se detectaron

diferencias entre hojas en la duración de la elongación del tratamiento control. Por otro lado, la duración de P1 y P10 en promedio, se prolongó, resultando 1,56, 1,96 y 1,74 veces el valor de P500, para las hojas 2, 3 y 4, respectivamente. No se detectaron diferencias entre los tratamientos deficientes.

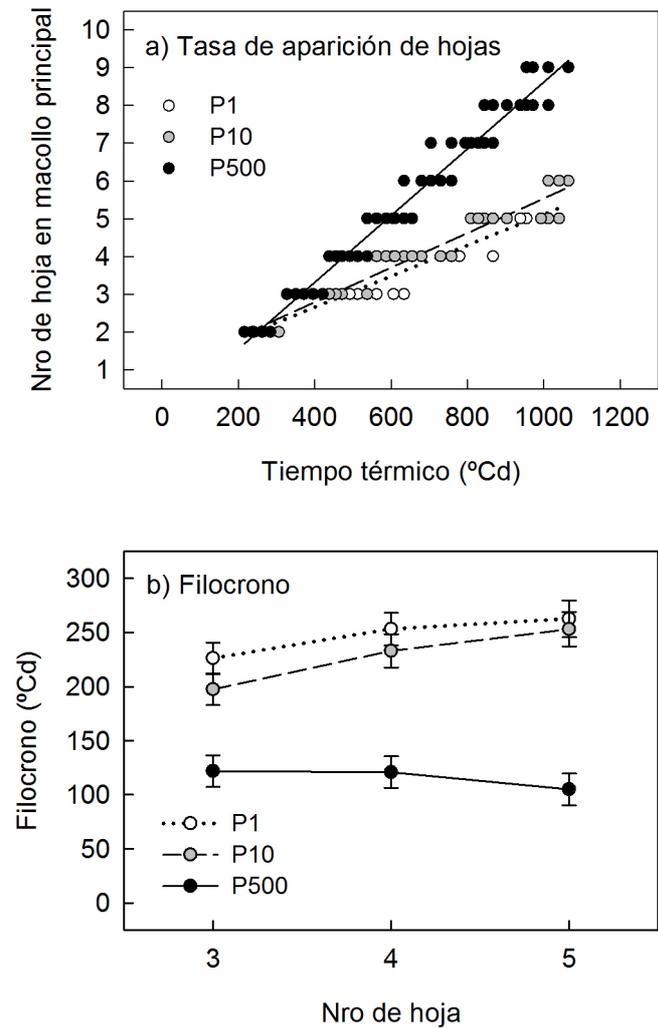


**Figura 18.** a) Longitud foliar final (LFF, mm), b) tasa de elongación foliar por hoja (TEFh, mm.°Cd<sup>-1</sup>; T<sub>b</sub> = 0°C) y c) duración de la elongación foliar (°Cd, T<sub>b</sub> = 0°C) para las hojas 1-2 a 4 del macollo principal, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las barras verticales indican el error estándar de la media (EEM).

### 3.2.2. Tasa de aparición de hojas y filocrono por hoja

La tasa de aparición de hojas (TAH) se calculó como la pendiente de la regresión lineal simple entre el número total de hojas aparecidas en el macollo principal y la sumatoria térmica (Figura 19a; Cuadro XIX del Apéndice). A medida que se elevó el nivel de P aplicado se pudo observar un significativo incremento en la TAH. Así, la TAH del tratamiento P10 resultó 1,12 veces la de P1, mientras que la TAH del tratamiento P500 fue 2,16 y 1,93 veces las de P1 y P10, respectivamente. El intervalo de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas o *filocrono*, calculado como la inversa de la TAH, resultó igual a 244,3; 218,6 y 113,3 °Cd, para P1, P10 y P500, respectivamente.

No obstante la mayor simplicidad de cálculo, se debe tener presente que la TAH (y el filocrono) obtenida por regresión representa un promedio que no refleja las variaciones que pudieren existir entre hojas. Esto se hizo evidente cuando se contrastó el filocrono de las hojas 3, 4 y 5, para las cuales fue posible realizar la comparación (Figura 19b; Cuadro XX del Apéndice). Para cada nivel de P considerado individualmente, la magnitud del filocrono tuvo una evolución diferente. Así, en P1, el filocrono se incrementó de la hoja 3 a la hoja 4, mientras que la hoja 5 no difirió de la anterior. En P10, el filocrono se incrementó progresivamente con el número de hoja. Y en P500, el filocrono no difirió entre las hojas 3 y 4, pero decreció en la hoja 5. Por otra parte, al analizar, en cada hoja, el efecto de distintos niveles de P, se observó que el promedio de los tratamientos deficientes fue 1,74, 2,01 y 2,46 veces el valor del tratamiento control, en las hojas 3, 4 y 5, respectivamente. Entre P1 y P10 no hubo diferencias. En concordancia con lo anterior, se determinó que la interacción  $P \times hoja$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ).



**Figura 19.** Tasa de aparición de hojas y filocrono por hoja, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). a) Número de hojas aparecidas en el macollo principal en función del tiempo térmico (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ). Las ecuaciones lineales respectivas son: P1:  $y = 0,0041 x + 1,0211$ ,  $R^2 = 0,941$ ; P10:  $y = 0,0046 x + 0,9618$ ,  $R^2 = 0,970$ ; P500:  $y = 0,0088 x - 0,2139$ ,  $R^2 = 0,981$ . Las pendientes de las rectas corresponden a las tasas de aparición de hojas (TAH,  $\text{hojas} \cdot ^\circ\text{Cd}^{-1}$ ), y sus inversas representan los filocronos promedio (Filocrono =  $1/\text{TAH}$ ) durante el período experimental: 244,3; 218,6 y 113,3 °Cd, para P1, P10 y P500 respectivamente. b) Filocrono (°Cd,  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 3, 4 y 5 del macollo principal; las barras verticales indican el error estándar de la media (EEM).

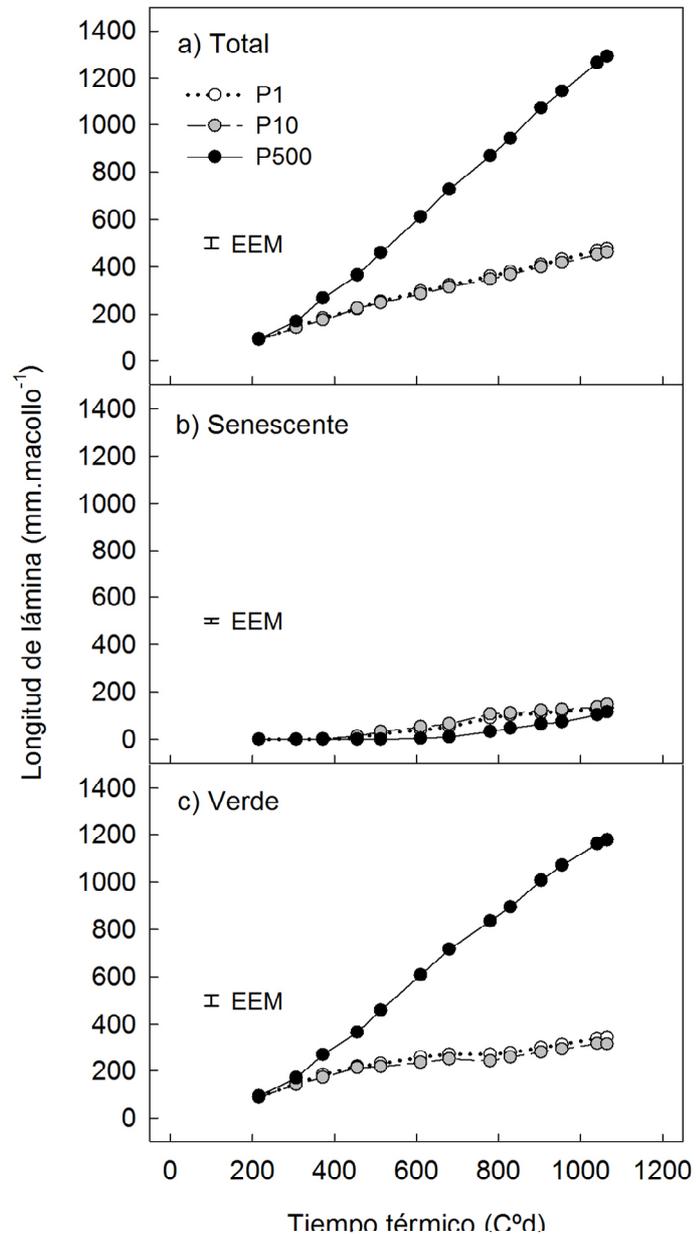
### 3.2.3. Longitud foliar acumulada por macollo

En la Figura 20 se presenta la longitud foliar acumulada del macollo principal en relación a la suma térmica.

La longitud de lámina *total* (*i.e.* la longitud de lámina verde y de lámina senescente o muerta) acumulada (Figura 20a; Cuadro XXI del Apéndice), se incrementó de un modo diferencial según el nivel de P aplicado. A los 307°Cd desde el trasplante, el tratamiento control superó significativamente a los tratamientos deficientes, diferencia que mantuvo hasta los 1065°Cd. Al final del experimento, el tratamiento control mostró una longitud foliar total acumulada de 2,75 veces el promedio de los tratamientos deficientes, los que no difirieron entre sí. La interacción  $P \times fecha$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ).

En la Figura 20b (y en el Cuadro XXII del Apéndice) se presenta la longitud de lámina senescente acumulada. La misma resultó significativamente distinta de cero a partir de los 610, 513 y 780°Cd, para P1, P10 y P500, respectivamente, hasta el final del experimento. En líneas generales, los tratamientos deficientes superaron al control entre los 513 y los 1065°Cd, pero no difirieron entre sí en ninguna de las fechas evaluadas. La interacción  $P \times fecha$  resultó significativa ( $p = 0,0003$ ).

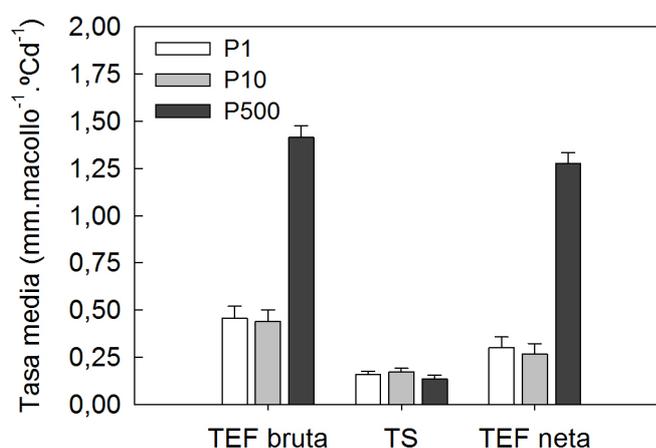
La longitud de lámina verde acumulada por macollo mostró un crecimiento ininterrumpido desde el comienzo hasta el final del experimento (Figura 20c; Cuadro XXIII del Apéndice), y a excepción de las dos primeras fechas, el tratamiento control superó siempre a los tratamientos deficientes. Entre estos últimos no se detectó diferencia. A los 1065°Cd, el tratamiento control presentó una longitud de lámina verde igual a 3,58 veces el promedio de los tratamientos deficientes. La interacción  $P \times fecha$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ).



**Figura 20.** Longitud de lámina foliar por macollo ( $\text{mm} \cdot \text{macollo}^{-1}$ ) en función del tiempo térmico ( $^{\circ}\text{Cd}$ ,  $T_b = 0^{\circ}\text{C}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). a) Longitud de lámina total (verde + senescente), b) Longitud de lámina senescente, y c) Longitud de lámina verde. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM).

### 3.2.4. Tasas de elongación y senescencia foliar por macollo

En la Figura 21 (Cuadro XXIV del Apéndice) se presentan la TEFbruta, la TS y la TEFneta promediadas para todo el período experimental. El tratamiento control resultó un 215% y un 351% mayor al promedio de los deficientes, para la TEFbruta y la TEFneta, respectivamente. Debido a que no se detectó un efecto significativo del nivel de P en la TS, las diferencias observadas en la TEFneta se asociaron a las diferencias en la TEFbruta.



**Figura 21.** Tasas promedio de elongación o senescencia foliar por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}.\text{°Cd}^{-1}$ ,  $T_b = 0\text{°C}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). *TEF bruta*: Tasa de elongación foliar bruta, *TS*: tasa de senescencia foliar, y *TEF neta*: tasa de elongación foliar neta. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM).

### 3.2.5. Estado fenológico, *Site filling*, Tasa de macollaje relativa, Número final de macollos.

El Cuadro 1 presenta un conjunto de variables relacionadas con el estado fenológico (Índice de Haun, IH) y el macollaje. El efecto del nivel de P sobre las tasas de aparición de hojas (TAH) fue determinante del desarrollo final alcanzado por las plantas de los distintos tratamientos. El IH del tratamiento control resultó 1,92 y 1,70 veces el valor de P1 y P10 respectivamente, mientras que el IH de P10 fue 1,12 veces P1.

El *site filling* (Fs) representa el incremento relativo en el número de macollos por cada filocrono transcurrido en el macollo principal; tiene un valor máximo teórico igual a 0,693 (Neuteboom & Lantinga, 1989). La evaluación de distintos niveles de P permitió asociar una baja disponibilidad de P con una reducción en el Fs. Así, el Fs del tratamiento P500 fue 1,68 veces el Fs de P1, mientras que P10 mostró un valor intermedio, que no difirió del resto.

La tasa de macollaje relativa (TMR) está relacionada con la tasa de aparición de hojas y con el Fs. El análisis mostró una significativa reducción de la TMR en respuesta a la deficiencia de P. El tratamiento control presentó una TMR igual a 3,11 veces el promedio de los tratamientos deficientes.

El número final de macollos de la planta entera (NFM) es una función de la TMR y del tiempo transcurrido, y según se puede deducir de los párrafos anteriores, la deficiencia de P provocó una drástica reducción en el NFM. El tratamiento control presentó, el día 50, un NFM igual a 17,1 veces el número de macollos de los tratamientos deficientes.

**Cuadro 1.** Tasa de aparición de hojas (TAH), índice de Haun (IH), *site filling* (Fs), tasa de macollaje relativa (TMR), y número final de macollos de la planta entera (NFM), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). En todos los casos se utilizó  $T_b = 0^\circ\text{C}$  para el cálculo del tiempo térmico ( $^\circ\text{Cd}$ ). El valor entre paréntesis corresponde al error estándar. Letras iguales indican diferencias no significativas ( $p > 0,05$ ) entre niveles de P.

Variable	Nivel de fósforo		
	P1	P10	P500
TAH (hojas. $^\circ\text{Cd}^{-1}$ )	0,0041 (0,0001) c	0,0046 (0,0001) b	0,0088 (0,0001) a
IH (hojas.macollo $^{-1}$ )	4,2 (0,2) c	4,8 (0,2) b	8,1 (0,2) a
Fs (macollos.macollo $^{-1}$ .filocrono $^{-1}$ )	0,352 (0,117) b	0,498 (0,057) ab	0,592 (0,009) a
TMR (macollos.macollo $^{-1}$ . $^\circ\text{Cd}^{-1}$ )	0,0013 (0,0005) b	0,0021 (0,0003) b	0,0052 (0,0001) a
NFM (macollos.planta $^{-1}$ )	1,6 (1,9) b	1,9 (1,9) b	29,4 (1,9) a

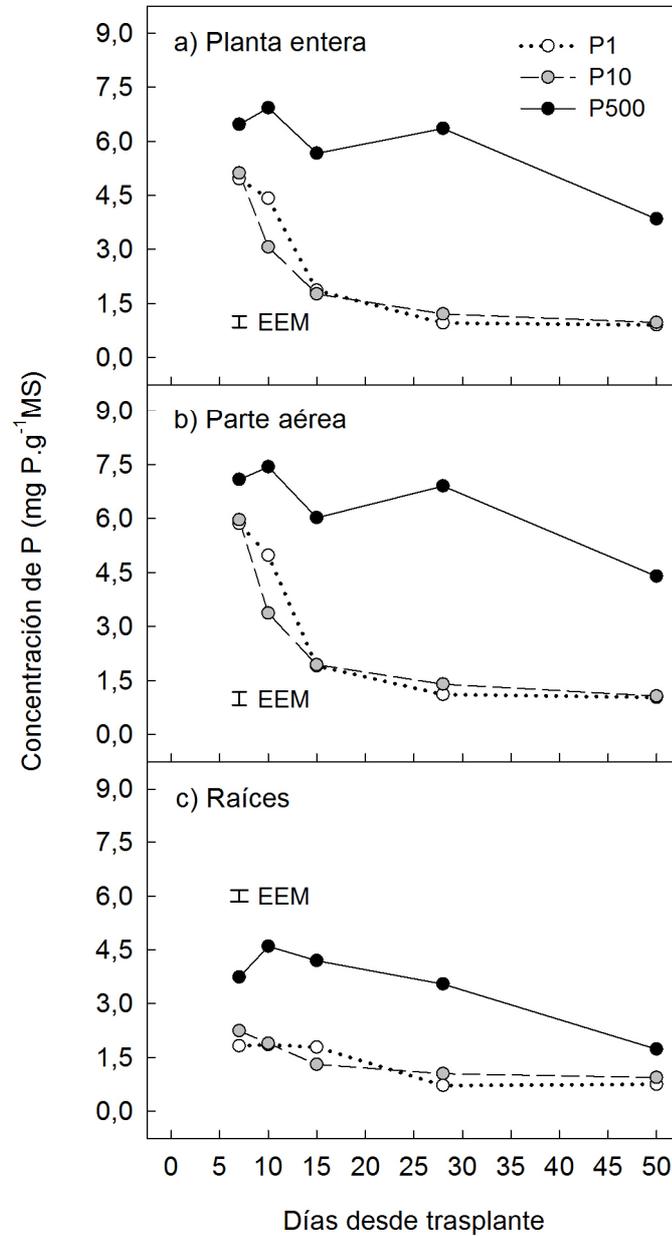
### **3.3. Variables asociadas al contenido de P en la planta**

#### **3.3.1. Concentración de P**

La evolución de la concentración de P en los tejidos se presenta en la Figura 22.

La concentración de P a nivel de planta entera (Figura 22a; Cuadro XXV del Apéndice) mostró, en líneas generales, una tendencia decreciente, más acentuada en los tratamientos deficientes en P que en el tratamiento control. Estas curvas reflejaron la tendencia observada en la parte aérea (Figura 22b; Cuadro XXV del Apéndice) debido a la elevada proporción en que contribuyó la biomasa de esta última fracción a la biomasa total. El cociente de las concentraciones de P en planta entera correspondientes a los días 7 y 50, resultó igual a 1,68 y 5,36, para el control y el promedio de los tratamientos deficientes, respectivamente. Similarmente, los respectivos valores para la parte aérea fueron 1,61 y 5,64. Cuando se compararon los niveles de P dentro de cada fecha, el tratamiento control resultó siempre superior a los deficientes, tanto en planta entera como en parte aérea. Entre P1 y P10 no hubo diferencias, a excepción del día 10, en el cual, P1 superó a P10. En la última fecha, la concentración de P de P500 aproximadamente cuadruplicó el promedio de la concentración de P1 y P10, en ambos casos.

La concentración de P en los tejidos de la raíz se muestra en la Figura 22c (Cuadro XXV del Apéndice). La evolución de la concentración de P mostró, en líneas generales, una tendencia decreciente con el tiempo, aunque con ciertas diferencias según el nivel de P disponible. De este modo, la concentración inicial de P1 fue constante hasta el día 15, decreció el día 28 y se mantuvo hasta el día 50. En P10, la concentración disminuyó del día 7 al 15, y no mostró cambios significativos hasta el día 50. En P500, la concentración aumentó del día 7 al 10, y luego decreció paulatinamente hasta el día 50. La relación entre la concentración de P del día 7 y el día 50 resultó igual a 2,16 y 2,41 para el tratamiento control y para el promedio de los tratamientos deficientes, respectivamente. La comparación entre niveles de P dentro de cada fecha mostró que el tratamiento control resultó siempre mayor a los deficientes, excepto para el día 50, en el cual P10 no difirió de P500. Los tratamientos deficientes, por otra parte, no presentaron diferencias entre sí. En el día 50, P500 mostró una concentración de P en los tejidos igual a 2,05 veces el promedio de la concentración de P1 y P10.



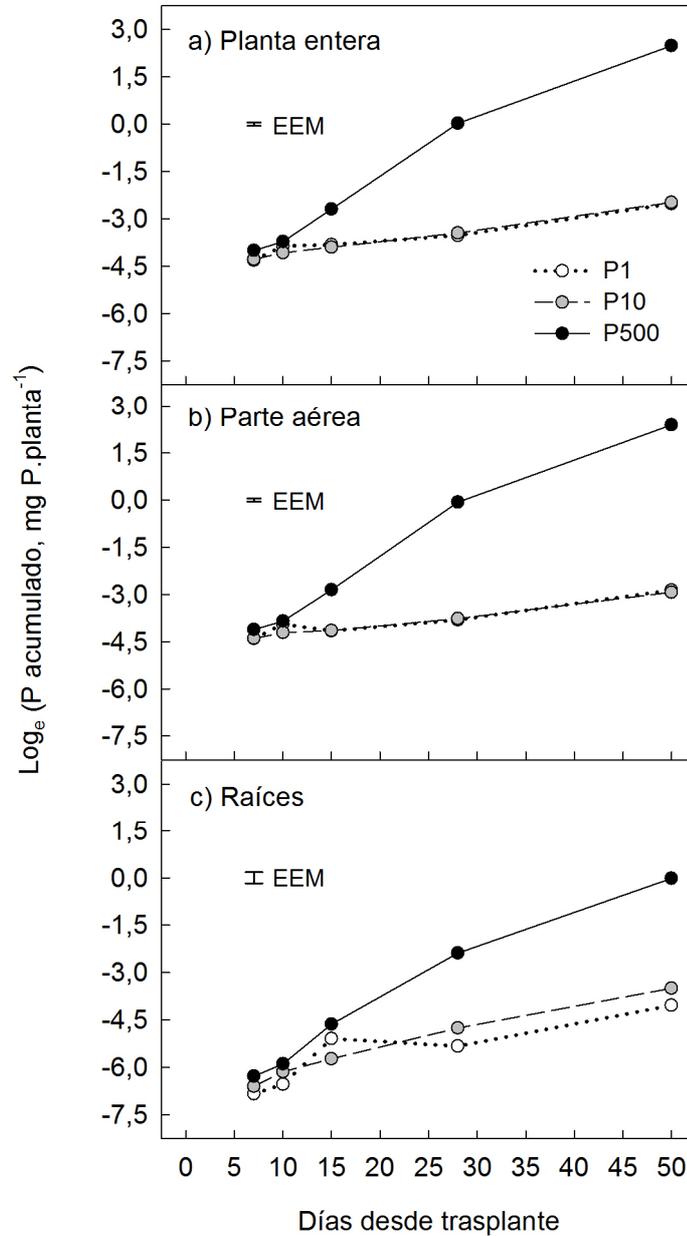
**Figura 22.** Concentración de fósforo en el tejido (mg P.g<sup>-1</sup> MS) en función de los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), determinada en: a) la planta entera, b) la parte aérea, y c) el sistema radical. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM).

### 3.3.2. Acumulación de P

En líneas generales, el *fósforo acumulado total* (Figura 23a; Cuadro XXVI del Apéndice), el *fósforo acumulado en la parte aérea* (Figura 23b; Cuadro XXVI del Apéndice) y el *fósforo acumulado en raíces* (Figura 23c; Cuadro XXVI del Apéndice), expresados en unidades logarítmicas, se incrementaron progresivamente con cada fecha de muestreo, para todos los niveles de P evaluados. En los tres casos, además, la interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa.

En las Figuras 23a y 23b se puede observar que el tratamiento control, resultó superior a los tratamientos deficientes, los días 15, 28 y 50, mientras que, el día 10, P500 superó sólo a P10. En la Figura 23c, se observa que el tratamiento control superó a los tratamientos deficientes los días 28 y 50; el día 15, el tratamiento P500 superó sólo a P10. Sin embargo, en ninguno de los tres casos se detectaron diferencias entre los tratamientos deficientes, en las fechas evaluadas.

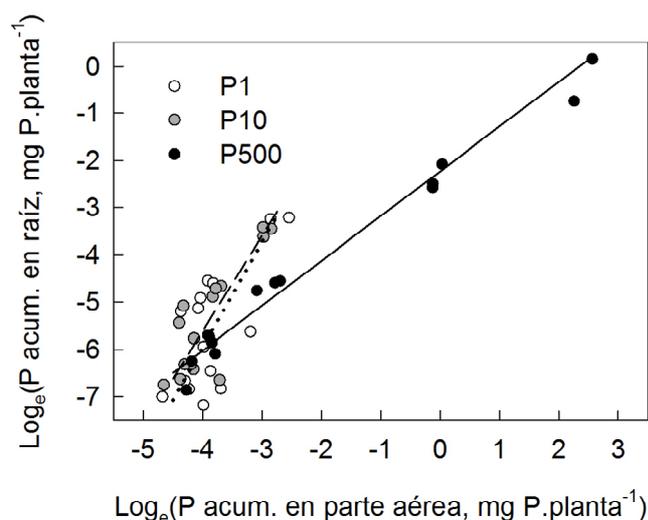
Al final del experimento, el tratamiento control había acumulado 147, 198 y 41 veces la cantidad de P acumulado en promedio por los tratamientos deficientes, en la planta entera, la parte aérea y las raíces, respectivamente.



**Figura 23.** Logaritmo natural del fósforo acumulado ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) en función de los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500), determinado para: a) la planta entera, b) la parte aérea, y c) el sistema radical. Las barras verticales señalan el error estándar de la media (EEM).

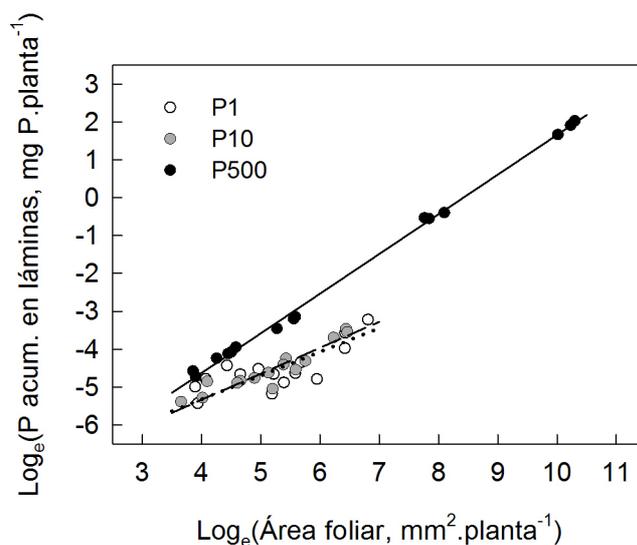
En la Figura 24 (Cuadro XXVII del Apéndice) se analiza, desde un enfoque alométrico, la relación del fósforo acumulado en parte aérea y en raíz. Las pendientes de los tratamientos deficientes no difirieron entre sí, y fueron significativamente mayores a la del tratamiento control.

Un análisis complementario reveló que la pendiente del tratamiento P500 no difería de uno (isometría), mientras que las pendientes de los tratamientos P1 y P10, superaban este valor (alometría positiva). Lo cual indica que, en el primer caso, las tasas relativas de acumulación de P en raíces y de la parte aérea fueron similares, mientras que, en el segundo, diferían.



**Figura 24.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en las raíces ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural del fósforo acumulado en la parte aérea ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Las rectas se ajustaron mediante regresión de eje mayor estandarizado. Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 2,23 x + 2,96$   $r = 0,688$ ; P10:  $y = 2,02 x + 2,45$   $r = 0,855$ ; P500:  $y = 0,95 x - 2,23$   $r = 0,990$ .

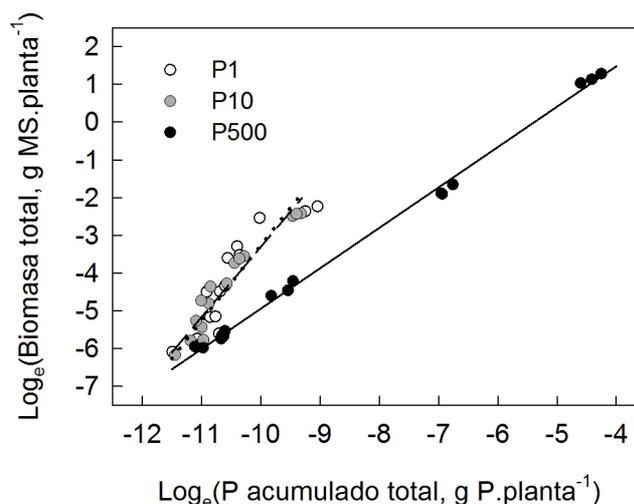
La Figura 25 (Cuadro XXVIII del Apéndice) muestra la acumulación de fósforo en las láminas foliares en relación a la expansión del área foliar, con ambas variables expresadas en unidades logarítmicas. El tratamiento control mostró una pendiente significativamente superior a las de los tratamientos deficientes en P, que no mostraron diferencias entre sí. Se determinó, además, que las pendientes de los tres tratamientos diferían de uno. De este modo, en el tratamiento control, el incremento relativo en el P acumulado resultó superior que la expansión relativa del área foliar, mientras que, en los tratamientos deficientes, ocurrió lo contrario, lo cual indicaría una progresiva disminución del contenido de P por unidad de área foliar.



**Figura 25.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en las láminas foliares ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) en función del logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,63 x - 7,83$   $r = 0,764$ ; P10:  $y = 0,69 x - 8,08$   $r = 0,928$ ; P500:  $y = 1,05 x - 8,82$   $r = 0,999$ .

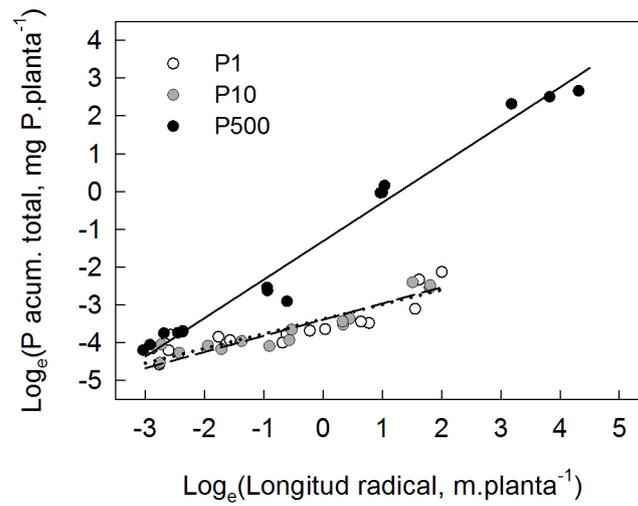
### 3.3.3. Eficiencias de uso y de absorción de P

La Figura 26 (Cuadro XXIX del Apéndice) muestra la relación alométrica entre la biomasa de planta entera y el P acumulado total. En los tres tratamientos las pendientes resultaron superiores a uno, lo cual indica que el incremento relativo en la biomasa total superó a la acumulación relativa de P. Sin embargo, se debe destacar que, además, la relación fue significativamente mayor en los tratamientos deficientes con respecto al tratamiento control.



**Figura 26.** Logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 2,00 x + 16,69$   $r = 0,900$ ; P10:  $y = 1,86 x + 15,28$   $r = 0,961$ ; P500:  $y = 1,07 x + 5,76$   $r = 0,999$ .

La Figura 27 (Cuadro XXX del Apéndice) presenta la relación, en unidades logarítmicas, entre la acumulación de P en la planta entera y la longitud radical total. En ella se pudo observar que la pendiente del tratamiento control fue 1,5 veces mayor que el promedio de los tratamientos deficientes. Adicionalmente, se observó que la pendiente de P500 no difirió de uno, mientras que las pendientes de los tratamientos P1 y P10 resultaron inferiores a este valor. En el caso de P500, ello indica que la absorción de P fue directamente proporcional a longitud radical, mientras que, en el caso de P1 y P10, indica una progresiva disminución en el P absorbido por cada unidad adicional de longitud radical.



**Figura 27.** Logaritmo natural del fósforo acumulado total ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) en relación al logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (P1, P10 y P500). Ecuaciones lineales correspondientes, P1:  $y = 0,39x - 3,38$ ,  $r = 0,868$ ; P10:  $y = 0,43x - 3,39$ ,  $r = 0,939$ ; P500:  $y = 1,02x - 1,31$ ,  $r = 0,989$ .

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Consideraciones preliminares

La mayoría de las variables analizadas presentaron diferencias significativas entre el tratamiento control (P500) y los tratamientos deficientes en P (P1 y P10), pero no entre estos últimos, por lo cual, y excepto que se indique lo contrario, las respuestas del agropiro alargado cv Hulk se discutirán en términos de deficiencia de P *versus* control.

Si bien no se cuenta con información sobre la disponibilidad real de P a nivel de las raíces, es posible suponer que este factor pudo influir en las respuestas observadas. Como es bien conocido, la concentración de P en la solución del suelo se encuentra generalmente entre 1 y 10  $\mu\text{M}$  P/L (Bielecky, 1973; Marschner, 1986; Hinsinger, 2001). Por otra parte, la concentración mínima a la cual las raíces pueden absorber P desde una solución es, con frecuencia, inferior a 1  $\mu\text{M}$  P/L (Breeze *et al.*, 1984, Marschner, 1986; Föhse *et al.*, 1988; Horst *et al.*, 1996). Experimentos de cultivo hidropónico mostraron, además, que concentraciones menores a 10  $\mu\text{M}$  P/L permiten alcanzar crecimientos máximos en diversas especies (Loneragan & Asher, 1967; Breeze *et al.*, 1984; Föhse *et al.*, 1988; Horst *et al.*, 1996). Sin embargo, debido a que el P se absorbe principalmente por difusión, la cantidad total de P asimilado por las raíces depende no sólo de la concentración sino también de la tasa de difusión del nutriente en el medio (Bielecky, 1973; Marschner, 1986; Jungk & Claassen, 1997; Jungk, 2001). Así, mientras que la difusión de los iones ortofosfato es máxima en el agua, se reduce entre 2 y 3 órdenes de magnitud en el suelo (Bielecky, 1973; Jungk & Claassen, 1997). Se han observado, incluso, diferencias en la absorción de P entre un cultivo hidropónico cuya solución nutritiva permanece estática y otro cuya solución es recirculada constantemente; se sugirió que, en éste último caso, el espesor de la capa límite en torno a las raíces sería menor, lo que facilitaría el movimiento del nutriente hacia la superficie radical (Loneragan & Asher, 1967; Bielecky, 1973).

Por otra parte, condiciones ambientales muy favorables para el crecimiento podrían magnificar las diferencias entre niveles de P. Tal fue el caso de dos experimentos de cultivo hidropónico de características similares reportados por Breeze *et al.* (1984). Estos autores observaron diferencias en la magnitud de la respuesta del raigrás a la concentración de P, que atribuyeron a las condiciones de luz y temperatura en cada

uno de ellos. En el presente estudio, la temperatura –principal factor regulador del crecimiento en ausencia de restricciones hídricas y nutricionales severas (Gastal *et al.*, 1992)–, se mantuvo en el rango de las reportadas como óptimas para el crecimiento de otras gramíneas forrajeras con metabolismo  $C_3$  (Robson, 1972; Peacock, 1976). Esta condición podría, entonces, haber acentuado las diferencias observadas entre los tratamientos deficientes en P y el control.

Finalmente, cabe mencionar otros factores asociados a la absorción de P por las raíces, de cierta relevancia en condiciones de baja disponibilidad del nutriente en el suelo, que podrían explicar la escasa diferencia entre P1 y P10. Entre ellos se pueden mencionar, la longitud y densidad de los pelos radicales (Gahoonia & Nielsen, 1997; Bates & Lynch, 2001; Wissuwa & Ae, 2001; Zhu *et al.*, 2010), la exudación de compuestos orgánicos y  $H^+$  a la rizósfera (Gahoonia *et al.*, 2000; Hinsinger, 2001; Dakora & Phillips, 2002), y la asociación simbiótica con micorrizas (Bolan, 1991; Covacevich *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2011). Su análisis, no obstante, excede los alcances de este trabajo.

#### **4.2. Acumulación y partición de biomasa**

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que plantas de agropiro alargado cv Hulk bajo deficiencia de P presentan, por una parte, una marcada reducción en el crecimiento de la parte aérea, y por otra, un incremento en la relación R : PA debido a un cambio en la partición de biomasa a favor de las raíces. Esta respuesta corrobora lo obtenido en diversas especies vegetales y condiciones experimentales (Loneragan & Asher, 1967; Atkinson, 1973; Breeze *et al.*, 1984; Föhse *et al.*, 1988; Fredeen *et al.*, 1989; Cakmak *et al.*, 1994; Mollier & Pellerin, 1999; Hill *et al.*, 2006; Martinefsky *et al.*, 2010).

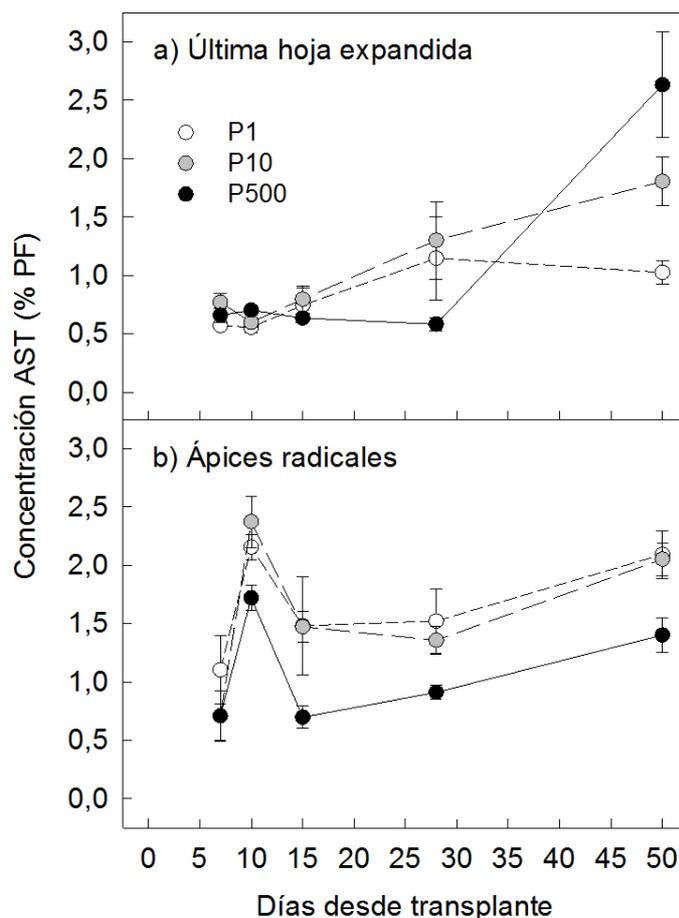
En otras especies de gramíneas se han hallado importantes reducciones en la acumulación de biomasa total en condiciones de deficiencia de P (Loneragan & Asher, 1967; Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Wissuwa *et al.*, 2005; Martinefsky *et al.*, 2010). En este experimento, la deficiencia de P ocasionó, a los 50 días desde el trasplante, una reducción del 97% en relación al control. No era de esperar, sin embargo, que en el día 10, la biomasa total del tratamiento control resultara menor que la del deficiente; por el contrario –en base a lo observado por Fenner & Lee (1989) en raigrás–, se esperaba que fuera similar. Ello, probablemente, podría atribuirse a la

heterogeneidad en el tamaño inicial de las plántulas, originada por la cantidad variable de reservas de cada semilla (Atkinson, 1973; Zhu & Smith, 2001), y no a un efecto del nivel de P aplicado. Adicionalmente, Fenner & Lee (1989) observaron, en plántulas de raigrás, que el efecto de la deficiencia de P sobre la biomasa total se pudo detectar después de los 13 días desde el trasplante. Sin embargo, como se discutirá en el punto 5.6, cierta evidencia sugiere que efectivamente las plantas sin limitantes en P crecieron menos en esa fecha.

En concordancia con estudios previos (Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Breeze *et al.*, 1984; Mollier & Pellerin, 1999; Rodríguez *et al.*, 1999, 2000; Marino *et al.*, 2000; Martinefsky *et al.*, 2010) se observó que la deficiencia de P causó una marcada disminución en la acumulación de biomasa aérea que, en este caso, fue cercana al 98% en el final del experimento. Esta respuesta ha sido asociada fundamentalmente a menores tasas de expansión foliar y de macollaje (Horst *et al.*, 1996; Mollier & Pellerin, 1999; Rodríguez *et al.*, 1999, 2000; Plénet *et al.*, 2000b; Martinefsky *et al.*, 2010) causadas –como se explicará en los apartados siguientes– por una disminución en la TEF, un filocrono más largo y una reducción del *site filling*.

Asimismo, la biomasa radical de las plantas deficientes mostró hacia el final del ensayo, una importante reducción comparada con el control (~94%). Esta respuesta es coherente con lo hallado por otros autores (Mollier & Pellerin, 1999; Wissuwa *et al.*, 2005; Hill *et al.*, 2006; Martinefsky *et al.*, 2010). No obstante, a los 10 días, la biomasa radical de los tratamientos deficientes en P fue mayor a la del control (Figura 3c), resultado también citado en algunos trabajos (Hajabbasi & Schumacher 1994; Mollier & Pellerin, 1999; Martinefsky, 2008). Mollier & Pellerin (1999) atribuyeron este comportamiento de corto plazo a la reducción del crecimiento de la parte aérea, lo cual habría permitido que una mayor proporción de carbohidratos estuviera disponible para el crecimiento radical. Es oportuno señalar que la relación R : PA de las plantas deficientes en P comenzó a mostrar una tendencia creciente a partir de esa fecha (Figura 4). Posteriormente, como se mencionó más arriba, el crecimiento radical se redujo bajo condiciones de deficiencia de P. Esta respuesta de más largo plazo podría explicarse, según Mollier & Pellerin (1999), por un efecto negativo de la carencia de P sobre la expansión foliar (y la intercepción de RFA), que redujo indirectamente la producción de fotoasimilados (limitación por fuente). En contraposición a esta última afirmación, las observaciones de Wissuwa *et al.* (2005) en arroz sugieren que, bajo condiciones de deficiencia de P, el crecimiento de las raíces no estaría limitado por el suministro de fotoasimilados (limitación por destino). De manera interesante, la

evolución del contenido de azúcares solubles totales (AST) de plantas de agropiro alargado cultivadas en condiciones de alta o baja disponibilidad de P (Neubauer, 2010; determinada sobre plantas de este mismo experimento) parece mostrar cierta analogía con ambas argumentaciones. Por una parte, la concentración de AST en



**Figura 28.** Concentración de azúcares solubles totales (AST) –en porcentaje del peso fresco (%PF)– en relación a los días desde el trasplante, de plantas de agropiro alargado cv Hulk cultivadas bajo tres niveles de fósforo P1, P10 y P500 (correspondientes a 1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ , respectivamente). a).- Hoja, completamente expandida, más joven. b).- Ápices radicales. En el caso de los ápices radicales, la interacción  $P \times fecha$  resultó no significativa ( $p > 0,05$ ). Las barras verticales indican el error estándar de la media. Adaptado de Neubauer (2010), a partir de análisis efectuados en plantas de este experimento.

la hoja completamente expandida más joven (*i.e.* órgano fuente) de plantas deficientes en P no difirió de la del control hasta el día 15 inclusive, pero resultó superior a éste el día 28 (en correspondencia con una marcada reducción de la expansión foliar, según se observa en la Figura 6), e inferior el día 50 (Figura 28), lo cual coincide

parcialmente con lo propuesto por Mollier & Pellerin (1999). Adicionalmente, se debe señalar que hasta el día 10 la relación R : PA no difirió entre tratamientos y resultó –en promedio– menor a 0,27 (*i.e.* PA  $\approx$  4 veces R); por lo cual, es posible suponer que un cambio en la partición de carbohidratos que implique una pequeña reducción del crecimiento aéreo –no detectable estadísticamente– podría causar un aumento relativamente importante en el crecimiento del sistema radical, dada la menor proporción de este componente en la planta. Por otra parte, sin embargo, la concentración de AST en los ápices radicales resultó significativamente más elevada en las plantas deficientes en P, con respecto al control, en todas las fechas evaluadas (Figura 28). Por ello, también se podría pensar –como Wissuwa *et al.* (2005)– que, si bien la expansión foliar (y, quizá, la fotosíntesis) pudo estar progresivamente restringida hacia el final del ensayo, la provisión de asimilados no habría limitado el crecimiento radical bajo deficiencia de P sino otro factor, probablemente el P *per se*. Publicaciones más recientes (Hermans *et al.*, 2006; Hammond & White, 2008; 2011; Chiou & Lin 2011; Byrne *et al.*, 2011) sugieren que una baja disponibilidad de P en el suelo es rápidamente detectada por la planta, la cual activa una compleja red de señales –aún poco comprendida–, responsable de regular la actividad de genes asociados con respuestas locales y sistémicas a la deficiencia de P. A todo ello se suman las diferencias de metodología experimental, especies y escala temporal, que dificultan la comparación de los resultados presentados en la literatura (Mollier & Pellerin, 1999).

La relación entre las biomásas de la raíz y de la parte aérea (R : PA) se incrementó con la deficiencia de P, resultado que se corresponde con lo informado en diversos trabajos (Loneragan & Asher, 1967; Ozanne *et al.*, 1969; Atkinson, 1973; Föhse *et al.*, 1988; Cakmak *et al.*, 1994; Horst *et al.*, 1996; Mollier & Pellerin, 1999; Ciereszko *et al.*, 2002; Hill *et al.*, 2006; Martinefsky *et al.*, 2010). En algunos de ellos, además, se ha observado que, ante una deficiencia de P, las gramíneas presentaron una mayor relación R : PA que el resto de las especies evaluadas (Ozanne *et al.*, 1969; Föhse *et al.*, 1988), lo cual estaría asociado a diferentes estrategias y/o capacidades de las especies para captar P en condiciones de deficiencia (Föhse *et al.*, 1988; Hill *et al.*, 2006). Así, según lo hallado por Föhse *et al.* (1988), las especies eficientes en la captación de P incrementaron la relación R : PA (*e.g.* trigo, raigrás) o la tasa de absorción de P por unidad de longitud de raíz (*e.g.* colza, espinaca) en condiciones de baja disponibilidad de P; por el contrario, las especies ineficientes (*e.g.* cebolla, tomate, poroto) mostraron menor capacidad para modificar estas variables.

Adicionalmente, Hill *et al.* (2006) encontraron que, si bien el incremento en la relación R : PA es una respuesta general a la deficiencia de P, la eficiencia de absorción de P está determinada también por la capacidad de modificar la morfología radical, característica que presenta variabilidad en las gramíneas. Este tema se tratará detalladamente más adelante.

El análisis alométrico –recomendado por Coleman *et al.* (1994)– confirmó que el cambio observado en la relación R : PA fue una respuesta a la deficiencia de P, y no simplemente un proceso asociado al tamaño de la planta, como ha sido sugerido por Rubio (2009). Ello ya había sido advertido por Atkinson (1973) y luego por otros investigadores que aplicaron el análisis mencionado (Zhu *et al.*, 2010; Martinefsky *et al.*, 2010). En este punto es pertinente aclarar que se utilizó el enfoque alométrico como una herramienta complementaria de análisis, capaz de discriminar los cambios en la relación R : PA debidos a la ontogenia de aquellos producidos en respuesta a los tratamientos, los cuales podrían aparecer confundidos debido al retraso en el desarrollo frecuentemente asociado a la deficiencia de P. No obstante, no deberían desestimarse los efectos de la edad sobre los procesos fisiológicos y metabólicos de la planta (Poorter & Nagel, 2000). Por otra parte, en las plantas deficientes en P, el coeficiente alométrico  $\beta$  resultó significativamente mayor a uno, lo cual indica que el crecimiento relativo de la raíz fue mayor al de la parte aérea; ello sólo es posible si, previamente, hubo un cambio en la partición de C. De este modo, si bien el aumento en la relación R : PA se detectó luego del día 10 (Figura 4), el incremento significativo en la concentración de AST de las raíces de plantas deficientes en P (Neubauer, 2010) permite inferir que el cambio en la importancia relativa de las raíces como destinos ya era evidente el día 7 (Figura 28). Otros trabajos también dan cuenta de un incremento en la partición de C hacia las raíces en condiciones de deficiencia de P (Fredeen *et al.*, 1989; Cakmak *et al.*, 1994; Cierieszko *et al.*, 1996), aunque –es oportuno aclarar– una mayor concentración de AST en las raíces no conduce forzosamente a un aumento proporcional en el crecimiento radical, debido a que aparentemente no en todos los casos los asimilados asignados a las raíces son metabólicamente activos (Rychter & Randall, 1994; Cierieszko *et al.*, 1999).

### **4.3. Morfología de la parte aérea**

La expansión del área foliar de los tratamientos deficientes en P mostró una marcada reducción en relación al control (Figura 6), lo cual está en concordancia con lo informado por otros autores (Qiu & Israel, 1992; Fredeen *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1998a,c; Mollier & Pellerin, 1999; Martinefsky *et al.*, 2010). Esta temprana y marcada reducción en la expansión foliar ha sido atribuida a menores tasas de emergencia foliar y de macollaje (Rodríguez *et al.*, 1998a), como también a un efecto directo del P sobre la expansión foliar (Fredeen *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1998a,c; 2000; Mollier & Pellerin, 1999).

La biomasa total y el área foliar se pueden reunir en un índice, denominado “relación de área foliar” (RAF), que representa la foliosidad de una planta, *i.e.* el área foliar por unidad de biomasa total. Debido a que el área foliar se asocia directamente con la RFA interceptada, existe una elevada correlación entre la RAF y la tasa de crecimiento relativo, confirmada experimentalmente en diversas especies (Poorter, 1989; Poorter & Remkes, 1990). Adicionalmente, se ha citado un efecto positivo de la provisión de nutrientes sobre la RAF (Ryser *et al.*, 1997; McConnaughay & Coleman, 1998; Poorter & Nagel, 2000; de Groot *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2012), y se ha propuesto que esta respuesta morfológica explicaría –en gran parte– el aumento en la tasa de crecimiento relativo observado en las plantas bien nutridas (McConnaughay & Coleman, 1998; Poorter & Nagel, 2000; de Groot *et al.*, 2001; Elberse *et al.*, 2003). De modo análogo, en este experimento, la RAF del tratamiento control superó a la de los deficientes en P, a los 10, 15 y 28 días desde trasplante (Figura 7). La similitud entre tratamientos en el día 50 se debió a que la menor producción de área foliar por unidad de biomasa de las plantas deficientes fue compensada por su menor tamaño, según se pudo observar mediante el análisis alométrico (Figura 8). Este aumento en la RAF contribuiría, entonces, a explicar el acentuado incremento en la acumulación de biomasa total del tratamiento control (Figura 3a).

La RAF puede ser factorizada en dos componentes, uno asociado con la morfología foliar –el área foliar específica (AFE)–, y otro, con la partición de C –la relación de masa foliar– (Evans 1972; Poorter, 1989; Hunt *et al.*, 2002). Adicionalmente, la relación de masa foliar está determinada por la partición de C entre las partes aérea y subterránea de la planta, y entre componentes de la parte aérea (e.g. lámina y vaina).

Como se expuso en el apartado anterior, la relación R : PA presentó un acentuado incremento en condiciones de deficiencia de P. Por el contrario, el efecto de la

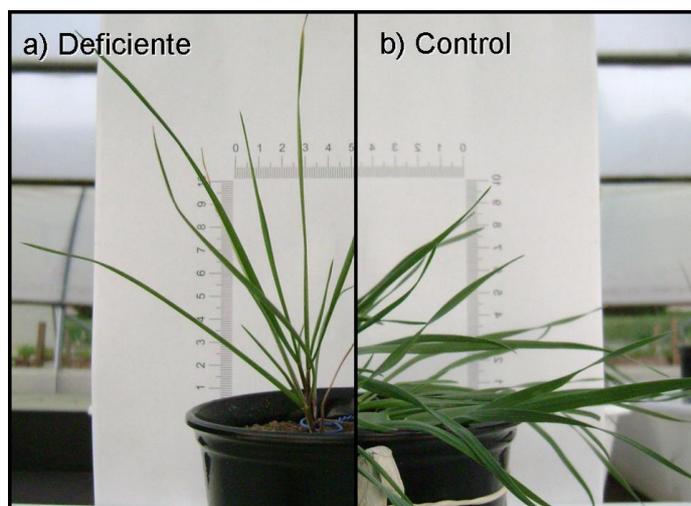
deficiencia de P sobre la relación L : V sería comparativamente menos importante. En la Figura 9 se observa que la relación L : V de las plantas deficientes en P fue inferior a las del control el día 7, mientras que el día 50 fue superior, lo que determinó una marcada interacción entre el nivel de P y la fecha de muestreo. El análisis alométrico (Figura 10) mostró, sin embargo, que: i) la relación L : V del control resultó siempre mayor o igual que la del deficiente en P, ii) la diferencia entre control y deficiente en P fue máxima cuando las plantas eran pequeñas y que se redujo progresivamente a medida que éstas incrementaban su tamaño y, iii) con mayores niveles de P la pendiente de la recta resultó menor a uno (*i.e.* la relación L : V decreció con el aumento en tamaño). Estas tres observaciones podrían interpretarse en base a lo descrito por Duru & Ducrocq (2000) sobre el efecto del nitrógeno en las relaciones de longitud entre láminas y vainas. Ellos encontraron que la diferencia entre tratamientos observada en las plantas de menor tamaño se debería a que la lámina, de una hoja determinada ( $n$ ), habría crecido más en el control que en el deficiente en N, con respecto a la longitud de vaina de la hoja precedente ( $n - 1$ ); posteriormente, sin embargo, debido a que conjuntamente con la lámina se incrementaba también la longitud de la vaina de la misma hoja, el efecto del N sobre la relación L : V habría sido más rápidamente contrarrestado por el efecto de la ontogenia en plantas sin limitantes de N.

El análisis alométrico mostró que el AFE disminuyó a menores disponibilidades de P (Figura 12). Ello coincide con lo informado por Ryser *et al.* (1997) en tres gramíneas forrajeras, Plénet *et al.* (2000b) en maíz, Zobel *et al.* (2006) en achicoria forrajera y Martinefsky (2008) en festuca. Sin embargo, no se hallaron respuestas en trigo (Rodríguez *et al.*, 2000) y agropiro (Marino *et al.*, 2000). Esto último quizá sea atribuible a las diferencias entre las condiciones experimentales de este trabajo y las de los dos citados; por ejemplo, la condición lumínica –factor que modifica marcadamente el AFE– pudo enmascarar el efecto del P, o tal vez, el rango de disponibilidad de P aplicado pudo ser más estrecho y, por ello, menor la amplitud de la respuesta morfológica (Poorter *et al.*, 2010). La disminución en el AFE detectada en condiciones de deficiencia de P se debería a la marcada reducción en la expansión foliar. En una hoja en crecimiento, la relación entre la tasa de expansión foliar y el balance de C de la hoja determina el AFE; de este modo, si un factor ambiental limita más la expansión foliar que la fotosíntesis, el AFE se reduce, y *viceversa* (Tardieu *et al.*, 1999). Cuando el factor ambiental es una deficiencia de nutrientes (*i.e.* fósforo), el AFE se explica principalmente por un incremento en la densidad de los tejidos debido

a la acumulación de carbohidratos (Ryser *et al.*, 1997; Poorter *et al.*, 2009). Esta afirmación se corresponde con el incremento observado en la concentración de AST en las hojas de las plantas deficientes en P (Neubauer, 2010).

En términos generales, si bien existen algunas excepciones (*e.g.* deficiencia de P en tomate; de Groot *et al.*, 2001), se acepta que, frente a una deficiencia de nutrientes, la asignación de biomasa muestra una plasticidad mayor que el AFE (Poorter & Nagel, 2000; Poorter *et al.*, 2012); los resultados obtenidos en este trabajo confirmarían esta premisa. Sin embargo, es factible suponer que la contribución relativa de cada uno de estos factores (R : PA, L : V y AFE) a la RAF pudo haber variado con el tiempo. Así, la comparación entre las Figuras 4, 9 y 11 parece sugerir que al comienzo del experimento el aporte de la relación L : V y del AFE habría sido mayor que el de la relación R : PA, pero posteriormente el orden de importancia se habría invertido.

Adicionalmente, se observaron otras respuestas morfológicas, citadas como síntomas de la deficiencia de P, tales como, manchas de color púrpura por un mayor contenido de pigmentos fotoprotectores (antocianinas) (Vance *et al.*, 2003; Hermans *et al.*, 2006; Jiang *et al.*, 2007), y mayor ángulo de inserción de las hojas con relación a un plano horizontal (Figura 29) (Rodríguez *et al.*, 2000). Las antocianinas contribuirían a disipar energía cuando la fotosíntesis está restringida, para proteger a las hojas de las plantas deficientes en P de daños foto-oxidativos ocasionados por una elevada irradiancia (Lin *et al.*, 2009). El cambio en el ángulo de inserción de las hojas no tendría una ventaja aparente; Rodríguez *et al.* (2000) lo atribuyeron a un menor tamaño de las hojas de las plantas deficientes en P. No obstante, debido a que una posición más erecta de las hojas disminuye el coeficiente de extinción ( $k$ ), sería factible suponer que ello también contribuiría a reducir la cantidad de radiación solar incidente interceptada en casos como el descrito.



**Figura 29.** Ángulo de inserción de las hojas de plantas: a) deficientes en P y b) control.

#### **4.4. Morfología de la parte radical**

La longitud radical total de plantas deficientes en P resultó mayor a la del control en el día 10 (Figura 13); respuestas similares de corto plazo han sido observadas por otros autores (Horst *et al.*, 1996; Mollier & Pellerin, 1999; Ciereszko *et al.*, 2002; Martinefsky *et al.*, 2010). Sin embargo, posteriormente, la elongación radical decayó en comparación al control (Figura 13) –fenómeno también citado en maíz por Mollier & Pellerin (1999), y en festuca, por Martinefsky *et al.* (2010)–, aunque en menor magnitud relativa que la acumulación de biomasa radical. En relación con lo anterior, Ciereszko *et al.* (2002) encontraron que plántulas de pepino bajo deficiencia de P mantuvieron la elongación radical a pesar de una marcada reducción en la acumulación de biomasa radical. La capacidad de mantener la tasa de elongación radical en condiciones de baja disponibilidad de P supondría una ventaja adaptativa. La longitud radical total se relaciona directamente con la cantidad total de P absorbido (Römer *et al.*, 1988; Jungk & Claassen 1997), pues una longitud mayor aumentará la superficie de absorción, permitirá explorar –y explotar– un mayor volumen de suelo (Jungk & Claassen 1997) y elevar la probabilidad de detectar un sector de suelo rico en P (Ciereszko *et al.*, 2002). Sin embargo, una densidad radical por unidad de volumen de suelo, superior al umbral que determina la competencia entre raíces, no aumentará la absorción de P (Marschner, 1986; Jungk & Claassen, 1997).

Según se deduce del trabajo de Hill *et al.* (2006), la superficie radical depende de la proporción de la biomasa total asignada a las raíces, la LRE y el DRM. No obstante, la

importancia relativa de cada una de estas variables puede diferir entre especies y/o modificarse según las condiciones ambientales, y sus efectos sobre la superficie radical pueden ser positivos o negativos, y a su vez, interactuar entre sí (Hill *et al.*, 2006). Así, en este experimento, el incremento en la elongación radical originado por la deficiencia de P se explica, no sólo por una mayor partición de asimilados hacia el sistema radical –materializada en un aumento de la relación R : PA–, sino también por un incremento en la asignación de biomasa a las raíces más finas, tal como lo demuestra la ocurrencia simultánea de una disminución en el DRM (Figura 16) y un incremento en la LRE (Figura 14). Otros autores hallaron tendencias similares en estas dos últimas variables en respuesta a la carencia de P (Horst *et al.*, 1996; Hill *et al.*, 2006). No obstante, a pesar de la disminución en el DRM, no se puede descartar que haya ocurrido una reducción en la densidad de los tejidos de la raíz, lo cual también se ha citado como una respuesta a la deficiencia de P (Fan *et al.*, 2003; Lynch & Ho, 2005).

Por otra parte, se debe destacar que las diferencias en DRM (Figura 16) y LRE (Figura 14), entre plantas deficientes en P y control, se detectaron después del día 15, hecho que aproximadamente coincidió con el inicio del macollaje y la aparición de raíces nodales en el control. Según una apreciación visual, y en concordancia con lo informado por Hoad *et al.* (2001) y por Kirby (2002), las raíces nodales tendrían un diámetro mayor que las raíces seminales. En consecuencia, es posible suponer que su aparición incrementaría el diámetro medio del sistema radical, sin que ello signifique una respuesta adaptativa al nivel de P disponible. De este modo, parece más conveniente comparar plantas de igual tamaño, o mejor aún, plantas con similar estado de desarrollo (Hajabbasi & Schumacher, 1994), dada esta sincronía entre la aparición de hojas y de raíces nodales característica de las gramíneas (Wahbi & Gregory, 1995; Klepper *et al.*, 1998; Pellerin *et al.*, 2000). Si bien en diversos trabajos, tanto en gramíneas (He *et al.*, 2003; Martinefsky *et al.*, 2010) como en otras familias (Zobel *et al.*, 2006; 2007) se ha analizado el efecto de la disponibilidad de P sobre la longitud radical por clases de diámetro sin considerar la ontogenia, Forde & Lorenzo (2001) recomiendan no desestimar el efecto ontogénico en estudios de plasticidad fenotípica. Estos autores destacan su importancia, aun en casos en que se considere poco probable que la ontogenia interfiera en el análisis del efecto de otros factores sobre la morfogénesis radical. Así, debido al marcado retraso en el crecimiento (y en el desarrollo) que presentaron las plantas deficientes en P de este experimento, es factible suponer que el resultado se podría haber debido exclusivamente a un efecto

ontogénico y no a la disponibilidad de P. En ese sentido, la comparación ajustada por escala de tamaño (Figura 17), al discriminar el efecto de la ontogenia, confirmó un efecto genuino del nivel de P aplicado sobre la morfología radical. A partir de la Figura 17 se puede inferir, además, que la reducción en el DRM y el incremento en la LRE –en los tratamientos deficientes en P– serían consecuencia, por una parte, de una mayor elongación de la fracción de menor diámetro (Figura 17a) y por otra, de una acentuada restricción en la elongación de la fracción más gruesa (Figura 17c). Si bien en este trabajo no se analizó la arquitectura radical, a continuación se interpretarán respuestas halladas en base a lo determinado por otros autores.

Mollier & Pellerin (1999) y Pellerin *et al.* (2000) observaron que el número de raíces nodales emergidas por nudo era menor en plantas de maíz deficientes en P, y se ha mostrado, además, que la deficiencia de P podía provocar un retraso, medido en unidades de desarrollo, en la aparición de las raíces nodales (Hajabbasi & Schumacher, 1994; Pellerin *et al.*, 2000). Este menor *site filling* de raíces (Matthew *et al.*, 2000), sumado al mayor diámetro de las raíces nodales (Hoad *et al.*, 2001; Kirby, 2002) explicarían el cambio, observado en este experimento, en longitud radical a favor de las raíces finas en las plantas deficientes en P en relación al control.

Adicionalmente, se sabe que el diámetro disminuye con el número de orden de la raíz, por lo cual una mayor ramificación del sistema radical reduciría el DRM (Forde & Lorenzo, 2001). Sin embargo, esta explicación parece insuficiente frente a las diversas respuestas morfológicas citadas para la deficiencia de P. Experimentos realizados en cebada (Drew, 1975) y en maíz (Mollier & Pellerin, 1999; Pellerin *et al.*, 2000) mostraron que, en condiciones de baja disponibilidad de P, la elongación de las raíces laterales<sup>6</sup> de primer y/o segundo orden se reduce, mientras que la elongación de las raíces principales generalmente se mantiene. De manera interesante, *Arabidopsis* presentó un comportamiento opuesto (López-Bucio *et al.*, 2002). La aparición de raíces laterales tampoco parece responder a la deficiencia de P del mismo modo en diferentes especies. Así, mientras que Drew (1975) –en cebada– y Horst *et al.* (1996) –en trigo– informaron una reducción en el número de raíces laterales en plantas deficientes en P, Mollier & Pellerin (1999) no hallaron diferencias en maíz, y Pérez-Torres *et al.* (2008) determinaron un aumento en *Arabidopsis*. Adicionalmente, se ha observado que el diámetro de raíces individuales puede variar en respuesta a la disponibilidad de nutrientes en el medio (Forde & Lorenzo, 2001). De acuerdo con lo

---

<sup>6</sup> Se denominan –en este trabajo– *raíces principales* a las raíces seminales y adventicias o nodales, y *raíces laterales* de orden *n*-ésimo a las ramificaciones de las raíces principales.

expuesto, la reducción del DRM de las plantas deficientes en P se explicaría, entonces, no solamente –o forzosamente– por una mayor ramificación (*i.e.* proliferación de raíces laterales), sino también por una disminución en el diámetro individual y/o una elongación diferencial de raíces de distinto orden (y diámetro). Esta hipótesis, cabe señalar, no excluye a la del párrafo anterior.

Una cuestión que requiere mayor atención es la determinación de los límites entre clases de diámetro radical. Según Makita *et al.* (2009), el punto de división entre raíces finas y gruesas utilizado en la mayoría de las publicaciones es arbitrario, pues no se basa en atributos anatómicos y/o funcionales. Estos autores diferenciaron la fracción fina ( $D < 0,4$  mm) de la gruesa en base a la tasa respiratoria, significativamente mayor en la primera en comparación con la segunda; y sugirieron que el límite hallado podría variar con las especies y/o condiciones ambientales.

#### **4.5. Morfogénesis de los órganos aéreos**

La reducción en la longitud final de las hojas (LFF), observada en este experimento (Figura 18a), es una respuesta a la deficiencia de P citada con frecuencia (Fredeen *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1998a,c; Rodríguez *et al.*, 2000; Plénet *et al.*, 2000a; Assuero *et al.*, 2004). La LFF podría considerarse como una función de la tasa de elongación foliar (TEF) y de la duración de la elongación foliar (DEF) (Fiorani *et al.*, 2000; Lemaire & Agnusdei, 2000). No obstante, la TEF contribuiría relativamente más que la DEF en la determinación de la LFF. Se ha observado que, frente a una deficiencia de P, la TEF disminuye marcadamente (Rodríguez, *et al.* 1998a; Colomb, *et al.*, 2000) mientras que la DEF no muestra variaciones (Rodríguez *et al.*, 1998a) o tiende a incrementarse (Colomb *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2000). De manera similar, las menores LFF's halladas en las plantas deficientes en P de este experimento se explicarían por una marcada reducción en la TEF (Figura 18b), que fue sólo parcialmente compensada con la prolongación en la DEF (Figura 18c).

A un nivel inferior en la escala de organización, este cambio en la TEF por efecto del P podría ser explicado por la longitud de la zona de crecimiento de la hoja y por los procesos celulares que ocurren en ella. Assuero *et al.* (2004) observaron en maíz que la longitud de la zona de crecimiento se redujo en condiciones de deficiencia de P, debido a una menor tasa de producción celular. Por el contrario, Kavanová *et al.* (2006), en macollos de raigrás previamente seleccionados por similar longitud de

pseudotallo y grado de desarrollo, no hallaron diferencias en la longitud de la zona de crecimiento atribuibles a la disponibilidad de P; la reducción de la TEF fue explicada fundamentalmente por menores tasas de división y de expansión celular, conjuntamente con una mayor duración de estos procesos, lo cual ralentizó pero no limitó mayormente la elongación foliar. Kavanová *et al.* (2006) sugirieron que las diferencias, entre lo observado en raigrás y en maíz, se atribuirían a las características de las especies y a la metodología experimental utilizada.

El valor de filocrono observado (113°Cd) en el tratamiento control de este experimento es similar al obtenido por Bartholomew & Williams (2005) pero inferior al de Borrajo (1998) (Cuadro 2). La diferencia con éste último se explicaría por las condiciones experimentales. No obstante, los valores citados en este último caso, están comprendidos entre los valores extremos hallados en este experimento (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Filocrono del agropiro alargado según diferentes fuentes.

Fuente	Filocrono <sup>a</sup> (°Cd)	Condiciones Experimentales
Este trabajo	113 – 244 <sup>b</sup>	planta aislada; invernáculo
Bartholomew & Williams (2005)	95 – 110	planta aislada; cámara de crecimiento
Borrajo (1998)	170 – 192 <sup>c</sup>	pastura; a campo

<sup>a</sup> En los tres casos la temperatura base utilizada fue 0°Cd.

<sup>b</sup> Los valores inferior y superior corresponden a P500 y P1 respectivamente.

<sup>c</sup> Los valores inferior y superior corresponden al promedio de 5 genotipos experimentales de agropiro, y al cultivar El Vizcachero INTA, respectivamente.

Por otra parte, la deficiencia de P ocasionó un marcado aumento en el filocrono (~116%) (Figura 19). Otros autores también han observado un filocrono más prolongado debido a esta causa (Rodríguez *et al.*, 1998a,b,c; 1999; Plénet *et al.*, 2000a; Colomb *et al.*, 2000), aunque la magnitud de la respuesta –en general– fue menor (e.g. ~32-35% en trigo, Rodríguez *et al.*, 1998a,b; ~76% en girasol, Rodríguez *et al.*, 1998c). En otros trabajos, el aumento en el filocrono ha sido atribuido a un menor número de hojas en crecimiento causado, probablemente, por menores TEF durante la fase de crecimiento no visible de la hoja, pues no se hallaron diferencias en la DEF (Rodríguez *et al.*, 1998b; Plénet *et al.*, 2000a). En este experimento, sin embargo, el aumento en el filocrono se explicaría principalmente por una DEF más

prolongada (e.g. en la hoja 4, la DEF fue ~73% mayor en P1, con respecto a P500) aunque no se descarta que el número de hojas en crecimiento simultáneo haya disminuido<sup>7</sup>, debido a la relación que existe entre este último y el filocrono (Lemaire & Agnusdei, 2000). El incremento en la DEF determinado en este experimento (Figura 18c), que contrasta con la menor respuesta observada por Rodríguez *et al.* (1998a), Plénet *et al.* (2000) y Colomb *et al.* (2000), podría deberse a: i) la diferencia entre especies sugerida por Kavanová *et al.* (2006), ii) la severidad de la deficiencia de P impuesta en este experimento, que pudo magnificar la respuesta, y iii) el método de cálculo de la TEF (y, en consecuencia, de la DEF). Con respecto a este último punto, se debe recordar que la TEF se calculó como la pendiente de una regresión lineal simple entre la longitud de una hoja y el tiempo térmico, método que coincidió con el empleado por Plénet *et al.* (2000a) y que fue el más satisfactorio entre los evaluados. A diferencia de Plénet *et al.* (2000a), en este trabajo se consideraron las longitudes de lámina menores o iguales al 80% de la LFF debido a la no linealidad mostrada por los tratamientos deficientes en P a mayores longitudes de lámina.

Skinner & Nelson (1995) cuestionaron el cálculo del filocrono por regresión lineal debido a que representa un promedio y no mostraría las variaciones que pudieran existir entre hojas individuales. En este sentido, Rodríguez *et al.* (1998b), en un estudio sobre el efecto de la deficiencia de P en trigo, detectaron diferencias en el filocrono entre distintos niveles de P, pero no encontraron una tendencia creciente o decreciente en los filocronos de hojas de distinto orden para un mismo tratamiento. En el presente trabajo, se observó una respuesta similar en el tratamiento control, cuyos filocronos oscilaron alrededor de un valor medio hasta la hoja 9 (datos no mostrados); por el contrario, los filocronos de los tratamientos deficientes en P se incrementaron progresivamente de la hoja 3 a la hoja 5 (Figura 19b), lo cual confirma que el método de regresión para el cálculo del filocrono debe ser utilizado con cautela.

El filocrono aproximadamente se duplicó en condiciones de deficiencia de P respecto al control, lo que explicaría el marcado retraso en el desarrollo de las plantas deficientes (Índice de Haun, Cuadro 1). Esto confirma la tendencia observada en otros trabajos (Rodríguez *et al.*, 1998b; Plénet *et al.*, 2000; Colomb *et al.*, 2000); no obstante, en ellos las diferencias entre tratamientos no fueron tan acentuadas.

Al final del experimento, el tratamiento control presentó una longitud de lámina total (verde + senescente) acumulada por macollo igual a 2,8 veces el promedio de los

---

<sup>7</sup> Si bien no se analizó estadísticamente, el número de hojas en crecimiento simultáneo, obtenido mediante el cociente entre el filocrono y la DEF, resultó, para la hoja 4, aproximadamente igual a 1,2 y 1,4 hojas para P1 y P500, respectivamente.

deficientes en P (Figura 20a). Esta diferencia se originó por una marcada reducción en la tasa de elongación foliar promedio por macollo (TEFbruta; Figura 21) en las plantas deficientes en P.

Por otra parte, cuando se compararon las tasas de senescencia foliar promedio por macollo (TS) no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (TS; Figura 20b), sin embargo, la longitud de lámina senescente acumulada por macollo a los 50 días tendió a ser mayor en los tratamientos deficientes, aunque sólo difirió significativamente entre P10 y P500 (Figura 20b). Se debe destacar, además, que si bien la vida media foliar (VMF) de hojas individuales no pudo ser calculada, el inicio anticipado de la acumulación de lámina senescente por macollo en los tratamientos deficientes (Figura 30) parece sugerir que la VMF se redujo en relación al control. De manera interesante, la VMF del tratamiento control (780°Cd) estimada en este experimento<sup>8</sup>, resultó similar a la calculada –a partir de datos de Borrajo (1998)– por Berone (2005) y por Agnusdei *et al.* (2007) para agropiro (768-800°Cd). Por otra parte, Martinefsky *et al.* (2010) también observaron un inicio anticipado de la senescencia en plantas de festuca cv Palenque Plus bajo deficiencia de P. Ello probablemente se relacione con una optimización del uso del P interno en la planta. Algunos estudios en *Arabidopsis* sugieren que en condiciones de deficiencia de P se activan genes asociados con la removilización del P en la planta que inducen la senescencia en las hojas más viejas para proveer de P a los órganos en crecimiento, cuando el P absorbido por las raíces es insuficiente para sustentar el crecimiento (Raghothama 1999, 2000; Nagarajan *et al.*, 2011).

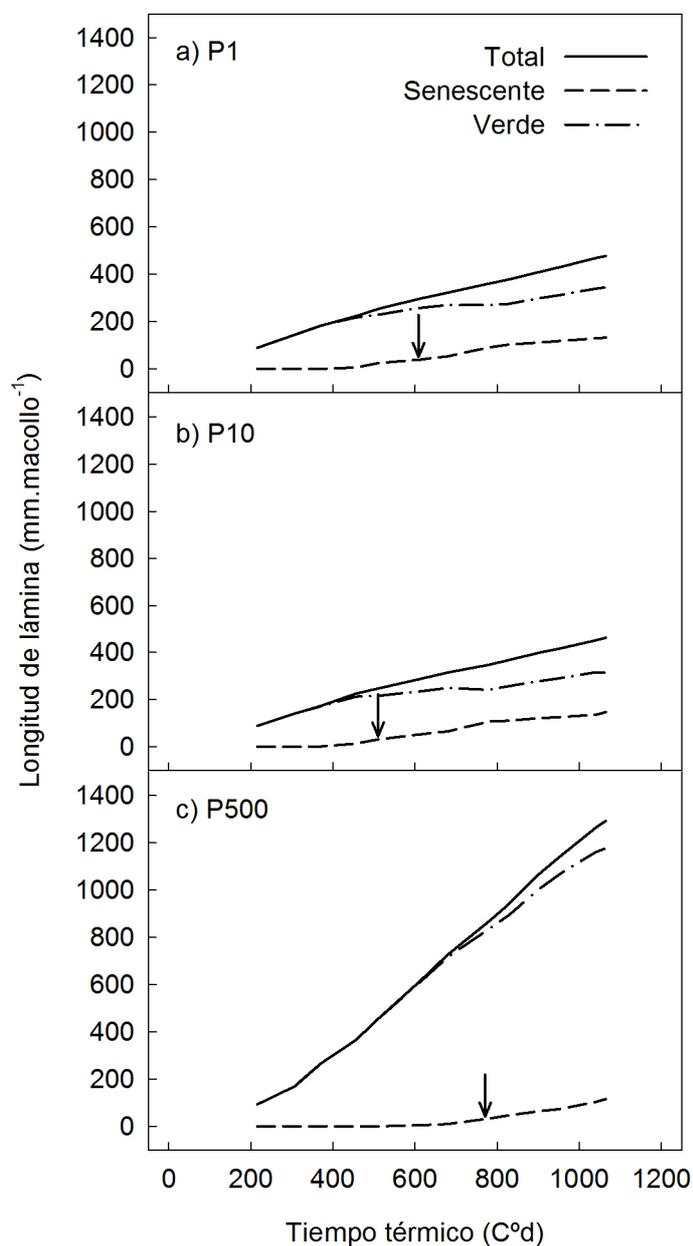
En el tratamiento control, la longitud de lámina verde por macollo resultó igual a 3,6 veces el promedio de los deficientes en P (Figuras 20c), lo cual se relacionó con el balance entre la generación de tejidos (TEFbruta) y su desaparición (TS) (Figura 21). Así, debido a que la TS no difirió entre tratamientos, la mayor acumulación de lámina verde que mostró el tratamiento control se originó por una elevada TEFbruta en éste en comparación con los deficientes en P (Figuras 21 y 30).

Sin embargo, se debe destacar que cuando la TS se expresó en relación a la TEFbruta (TS : TEFbruta; igual a 0,35 y 0,10 para P1 y P500, respectivamente) resultó marcadamente mayor en los tratamientos deficientes en P. De este modo, la menor longitud de lámina verde de los tratamientos deficientes en P puede explicarse, no sólo

---

<sup>8</sup> La VMF se estimó como el tiempo térmico para el cual la longitud de lámina senescente difirió significativamente ( $p < 0,05$ ) de cero.

por una disminución en la TEFbruta, sino también por un incremento –en términos relativos– de la TS.



**Figura 30.** Longitud de lámina foliar verde, senescente y total por macollo (mm.macollo<sup>-1</sup>) en función del tiempo térmico (°Cd) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo: a) P1, b) P10 y c) P500. Las flechas indican el momento en que la longitud de lámina senescente difirió significativamente ( $p < 0,05$ ) de cero (610, 513 y 780°Cd para P1, P10 y P500, respectivamente).

El número final de macollos (NFM) (Cuadro 1) de la planta entera del tratamiento control resultó igual a 17,1 veces el promedio de los tratamientos deficientes. De

manera similar, otros autores han hallado reducciones en el número de macollos en diferentes especies de gramíneas cultivadas bajo condiciones de deficiencia de P (en trigo: Horst *et al.*, 1996; Rodríguez *et al.*, 1998a,b; 1999; en cebada: Chapin & Bielecky, 1982; Prystupa *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2004; en festuca: Martinefsky *et al.*, 2010). La cantidad de macollos aparecidos en un tiempo determinado puede considerarse una función de la tasa de aparición de hojas (TAH) –o su recíproco, el filocrono–, que define la cantidad de sitios potenciales de macollaje, y el *site filling* (Fs), que representa el incremento relativo en el número de macollos por cada filocrono transcurrido (Davies 1974; Neuteboom & Lantinga, 1989). Si se asume que existe un retraso de un filocrono entre la aparición de una hoja (el prófilo, inclusive) y su macollo correspondiente, entonces el Fs tiene un valor máximo teórico de 0,693 (Neuteboom & Lantinga, 1989). Valores cercanos a este máximo han sido observados en raigrás perenne durante la fase de establecimiento (Van Loo, 1992; Bahmani, 1999, Matthew *et al.*, 2000) y ello ha sido atribuido a la capacidad –de esta especie– de desarrollar macollos en la yema del coleoptile y de los prófilos, que no poseen algunas gramíneas forrajeras (e.g. *Bromus willdenowii* Kunth) (Hume, 1991; Matthew *et al.*, 2000). De modo similar, en este experimento, la elevada tasa de macollaje relativa (TMR) (Cuadro 1) que presentaron las plantas del tratamiento control se explica, no sólo por un menor filocrono, que determinó un elevado número de sitios potenciales de macollaje, sino también porque el Fs (Cuadro 1) alcanzó un valor (0,592) cercano al máximo teórico, hecho que fue posible por la aparición de macollos en las yemas de prófilos (datos no mostrados). Por otra parte, el escaso número de macollos que presentaron las plantas deficientes en P se relaciona con el marcado retraso en el desarrollo y el menor Fs logrado (Cuadro 1).

A modo de resumen, se presentan en el Cuadro 3 las principales variables morfogenéticas evaluadas, y su rango de respuesta frente a niveles contrastantes de P (P1 *versus* P500); se incluye, además, un índice de plasticidad (Poorter *et al.*, 2012) que expresa la amplitud de la respuesta en términos relativos.

**Cuadro 3.** Rango de respuesta e índice de plasticidad de diferentes variables morfogénicas del agropiro alargado cv Hulk frente a la disponibilidad de P.

Variable	Unidad	Nivel de P		Índice de Plasticidad <sup>c</sup>
		P1	P500	
<i>Macollo principal</i>				
TEFbruta	(mm.mac <sup>-1</sup> .°Cd <sup>-1</sup> )	0,46	1,41	-3,07
TS	(mm.mac <sup>-1</sup> .°Cd <sup>-1</sup> )	0,16	0,14	1,14 <sup>b</sup>
TEFneta	(mm.mac <sup>-1</sup> .°Cd <sup>-1</sup> )	0,30	1,28	-4,27
Filocrono	(°Cd)	244,3	113,3	2,16
<i>Site filling</i> <sup>a</sup>	(macs.mac <sup>-1</sup> .filocrono <sup>-1</sup> )	0,352	0,592	-1,68
TMR <sup>a</sup>	(macs.mac <sup>-1</sup> .°Cd <sup>-1</sup> )	0,0013	0,0052	-4,00
<i>Hoja 4</i>				
LFF	(mm)	107,7	167,2	-1,55
TEF	(mm.°Cd <sup>-1</sup> )	0,36	1,01	-2,81
DEF	(°Cd)	297,5	172,0	1,73
Filocrono	(°Cd)	253,3	120,9	2,10

<sup>a</sup> determinado en la planta entera

<sup>b</sup> la diferencia entre P1 y P500 resultó no significativa ( $p > 0,05$ )

<sup>c</sup> el índice de plasticidad se calculó mediante el cociente entre el valor mayor y el menor; cuando la respuesta del tratamiento deficiente fue inferior a la del control se le colocó un signo negativo (Poorter *et al.*, 2012).

#### **4.6. Contenido de P en los tejidos e índices de eficiencia**

En términos generales, la concentración de P en los tejidos presentó una tendencia decreciente en la planta entera, la parte aérea y la raíz, para los tres tratamientos considerados (P1, P10 y P500); sin embargo, la evolución en el tiempo difirió tanto entre tratamientos como entre fracciones de la planta (Figuras 22a, b y c).

Esta tendencia decreciente en la concentración de P se podría expresar en términos de una relación alométrica entre la acumulación de biomasa y la de P, de manera análoga a como ha sido planteado para el nitrógeno (N) (Greenwood *et al.*, 1990; Justes *et al.*, 1994; Lemaire & Gastal, 1997; Gastal & Lemaire, 2002). En este sentido, se debe aclarar que dicha relación fue definida para cultivos a campo y para valores de biomasa acumulada superiores a 1000 kg MS.ha<sup>-1</sup> (Greenwood *et al.*, 1990), por lo cual su generalización a otras situaciones requiere cautela. No obstante, Martinefsky *et al.* (2010) hallaron una relación similar para plantas de festuca alta cultivadas en contenedores con diferentes niveles de P, en consecuencia, sería

factible suponer que esta relación alométrica podría también ser válida bajo circunstancias análogas.

La dilución de N ha sido expresada también como una relación lineal entre la tasa de acumulación de N relativa y la tasa de crecimiento relativo (TCR) (Justes *et al.*, 1994), bajo los supuestos antes mencionados. Sin embargo, en un sentido más amplio (*i.e.* para otras condiciones), se podría pensar que la relación entre la tasa de acumulación relativa de un nutriente y la TCR no siempre es lineal. De este modo, si en un determinado momento la TCR fuera superior a la primera, se produciría una dilución del N, mientras que, en el caso opuesto, ocurriría una acumulación del nutriente.

Ese parece ser el caso del presente experimento, particularmente para el tratamiento P500. Según se puede observar en las Figuras 3 y 22, la concentración de P en el tratamiento P500 aumentó cuando el crecimiento fue relativamente bajo y viceversa. En los tratamientos P1 y P10, debido a que la disponibilidad de P en el medio fue baja, la acumulación de este nutriente estuvo siempre restringida y, en consecuencia, su concentración en la planta decreció progresivamente y de manera más abrupta que en P500 (Figura 22). El aumento en la concentración de P, observada el día 10 en el tratamiento P500 (Figura 22a), se explicaría por un menor crecimiento (Figura 3a), pero también porque las plántulas aún habrían estado abastecidas por el P interno removilizado desde la semilla (Fenner & Lee, 1989); por lo cual, el P externo –altamente disponible en el medio– habría sido absorbido en mayores cantidades que las requeridas para el crecimiento. De manera interesante, Bhadoria *et al.* (2004) observaron, en maíz, un patrón similar en la evolución de la concentración de P, y atribuyeron el máximo alcanzado el día 10 posterior al trasplante, que fue mucho más acentuado que en este experimento, a un consumo de lujo.

Por otra parte, lo expuesto hasta aquí parece indicar que la menor biomasa que mostraron las plantas del tratamiento P500 en el día 10, con respecto a P1 y P10, (Figura 3a) no se debería a la heterogeneidad en el contenido de reservas seminales – como se planteó inicialmente en el punto 5.2–, sino a que las plantas efectivamente tuvieron un menor crecimiento, lo cual no estuvo asociado a una falta de carbohidratos. De hecho, en el día 10, la concentración de AST de P500 tendió a ser mayor que la de P1 y P10 (Figura 28a) (Neubauer, 2010).

La evolución de la acumulación de P en la planta (Figuras 23a, b y c) –al igual que la concentración– también difirió entre tratamientos y, entre la raíz y la parte aérea. En

términos generales, la acumulación de P del tratamiento P500 siempre resultó igual o mayor que P1 y P10. El incremento que se observa el día 15 en las raíces de P1 (Figura 23c) se debería a la mayor relación R : PA de ese tratamiento (Figura 4). Al comparar la acumulación de P entre fracciones (Figura 24) se pudo observar que, en los tratamientos deficientes, hubo una mayor partición del P absorbido hacia las raíces. Se ha sugerido que este cambio en la partición sería una respuesta fisiológica a la deficiencia de P, debida a una mayor retención del P absorbido en las raíces y la removilización del P en la parte aérea (Raghothama, 1999; Wissuwa *et al.*, 2005). Adicionalmente, como era de esperar (Vance *et al.*, 2003), la acumulación de biomasa por unidad de P absorbido fue superior en los tratamientos deficientes (Figura 26) indicando una mayor eficiencia en el uso del P.

Cuando el P acumulado en las láminas se relacionó alométricamente con el área foliar (Figura 25), se observó que la relación era aproximadamente proporcional (coeficiente  $\beta \approx 1$ ) en el tratamiento control, mientras que el contenido de P por unidad de área disminuía progresivamente ( $\beta < 1$ ) en los tratamientos deficientes. Esta disminución en la concentración de P implicaría una pérdida progresiva de la capacidad fotosintética dada la asociación que existe entre estas variables (Rodríguez *et al.*, 1999; 2000; Wissuwa *et al.*, 2005; Fletcher *et al.*, 2008).

El análisis alométrico entre el P absorbido y la longitud radical (Figura 27) mostró que la relación resultó proporcional en el tratamiento control ( $\beta = 1$ ), pero que decreció en los deficientes ( $\beta < 1$ ), lo cual indicaría una disminución progresiva en la acumulación de P por unidad de longitud de raíz a medida que ésta crece o, en otras palabras, que la tasa de elongación radical relativa fue mayor que la tasa de acumulación de P relativa. Ello se podría interpretar como una respuesta a la deficiencia de P para aumentar la exploración de suelo, aun a expensas de una mayor tasa de dilución del P en el tejido.

## 5. CONCLUSIONES

A lo largo de este trabajo se han descrito diferentes respuestas morfológicas del agropiro alargado cv Hulk asociadas a la disponibilidad de P que constituyen una expresión de su plasticidad fenotípica. Los cambios observados bajo condiciones de deficiencia de P en relación a la partición de biomasa y la morfología radical constituirían importantes mecanismos de adaptación y supervivencia de las plantas en suelos con bajo contenido de P. Adicionalmente, en el tratamiento sin limitantes de P, el agropiro alargado cv Hulk mostró un potencial de crecimiento inicial y de macollaje superiores a los que comúnmente se le han atribuido a la especie (Smith, 1996; Ferrari & Maddaloni, 2001). Es probable que este potencial haya sido subestimado debido a otras restricciones edáficas (salinidad, alcalinidad) frecuentes en las áreas en donde se cultiva el agropiro alargado y/o a las características del cultivar estudiado (GENTOS, 2011).

En coincidencia con lo descrito previamente en otras especies, las plantas de agropiro alargado cv Hulk cultivadas en condiciones de baja disponibilidad de P presentaron, en comparación con las plantas bien nutridas:

- una marcada disminución del crecimiento de la parte aérea y del área foliar expandida; esta respuesta se relacionó, por una parte, con menores tasas de elongación foliar y filocronos progresivamente más largos que retrasaron el desarrollo final de las plantas, y por otra parte, con una reducción en la tasa de macollaje debido al menor número de yemas axilares formadas y de la proporción de macollos emergidos a partir de ellas (*i.e.*: menor *site filling*). (Hipótesis a.-)
- un incremento en la relación raíz : parte aérea determinado por una mayor partición de biomasa hacia raíces. (Hipótesis b.-)
- Un incremento en la longitud radical total –a igual biomasa radical– dado por un aumento de la longitud radical específica, la cual estuvo asociada, a su vez, con una disminución del diámetro radical medio. (Hipótesis c.-)

Las futuras investigaciones en el tema deberían evaluar el efecto de niveles de P intermedios a los estudiados en este trabajo, incorporar genotipos de características contrastantes, profundizar el conocimiento de las adaptaciones del sistema radical –particularmente arquitectura de raíces, longitud y densidad de pelos radicales, exudación de compuestos a la rizósfera, e interacción con micorrizas. Además se deberían realizar estudios a nivel de comunidad de plantas, estudiar la interacción del nivel de P y diferentes condiciones ambientales (e.g. época del año; disponibilidad de agua y otros nutrientes, salinidad, rango de pH), y validar los resultados obtenidos en condiciones controladas con experimentos a campo.

## 6.BIBLIOGRAFÍA

- ABELED0, L.A.; CALDERINI, D.F.; SLAFER, G.A. 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research*. 86:23-32.
- AGNUSDEI, M.G.; COLABELLI, M.R.; FERNÁNDEZ GRECCO, R.C. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. INTA, EEA Balcarce. Argentina. Boletín Técnico N° 152. 47 p.
- AGNUSDEI, M.G.; ASSUERO, S.G.; FERNÁNDEZ GRECCO, R.C.; CORDERO, J.J.; BURGHI, V.H. 2007. Influence of sward condition on leaf tissue turnover in tall fescue and tall wheatgrass swards under continuous grazing. *Grass and Forage Science*. 62:55-65.
- AROSTEGUY, J.C.; GARDNER, A.L. 1978. Fertilización fosfatada de pasturas: dosis óptima según tipo de suelo y relación de precios entre carne y fertilizantes. *Producción Animal*. 6:680-687.
- ASSUERO, S.G.; MOLLIER, A.; PELLERIN, S. 2004. The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. *Plant, Cell and Environment*. 27:887-895.
- ATKINSON, D. 1973. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. *New Phytologist*. 72:101-111.
- BAHMANI, I. 1999. Tiller dynamics and leaf growth processes of the perennial ryegrass cultivars 'Ellett' and 'Grasslands Ruanui' as influenced by environmental factors. Ph. D. thesis. Institute of Natural Resources, College of Sciences, Massey University. Palmerston North, New Zealand. 257 p.
- BARTHOLOMEW, P.W.; WILLIAMS, R.D. 2005. Cool-season grass development response to accumulated temperature under a range of temperature regimes. *Crop Science*. 45:529-534.
- BATES, T.R.; LYNCH, J.P. 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant and Soil*. 236:243-250.
- BERDAHL, J.D.; REDFEARN, D.D. 2007. Grasses for arid and semiarid areas. In: Barnes, R.F.; Nelson, C.J.; Moore, K.J.; Collins, M. (eds.). *Forages. Volumen II. The Science of Grassland Agriculture*. 6th Ed. Wiley-Blackwell. pp. 221-244.
- BERONE, G.D. 2005. Caracterización morfogénica de dos cultivares de *Lolium perenne* y dos de *Bromus stamineus*. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 79 p.
- BIELESKY, R.L. 1973. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Annual Review of Plant Physiology*. 24:225-252.
- 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.

- BORRAJO, C.I. 1998. Generación y expansión de los órganos foliares de agropiro alargado en función del material genético y la disponibilidad de nitrógeno. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 75 p.
- BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*. 13:115-155.
- BRADSHAW, A.D. 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist*. 170:639-641.
- BREEZE, V.G.; WILD, A.; HOPPER, M.J.; JONES, L.H.P. 1984. The uptake of phosphate by plants from flowing nutrient solution. II. Growth of *Lolium perenne* L. at constant phosphate concentrations. *Journal of Experimental Botany*. 35:1210-1221.
- BYRNE, S. L.; FOITO, A.; HEDLEY, P.E.; MORRIS, J.A.; STEWART, D.; BARTH, S. 2011. Early response mechanisms of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to phosphorus deficiency. *Annals of Botany*. 107:243-254.
- CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHNER, H. 1994. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *Journal of Experimental Botany*. 45:1245-1250.
- CARTER, D.L.; PETERSON, H.B. 1962. Sodic tolerance of tall wheatgrass. *Agronomy Journal*. 54:382-384.
- CHAPIN , III, F.S.; BIELESKY, R.L. 1982. Mild phosphorus stress in barley and a related low-phosphorus-adapted barleygrass: Phosphorus fractions and phosphate absorption in relation to growth. *Physiologia Plantarum*. 54:309-317.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *Proceedings of the 17th International Grassland Congress*. pp. 95-104.
- CHIOU, T; LIN, S. 2011. Signaling network in sensing phosphate availability in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 62:185–206.
- CIERESZKO, I.; GNIAZDOWSKA, A.; MIKULSKA, M.; RYCHTER, A.M. 1996. Assimilate translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) during phosphate deficiency. *Journal of Plant Physiology*. 149:343-348.
- CIERESZKO, I.; FARRAR, J.F.; RYCHTER, A.M. 1999. Compartmentation and fluxes of sugars in roots of *Phaseolus vulgaris* under phosphate deficiency. *Biologia Plantarum*. 42:223-231.
- CIERESZKO, I.; JANONIS, A.; KOCIKOWSKA, M. 2002. Growth and metabolism of cucumber in phosphate-deficient conditions. *Journal of Plant Nutrition*. 25:1115-1127.
- CIERESZKO, I.; ZEBROWSKA, E.; RUMINOWICZ, M. 2011. Acid phosphatases and growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars under diverse phosphorus nutrition. *Acta Physiologiae Plantarum*. 33:2355-2368.
- COLEMAN, J.S.; McCONNAUGHAY, K.D.M.; ACKERLY, D.D. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:187-191.

- COLOMB, B.; KINIRY, J.R.; DEBAEKE, F. 2000. Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics of field-grown maize. *Agronomy Journal*. 92:428-435.
- CORRELL, D.L. 1998. The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: A review. *Journal of Environmental Quality*. 27:261-266.
- COVACEVICH, F.; MARINO, M.A.; ECHEVERRÍA, H.E. 2006. The phosphorus source determines the arbuscular mycorrhizal potential and the native mycorrhizal colonization of tall fescue and wheatgrass. *European Journal of Soil Biology*. 42:127-138.
- DAKORA, F.D.; PHILLIPS, D.A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*. 245:35-47.
- DAVIES, A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science*. 82:165-172.
- DE GROOT, C.C.; MARCELIS, L.F.M.; VAN DEN BOOGAARD, R.; LAMBERS, H. 2001. Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant, Cell and Environment*. 24:1309-1317.
- DEWEY, D.R. 1960. Salt tolerance of twenty-five strains of *Agropyron*. *Agronomy Journal*. 52:631-635.
- DEWITT, T.J.; SIH, A.; WILSON, D.S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*. 13:77-81.
- DREW, M.C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytologist*. 75:479-490.
- DURU, M.; DUCROCQ, H. 2000. Growth and senescence of the successive leaves on a cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. *Annals of Botany*. 85:645-653.
- ELBERSE, I.A.M.; VAN DAMME, J.M.M.; VAN TIENDEREN, P.H. 2003. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology*. 91:371-382.
- EVANS, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. University of California Press. Berkeley & Los Angeles, California. 734 p.
- FAN, M.; ZHU, J.; RICHARDS, C.; BROWN, K.M.; LYNCH, J.P. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*. 30:493-506.
- FANG, Z.; SHAO, C.; MENG, Y.; WU, P.; CHEN, M. 2009. Phosphate signaling in *Arabidopsis* and *Oryza sativa*. *Plant Science*. 176:170-180.
- FENNER, M.; LEE, W.G. 1989. Growth of seedlings of pasture grasses and legumes deprived of single mineral nutrients. *Journal of Applied Ecology*. 26:223-232.
- FERRARI, I.; MADDALONI, J. 2001. Agropiro alargado. En: Maddaloni, J.; Ferrari, L. (eds.) Forrajes y pasturas del ecosistema Templado Húmedo de la Argentina. INTA - Universidad Nacional de Lomas de Zamora, Facultad de Ciencias Agrarias. pp. 125-134.
- FIORANI, F.; BEEMSTER, G.T.S.; BULTYNCK, L.; LAMBERS, H. 2000. Can meristematic activity determine variation in leaf size and elongation rate among four *Poa* species? A kinematic study. *Plant Physiology*. 124:845-855.

- FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. 1988. Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil*. 110:101-109
- FÖHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. 1991. Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil*. 132:261-272.
- FORDE, B.; LORENZO, H. 2001. The nutritional control of root development. *Plant and Soil*. 232:51-68.
- FREDEEN, A.L.; RAO, I.M.; TERRY, N. 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiology*. 89:225-230.
- FROSSARD, E.; CONDRON, L.M.; OBERSON, A.; SINAJ, S.; FARDEAU, J.C. 2000. Processes governing phosphorus availability in temperate soils. *Journal of Environmental Quality*. 29:15-23.
- GAHOONIA, T.S.; NIELSEN, N.E. 1997. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. *Euphytica*. 98:177-182.
- GAHOONIA, T.S.; ASMAR, F.; GIESE, H.; GISSEL-NIELSEN, G.; NIELSEN, N.E. 2000. Root-released organic acids and phosphorus uptake of two barley cultivars in laboratory and field experiments. *European Journal of Agronomy*. 12:281-289.
- GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany*. 70:437-442.
- GENTOS 2011. Nuestros cultivares 2011. [en línea] [http://www.gentos.com.ar/home\\_esp.html](http://www.gentos.com.ar/home_esp.html) [Consulta: 09-02-2012].
- HAJABBASI, M.A.; SCHUMACHER, T.E. 1994. Phosphorus effects on root growth and development in two maize genotypes. *Plant and Soil*. 158:39-46.
- HAMMOND, J.P.; WHITE, P.J. 2008. Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. *Journal of Experimental Botany*. 59:93-109.
- HAMMOND, J.P.; WHITE, P.J. 2011. Sugar signaling in root responses to low phosphorus availability. *Plant Physiology*. 156:1033-1040.
- HAUN, J.R. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal*. 65:116-119.
- HE, Y.; LIAO, H.; YAN, X. 2003. Localized supply of phosphorus induces root morphological and architectural changes of rice in split and stratified soil cultures. *Plant and Soil*. 248:247-256.
- HERMANS, C.; HAMMOND, J.P.; WHITE, P.J.; VERBRUGGEN, N. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*. 11:610-617.
- HILL, J.O.; SIMPSON, R.J.; MOORE, A.D.; CHAPMAN, D.F. 2006. Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition. *Plant and Soil*. 286:7-19.
- HINSINGER, P. 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*. 237:173-195.

- HOAD, S.P.; RUSSELL, G.; LUCAS, M.E.; BINGHAM, I.J. 2001. The management of wheat, barley, and oat root systems. *Advances in Agronomy*. 74:193-246.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experiment Station. Circular 347. Berkeley, California. 32 p.
- HOLFORD, I.C.R. 1997. Soil phosphorus: its measurement and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research*. 35:227-239.
- HORST, W.J.; ABDU, M.; WIESLER, F. 1996. Differences between wheat cultivars in acquisition and utilization of phosphorus. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*. 159:155-161.
- HUME, D.E. 1991. Leaf and tiller production of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and two ryegrass (*Lolium*) species. *Annals of Botany*. 67:111-121.
- HUNT, R.; CAUSTON, D.R.; SHIPLEY, B.; ASKEW, A. P. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*. 90:485-488.
- HUNT, R.; CORNELISSEN, J.H.C. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist*. 135:395-417.
- INASE 2010. Catálogo Nacional. Instituto Nacional de Semillas. [en línea]. <http://www.inase.gov.ar> [consulta: 08-07-2010].
- INDEC 2002. Censo Nacional Agropecuario. [en línea]. [http://www.indec.mecon.ar/agropecuario/cna\\_principal.asp](http://www.indec.mecon.ar/agropecuario/cna_principal.asp) [Consulta: 21-07-2010].
- JENKINS, S; BARRETT-LENNARD, E.G.; RENGEL, Z. 2010. Impacts of waterlogging and salinity on puccinellia (*Puccinellia ciliata*) and tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum*): zonation on saltland with a shallow water-table, plant growth, and Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> concentrations in the leaves. *Plant and Soil*. 329:91-104.
- JIANG, C. GAO, X.; LIAO, L.; HARBERD, N.P.; FU, X. 2007. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in Arabidopsis. *Plant Physiology*. 145:1460-1470.
- JOHNSON, R.C. 1991. Salinity resistance, water relations, and salt content of crested and tall wheatgrass accessions. *Crop Science*. 31:730-734.
- JOLICOEUR, P. 1963. 193. Note: The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*. 19:497-499.
- JUNGK, A. 2001. Nutrient movement at the soil-root interface its role in nutrient supply to plants. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*. 1:1-18.
- JUNGK, A.; CLAASSEN, N. 1997. Ion diffusion in the soil-root system. *Advances in Agronomy*. 61:53-110.
- KAVANOVÁ, M.; LATTANZI, F.A.; GRIMOLDI, A.A.; SCHNYDER, H. 2006. Phosphorus deficiency decreases cell division and elongation in grass leaves. *Plant Physiology*. 141:766-775.

- KIRBY, E.J.M. 2002. Botany of the wheat plant. In: Curtis, B.C.; Rajaram, S.; Gómez Macpherson, H. eds. Bread Wheat, Improvement and Production. FAO Plant Production and Protection Series No. 30. FAO. Rome, Italy. 567 pp. [en línea] <http://www.fao.org/DOCREP/006/Y4011E/Y4011E00.HTM> [Consulta: 21-12-2011].
- KLEPPER, B.; RICKMAN, R.W.; WALDMAN, S.; CHEVALIER, P. 1998. The physiological life cycle of wheat: Its use in breeding and crop management. *Euphytica*. 100:341-347.
- LABARBERA, M. 1989. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 20:97-117.
- LAMBERS, H. 1998. Epilogue: Research on the control of plant growth - where do we go next? In: Lambers, H.; Poorter, H.; Van Vuuren, M.M.I. eds. Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Backhuys Publishers. Leiden, The Netherlands. pp. 567-581.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*. 23:187-261.
- LAMBERS, H.; SHANE, M.W.; CRAMER, M.D.; PEARSE, S.J.; VENEKLAAS, E.J. 2006. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany*. 98:693-713.
- LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: Lemaire, G; Hodgson, H.; de Moraes, A.; Nabinger, C.; de F. Carvalho, P.C. eds. Grassland ecophysiology and grazing ecology. CABI Publishing. Wallingford, UK. pp. 265-287.
- LIN, Z.; CHEN, L.; CHEN, R.; ZHANG, F.; JIANG, H.; TANG, N. 2009. CO<sub>2</sub> assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *BioMed Central Plant Biology*. 9:43. [en línea] <http://www.biomedcentral.com/content/pdf/1471-2229-9-43.pdf> [Consulta: 18-04-2010].
- LONERAGAN, J.F.; ASHER, C.J. 1967. Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. *Soil Science*. 103:311-318.
- LÓPEZ-BUCIO, J.; HERNÁNDEZ-ABREU, E.; SÁNCHEZ-CALDERÓN, L.; NIETO-JACOBO, M.F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. 2002. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiology*. 129:244-256.
- LUQUET, D.; ZHANG, B.G.; DINGKUHN, M.; DEXET, A.; CLÉMENT-VIDAL, A. 2005. Phenotypic plasticity of rice seedlings: Case of phosphorus deficiency. *Plant Production Science*. 8:145-151.
- LYNCH, J.P. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*. 109:7-13.
- LYNCH, J.P.; BROWN, K.M. 2001. Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*. 237:225-237.
- LYNCH, J.P.; HO, M.D. 2005. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil*. 269:45-56.

- MAKITA, N.; HIRANO, Y.; DANNOURA, M.; KOMINAMI, Y.; MIZOGUCHI, T.; ISHII, H.; KANAZAWA, Y. 2009. Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*. 29:579-585.
- MARINO, M.A.; COVACEVICH, F.; BORRAJO, C.I.; AGNUSDEI, M.; ECHEVERRIA, H.E. 2000. Establecimiento de agropiro y festuca en el sudeste bonaerense - Argentina: efecto de dosis y fuente de fósforo. Resúmenes 16º Reunión Latinoamericana de Producción Animal, Montevideo, Uruguay. 5 p.
- MARSCHNER, H. 1986. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press Inc. London, United Kingdom.
- MARTINEFSKY, M.J. 2008. Análisis de la variabilidad intraespecífica de la respuesta a una deficiencia de P en festuca alta. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 127 p.
- MARTINEFSKY, M.J.; ASSUERO, S.G.; MOLLIER, A.; PELLERIN, S. 2010. Analysis of the response of two tall fescue cultivars of different origin to P deficiency. *Environmental and Experimental Botany*. 69:250-258.
- MATTHEW, C.; ASSUERO, S.G.; BLACK, C.K.; SACKVILLE HAMILTON, N.R. 2000. Tiller dynamics of grazed swards. In: Lemaire, G; Hodgson, H.; de Moraes, A.; Nabinger, C.; de F. Carvalho, P.C. eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CABI Publishing. Wallingford, UK. pp.127-151.
- MAZZANTI, A; CASTAÑO, J.; SEVILLA, G.H.; ORBEA, J.R. 1992. Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste de la Provincia de Buenos Aires. CERBAS - INTA EEA Balcarce. 73 p.
- McCONNAUGHAY, K.D.M.; COLEMAN, J.S. 1998. Can plants track changes in nutrient availability via changes in biomass partitioning? *Plant and Soil*. 202:201-209.
- MOLLIER, A.; PELLERIN, S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*. 50:487-497.
- NAGARAJAN, V.K.; JAIN, A.; POLING, M.D.; LEWIS, A.J.; RAGHOTHAMA, K.G.; SMITH, A.P. 2011. Arabidopsis Pht1;5 mobilizes phosphate between source and sink organs and influences the interaction between phosphate homeostasis and ethylene signaling. *Plant Physiology*. 156:1149-1163.
- NEUBAUER, E. 2010. La disponibilidad de fósforo afecta la concentración de carbohidratos no estructurales en agropiro alargado. Tesis Ingeniero Agrónomo. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Argentina. 34 p.
- NEUTEBOOM, J.H.; LANTINGA, E.A. 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Annals of Botany*. 63:265-270.
- NICOTRA, A.B.; ATKIN, O.K.; BONSER, S.P.; DAVIDSON, A.M.; FINNEGAN, E.J.; MATHESIUS, U.; POOT, P.; PURUGGANAN, M.D.; RICHARDS, C.L.; VALLADARES, F.; VANKLEUNEN, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*. 15:684-692.

- NIELSEN, K.L.; ESHEL, A.; LYNCH, J.P. 2001. The effect of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Journal of Experimental Botany*. 52:329-339.
- NIKLAS, K. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*. 79:871-889.
- ORAM, R.N. 1990. Register of Australian herbage plant cultivars. 3rd Ed. CSIRO. Melbourne, Australia.
- OZANNE, P.G.; KEAY, J.; BIDDISCOMBE, E.F. 1969. The comparative applied phosphate requirements of eight annual pasture species. *Australian Journal of Agricultural Research*. 20:809-818.
- PEACOCK, J.M. 1976. Temperature and leaf growth in four grass species. *Journal of Applied Ecology*. 13:225-232.
- PELLERIN, S.; MOLLIER, A.; PLÉNET, D. 2000. Phosphorus deficiency affects the rate of emergence and number of maize adventitious nodal roots. *Agronomy Journal*. 92:690-697.
- PÉREZ-TORRES, C.A.; LÓPEZ-BUCIO, J.; CRUZ-RAMÍREZ, A.; IBARRA-LACLETTE, E.; DHARMASIRI, S.; ESTELLE, M.; HERRERA-ESTRELLA, L. 2008. Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. *The Plant Cell*. 20:3258-3272.
- PIETERS, A.J.; PAUL, M.J.; LAWLOR, D.W. 2001. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. *Journal of Experimental Botany*. 52:1083-1091.
- PLÉNET, D.; ETCHEBEST, S.; MOLLIER, A.; PELLERIN, S. 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. I. Leaf growth. *Plant and Soil*. 223:117-130.
- PLÉNET, D.; MOLLIER, A.; PELLERIN, S. 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.
- POORTER, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers, H.; Cambridge, M.L.; Konings, H.; Pons, T.L. eds. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands. pp. 45-68.
- POORTER, H.; REMKES, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*. 83:553-559.
- POORTER, H.; NAGEL, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*. 27:595-607.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; VILLAR, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*. 182:565-588.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; WALTER, A.; FIORANI, F.; SCHURR, U. 2010. A method to construct dose-response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a meta-analysis of phenotypic data. *Journal of Experimental Botany*. 61:2043-2055.

- POORTER, H.; NIKLAS, K.J.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*. 193:30-50.
- PRYSTUPA, P.; SLAFER, G.A.; SAVIN, R. 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to NxP fertilization in barley. *Plant and Soil*. 255:587-594.
- QIU, J.; ISRAEL, D.W. 1992. Diurnal starch accumulation and utilization in phosphorus-deficient soybean plants. *Plant Physiology*. 98:316-323.
- RAGHOTHAMA, K.G. 1999. Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:665-693.
- RAGHOTHAMA, K.G. 2000. Phosphate transport and signaling. *Current Opinion in Plant Biology*. 3:182-187.
- RICHARDSON, A.E., HOCKING, P.J.; SIMPSON, R.J.; GEORGE, T.S. 2009. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus. *Crop and Pasture Science*. 60:124-143.
- ROBSON, M.J. 1972. The effect of temperature on the growth the S.170 tall fescue (*Festuca arundinacea*). I. Constant temperature. *Journal of Applied Ecology*. 9:643-653.
- RODRÍGUEZ, D.; KELTJENS, W.G.; GOUDRIAAN, J. 1998a. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil*. 200:227-240.
- RODRÍGUEZ, D.; POMAR, M.C.; GOUDRIAAN, J. 1998b. Leaf primordia initiation, leaf emergence and tillering in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under low-phosphorus conditions. *Plant and Soil*. 202:149-157.
- RODRÍGUEZ, D.; ZUBILLAGA, M.M.; PLOCHUK, E.L.; KELTJENS, W.G.; GOUDRIAAN, J.; LAVADO, R.S. 1998c. Leaf area expansion and assimilate production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil*. 202:133-147.
- RODRÍGUEZ, D.; ANDRADE, F.H.; GOUDRIAAN, J. 1999. Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat. *Plant and Soil*. 209:283-295.
- RODRÍGUEZ, D.; ANDRADE, F.H.; GOUDRIAAN, J. 2000. Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability? *Field Crops Research*. 67:227-238.
- RÖMER, W.; AUGUSTIN, J.; SCHILLING, G. 1988. The relationship between phosphate absorption and root length in nine wheat cultivars. *Plant and Soil*. 111:199-201.
- ROUNDY, B.A. 1983. Response of basinwildrye and tall wheatgrass seedlings to salination. *Agronomy Journal*. 75:67-71.
- RUBIO, G. 2009. Phosphorus availability does not affect the root to shoot allometric relationship in soybean, sunflower and maize. UC Davis: The Proceedings of the International Plant Nutrition Colloquium 16. [en línea] <http://escholarship.org/uc/item/917236hb> [Consulta: 17-02-2010]
- RYCHTER, A.M.; RANDALL, D.D. 1994. The effect of phosphate deficiency on carbohydrate metabolism in bean roots. *Physiologia Plantarum*. 91:383-388.

- RYSER, P.; VERDUYN, B.; LAMBERS, H. 1997. Phosphorus allocation and utilization in three grass species with contrasting response to N and P supply. *New Phytologist*. 137:293-302.
- SADRAS, V.O.; REYNOLDS, M.P.; DE LA VEGA, A.J.; PETRIE, P.R.; ROBINSON, R. 2009. Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crops Research*. 110:242-250.
- SAINZ ROZAS H.; ECHEVERRIA, H.E. 2008. Relevamiento del contenido de materia organica y pH en suelos agrícolas de la región pampeana y extrapampeana. 21º Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Mayo de 2008. Potrero de los Funes, San Luis, Argentina.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:667-693.
- SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35:4-10.
- SMITH, K.F. 1996. Tall wheatgrass (*Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.W. Liu + R.R.C. Wang): A neglected resource in Australian pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 39:623-627.
- SMITH, K.F.; LEE, C.K.; BORG, P.T.; FLINN, P.C. 1994. Yield, nutritive value, and phenotypic variability of tall wheatgrass grown in a nonsaline environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 34:609-614.
- SMITH, S.E.; JAKOBSEN, I.; GRØNLUND, M.; SMITH, F.A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*. 156:1050-1057.
- SYERS, J.K.; JOHNSTON, A.E.; CURTIN, D. 2008. Efficiency of soil and fertilizer phosphorus use. Reconciling changing concepts of soil phosphorus behaviour with agronomic information. *FAO Fertilizer and Plant Nutrition Bulletin No. 18*. FAO. Rome, Italy. 123 p.
- TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytologist*. 143:33-43.
- VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*. 94:1013-1116.
- VAN LOO, E.N. 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany*. 70:511-518.
- VAN VELDHOVEN P.P.; MANNAERTS G.P. 1987. Inorganic and organic phosphate measurements in the nanomolar range. *Analytical Biochemistry*. 161:45-48.
- VANCE, C.P.; UHDE-STONE, C.; ALLAN, D.L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*. 157:423-447.
- VOGEL, K.P.; MOORE, K.J. 1998. Forage yield and quality of tall wheatgrass accessions in the USDA Germplasm Collection. *Crop Science*. 38:509-512.

- WAHBI, A.; GREGORY, P.J. 1995. Growth and development of young roots of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Annals of Botany*. 75:533-539.
- WARTON, D.; WRIGHT, I.J.; FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*. 81:259-291.
- WEINER, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6:207-215.
- WISSUWA, M.; AE, N. 2001. Genotypic differences in the presence of hairs on roots and gynophores of peanuts (*Arachis hypogaea* L.) and their significance for phosphorus uptake. *Journal of Experimental Botany*. 52:1703-1710.
- WISSUWA, M.; GAMAT, G.; ISMAIL, A.M. 2005. Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? *Journal of Experimental Botany*. 56:1943-1950.
- ZHU, J.; ZHANG, C.; LYNCH, J.P. 2010. The utility of phenotypic plasticity of root hair length for phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology*. 37:313-322.
- ZHU, Y-G.; SMITH, S.E. 2001. Seed phosphorus (P) content affects growth, and P uptake of wheat plants and their association with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant and Soil*. 231:105-112.
- ZOBEL, R.W.; ALLOUSH, G.A.; BELESKY, D.P. 2006. Differential root morphology response to no versus high phosphorus, in three hydroponically grown forage chicory cultivars. *Environmental and Experimental Botany*. 57:201-208.
- ZOBEL, R.W.; KINRAIDE, T.B.; BALIGAR, V.C. 2007. Fine root diameters can change in response to changes in nutrient concentrations. *Plant and Soil*. 297:243-254.

## 7.APÉNDICE

**Cuadro I.** Logaritmo natural de la biomasa total, aérea y radical ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre fechas se indica con letras mayúsculas y, entre niveles de P, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ) en los tres casos.

Fracción	Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
		1	10	500
		..... $\log_e (\text{g MS.planta}^{-1})$ .....		
Biomasa total	7	-5,912 Ea	-5,917 Ea	-5,865 Da
	10	-5,313 Da	-5,174 Da	-5,655 Db
	15	-4,445 Ca	-4,460 Ca	-4,429 Ca
	28	-3,478 Bb	-3,640 Bb	-1,822 Ba
	50	-2,385 Ab	-2,455 Ab	1,140 Aa
	EEM	0,105		
Biomasa aérea	7	-6,165 Ea	-6,173 Ea	-6,069 Da
	10	-5,521 Da	-5,401 Da	-5,850 Db
	15	-4,796 Ca	-4,782 Ca	-4,645 Ca
	28	-3,852 Bb	-4,015 Bb	-2,000 Ba
	50	-2,844 Ab	-2,924 Ab	0,916 Aa
	EEM	0,103		
Biomasa radical	7	-7,415 Da	-7,412 Ea	-7,583 Da
	10	-7,001 Dab	-6,772 Da	-7,402 Db
	15	-5,665 Ca	-5,754 Ca	-6,067 Ca
	28	-4,648 Bb	-4,804 Bb	-3,648 Ba
	50	-3,387 Ab	-3,439 Ab	-0,528 Aa
	EEM	0,154		

**Cuadro II.** Relación raíz : parte aérea de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre fechas se indica con letras mayúsculas y, entre niveles de P, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,031.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... g MS.g <sup>-1</sup> MS .....		
7	0,288 Ca	0,292 CDa	0,227 Aa
10	0,231 Ca	0,255 Da	0,216 Aa
15	0,420 Ba	0,379 Ca	0,242 Ab
28	0,502 Ba	0,525 Ba	0,195 Ab
50	0,643 Aa	0,693 Aa	0,255 Ab

**Cuadro III.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa radical (g MS.planta<sup>-1</sup>) y el logaritmo natural de la biomasa aérea (g MS.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	0,2241	0,2103	-1,4902
IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )	LI	-0,2331	-0,1585
	LS	0,6814	0,5792
$\hat{\beta}$	1,2615	1,2549	1,0073
IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )	LI	1,1696	1,1803
	LS	1,3606	1,3342
$r$	0,992	0,995	0,995
$p$	<0,001	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro IV.** Logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,113.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $\text{Log}_e(\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1})$ .....		
7	3,971 Ea	3,926 Ea	4,007 Ea
10	4,684 Da	4,798 Da	4,512 Da
15	5,268 Ca	5,175 Ca	5,472 Ca
28	5,738 Bb	5,577 Bb	7,902 Ba
50	6,553 Ab	6,378 Ab	10,183 Aa

**Cuadro V.** Relación de área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$  MS total) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,05$ ).

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $\text{mm}^2 \text{AF} \cdot \text{mg}^{-1} \text{MS total}$ .....		
7	19,696 Aa	18,845 Ba	19,412 Ba
10	22,173 Ab	21,529 Ab	26,058 Aa
15	16,533 Bb	15,323 Cb	20,029 Ba
28	10,086 Cb	10,172 Db	16,731 Ca
50	7,663 Ca	6,879 Ea	8,470 Da

**Cuadro VI.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa total ( $\text{mg MS}.\text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	3,4110	3,4005	3,2976
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	3,2061	3,1689
	LS	3,6160	3,6321
$\hat{\beta}$	0,7043	0,6867	0,8705
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	0,6371	0,6103
	LS	0,7786	0,7726
$r$	0,986	0,980	0,998
$p$	<0,001	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro VII.** Relación lámina : vaina ( $\text{g MS}.\text{g}^{-1}\text{MS}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p = 0,0004$ ). EEM = 0,137.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... g MS.g <sup>-1</sup> MS .....		
7	---	---	---
10	2,147 Ab	2,501 Ab	3,232 Aa
15	2,251 Aa	2,533 Aa	2,581 Ba
28	2,124 Aa	2,265 Aa	2,414 Ba
50	2,251 Aa	2,177 Aa	1,703 Cb

**Cuadro VIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa de lámina ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa de vaina ( $\text{g MS.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	0,8484	0,4874	0,5434
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	0,5256	0,1728
	LS	1,1712	0,8020
$\hat{\beta}$	1,0121	0,9335	0,9186
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	0,9556	0,8794
	LS	1,0720	0,9909
$r$	0,997	0,996	0,999
$p$	<0,001	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro IX.** Área foliar específica ( $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$  MS) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ). La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó no significativa ( $p = 0,500$ ).

Tratamiento	Área foliar específica ( $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$ MS)
<u>Nivel de P (<math>\mu\text{M P.L}^{-1}</math>)</u>	
1	31,353 a
10	29,981 a
500	31,981 a
EEM	0,886
<u>Días desde trasplante</u>	
7	39,287 a
10	39,816 a
15	32,679 b
28	25,494 c
50	18,249 d
EEM	1,106

**Cuadro X.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa de lámina ( $\text{mg MS} \cdot \text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	3,8315	3,7960	3,7726
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	3,6998	3,6786
	LS	3,9632	3,9133
$\hat{\beta}$	0,7659	0,7593	0,8815
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	0,7080	0,7060
	LS	0,8286	0,8167
$r$	0,991	0,993	0,999
$p$	<0,001	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XI.** Logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m} \cdot \text{planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,168.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P} \cdot \text{L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $\log_e (\text{m} \cdot \text{planta}^{-1})$ .....		
7	-2,748 Ea	-2,634 Ea	-2,799 Da
10	-1,967 Da	-1,673 Da	-2,469 Db
15	-0,506 Ca	-0,666 Ca	-0,827 Ca
28	0,487 Bb	0,377 Bb	1,005 Ba
50	1,730 Ab	1,708 Ab	3,775 Aa

**Cuadro XII.** Longitud radical específica ( $\text{m.g}^{-1}$  MS) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de P (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p = 0,0124$ ). EEM = 17,4.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $\text{m.g}^{-1}$ MS .....		
7	110,2 Ba	120,9 Ba	119,9 BCa
10	156,0 ABa	165,1 ABa	141,0 Ba
15	174,8 Aa	162,5 ABa	194,3 Aa
28	174,4 Aa	178,2 Aa	107,1 BCb
50	168,4 Aa	174,0 Aa	74,2 Cb

**Cuadro XIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la longitud radical ( $\text{m.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural de la biomasa radical ( $\text{g.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	5,5572	5,4770	4,3475
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	5,0121	5,0680
	LS	6,1023	5,8860
$\hat{\beta}$	1,0951	1,0742	0,9138
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	1,0054	1,0061
	LS	1,1927	1,1468
$r$	0,990	0,994	0,995
$p$	<0,001	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XIV.** Diámetro radical medio (mm) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). EEM = 0,013.

Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... mm .....		
7	0,354 Aa	0,337 Aa	0,358 ABa
10	0,329 Aa	0,329 Aa	0,348 Ba
15	0,283 Ba	0,290 Ba	0,304 Ca
28	0,260 Bb	0,271 Bb	0,387 Aa
50	0,261 Bb	0,258 Bb	0,363 ABa

**Cuadro XV.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la longitud de raíces (m.planta<sup>-1</sup>) de diámetro fino ( $D \leq 0,5$  mm), medio ( $0,5 \text{ mm} < D \leq 1$  mm) y grueso ( $D > 1$  mm), y el logaritmo natural de la biomasa radical total (g MS.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agoproiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Diámetro	Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )			
		1	10	500	
Fino	$\hat{\alpha}$		5,4993	5,4314	4,1279
	IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )	LI	4,9092	4,9515	3,7719
		LS	6,0895	5,9112	4,4839
	$\hat{\beta}$		1,0970	1,0775	0,8977
	IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )	LI	1,0003	0,9981	0,8375
		LS	1,2031	1,1632	0,9622
	$r$		0,988	0,992	0,993
	$p$		<0,0001	<0,0001	<0,0001
	Medio	$\hat{\alpha}$		3,7086	3,9066
IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )		LI	3,0957	2,9980	1,5821
		LS	4,3215	4,8151	3,2669
$\hat{\beta}$			1,2961	1,3247	1,0563
IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )		LI	1,1951	1,1776	0,9192
		LS	1,4057	1,4902	1,2138
$r$			0,991	0,980	0,973
$p$			<0,0001	<0,0001	<0,0001
Grueso		$\hat{\alpha}$		-2,660	-2,078
	IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )	LI	-4,314	-3,335	1,244
		LS	-1,005	-0,820	2,662
	$\hat{\beta}$		0,700	0,752	1,266
	IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )	LI	0,472	0,564	1,148
		LS	1,038	1,003	1,396
	$r$		0,739	0,886	0,987
	$p$		0,0017	<0,0001	<0,0001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XVI.** Longitud final de lámina (mm) de las hojas 1, 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *hojas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{hoja}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM.

Hoja	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... mm .....		
1	102,0 (4,1) ABa	89,2 (4,2) Bb	101,9 (4,1) Da
2	110,8 (4,5) Ab	108,8 (4,4) Ab	141,8 (4,4) Ca
3	97,1 (5,5) Bb	97,5 (5,7) Bb	155,7 (4,4) Ba
4	107,7 (7,9) ABb	94,0 (6,2) Bb	167,2 (5,2) Aa

**Cuadro XVII.** Tasa de elongación ( $\text{mm.}^\circ\text{Cd}^{-1}$ ;  $T_b = 0^\circ\text{C}$ ) de las hojas 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *hojas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{hoja}$  resultó significativa ( $p = 0,0057$ ). EEM = 0,06.

Hoja	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $\text{mm.}^\circ\text{Cd}^{-1}$ .....		
2	0,50 Ab	0,47 Ab	0,93 Aa
3	0,34 Bb	0,33 Bb	1,03 Aa
4	0,36 Bb	0,32 Bb	1,01 Aa

**Cuadro XVIII.** Duración de la elongación ( $^{\circ}\text{Cd}$ ;  $T_b = 0^{\circ}\text{C}$ ) de las hojas 2, 3 y 4, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *hojas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{hoja}$  resultó significativa ( $p = 0,0027$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM.

Hoja	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... $^{\circ}\text{Cd}$ .....		
2	246,6 (13,0) Ba	241,0 (13,0) Ba	156,5 (12,3) Ab
3	333,9 (13,0) Aa	302,3 (13,0) Aa	162,3 (13,0) Ab
4	297,5 (18,3) Aa	302,2 (14,3) Aa	172,0 (13,0) Ab

**Cuadro XIX.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la regresión lineal simple del número de hojas aparecidas en el macollo principal *versus* el tiempo térmico transcurrido ( $^{\circ}\text{Cd}$ ;  $T_b = 0$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). El coeficiente  $\beta$  corresponde a la tasa de aparición de hojas (TAH;  $\text{hojas.}^{\circ}\text{Cd}^{-1}$ ).

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	1,0211	0,9618	-0,2139
EE	0,0677	0,0516	0,0678
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	0,8859	0,8589
	LS	1,1564	1,0647
$\hat{\beta}$	0,0041	0,0046	0,0088
EE	0,0001	0,0001	0,0001
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	0,0038	0,0044
	LS	0,0043	0,0048
$R^2$	0,941	0,970	0,981

LI: límite inferior; LS: límite superior; EE: error estándar;  
 $R^2$ : coeficiente de determinación.

**Cuadro XX.** Filocrono ( $^{\circ}\text{Cd}$ ;  $T_b = 0^{\circ}\text{C}$ ) de las hojas 3, 4 y 5, de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *hojas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{hoja}$  resultó significativa ( $p < 0,001$ ). El valor entre paréntesis corresponde al EEM.

Hoja	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
..... $^{\circ}\text{Cd}$ .....			
3	226,2 (14,6) Ba	197,5 (14,6) Ca	121,9 (14,6) Ab
4	253,3 (15,1) Aa	233,1 (15,4) Ba	120,9 (14,6) Ab
5	262,6 (17,0) Aa	253,1 (15,8) Aa	105,0 (14,6) Bb

**Cuadro XXI.** Longitud foliar total (verde + senescente) acumulada por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha}$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ). EEM = 22,8.

Tiempo térmico ( $^{\circ}\text{Cd}$ )	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
..... $\text{mm.macollo}^{-1}$ .....			
216	89,3 K a	88,6 J a	93,3 L a
307	144,0 J a	141,2 I a	169,1 K a
372	183,5 IJ b	174,1 I b	267,8 J a
456	222,9 HI b	225,6 H b	365,5 I a
513	254,4 GH b	248,5 GH b	459,4 H a
610	296,0 FG b	286,1 FG b	611,4 G a
680	322,4 EF b	314,8 EF b	726,7 F a
780	359,9 DE b	347,5 DE b	867,5 E a
829	378,1 CD b	367,9 CD b	941,1 D a
904	409,5 BC b	399,2 BC b	1070,8 C a
955	430,9 AB b	417,3 AB b	1144,1 B a
1041	468,7 A b	451,4 A b	1264,4 A a
1065	477,1 A b	461,7 A b	1292,8 A a

**Cuadro XXII.** Longitud de lámina senescente acumulada por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha}$  resultó significativa ( $p = 0,0003$ ). EEM = 11,2.

Tiempo término (°Cd)	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... mm.macollo <sup>-1</sup> .....		
216	0,0 F a	0,0 G a	0,0 F a
307	0,0 F a	0,0 G a	0,0 F a
372	0,1 F a	2,2 G a	0,1 F a
456	5,2 F a	13,1 FG a	0,3 F a
513	24,6 EF ab	32,2 EF a	0,6 F b
610	38,7 DE a	52,1 DE a	4,3 F b
680	53,4 D a	65,4 D a	10,1 EF b
780	90,3 C a	106,8 C a	32,8 DE b
829	102,9 BC a	111,1 BC a	46,9 CD b
904	111,1 ABC a	121,3 BC a	64,6 BC b
955	118,4 AB a	126,0 ABC a	73,2 B b
1041	129,1 A ab	135,7 AB a	103,6 A b
1065	132,6 A ab	147,6 A a	115,4 A b

**Cuadro XXIII.** Longitud de lámina foliar verde por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha}$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ). EEM = 22,8.

Tiempo térmico (°Cd)	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
	..... mm.macollo <sup>-1</sup> .....		
216	89,3 H a	88,6 G a	93,3 L a
307	144,0 GH a	141,2 FG a	169,1 K a
372	183,4 FG b	171,9 EF b	267,7 J a
456	217,7 EF b	212,4 DE b	365,2 I a
513	229,8 DEF b	216,3 DE b	458,8 H a
610	257,3 CDE b	234,1 CD b	607,2 G a
680	268,9 BCDE b	249,4 BCD b	716,6 F a
780	269,7 BCDE b	240,7 BCD b	834,7 E a
829	275,2 BCD b	256,8 BCD b	894,2 D a
904	298,4 ABC b	277,9 ABC b	1006,2 C a
955	312,5 AB b	291,3 AB b	1070,9 B a
1041	339,6 A b	315,8 A b	1160,9 A a
1065	344,5 A b	314,1 A b	1177,3 A a

**Cuadro XXIV.** Tasas promedio de elongación o senescencia foliar por macollo ( $\text{mm.macollo}^{-1}.\text{°Cd}^{-1}$ ;  $T_b = 0\text{°C}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ). *TEF bruta*: Tasa de elongación foliar bruta; *TS*: tasa de senescencia foliar; *TEF neta*: tasa de elongación foliar neta. Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ).

Tasas promedio	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )			EEM
	1	10	500	
	..... $\text{mm.macollo}^{-1}.\text{°Cd}^{-1}$ .....			
TEF bruta	0,46 b	0,44 b	1,41 a	0,06
TS	0,16 a	0,17 a	0,14 a	0,02
TEF neta	0,30 b	0,27 b	1,28 a	0,06

**Cuadro XXV.** Concentración de fósforo en planta entera, en parte aérea y en raíces ( $\text{mg P.g MS}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa en los tres casos; valores de probabilidad correspondientes a planta entera:  $p < 0,0001$ , parte aérea:  $p < 0,0001$  y raíces:  $p = 0,0134$ .

Fracción	Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
		1	10	500
..... mg P.g MS <sup>-1</sup> .....				
Planta entera	7	4,951 Ab	5,115 Ab	6,464 ABa
	10	4,413 Ab	3,065 Bc	6,920 Aa
	15	1,868 Bb	1,762 Cb	5,665 Ba
	28	0,958 Cb	1,210 Cb	6,353 ABa
	50	0,906 Cb	0,973 Cb	3,845 Ca
	EEM	0,317		
Parte aérea	7	5,856 Ab	5,962 Ab	7,079 Aa
	10	4,975 Ab	3,368 Bc	7,433 Aa
	15	1,903 Bb	1,933 Cb	6,019 Ba
	28	1,111 Bb	1,396 Cb	6,902 ABa
	50	1,029 Bb	1,067 Cb	4,392 Ca
	EEM	0,367		
Raíces	7	1,821 Ab	2,245 Ab	3,736 Ba
	10	1,855 Ab	1,890 ABb	4,598 Aa
	15	1,784 Ab	1,305 BCb	4,197 ABa
	28	0,719 Bb	1,050 Cb	3,548 Ba
	50	0,750 Bb	0,942 Cab	1,733 Ca
	EEM	0,317		

**Cuadro XXVI.** Logaritmo natural del fósforo acumulado en planta entera, en parte aérea y en raíces ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y  $500 \mu\text{M P.L}^{-1}$ ), en cinco fechas de muestreo (7, 10, 15, 28, y 50 días desde trasplante). Medias con letras iguales no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ); la comparación entre *fechas* se indica con letras mayúsculas y, entre *niveles de P*, con letras minúsculas. La interacción  $P \times \text{fecha de muestreo}$  resultó significativa ( $p < 0,0001$ ) en los tres casos.

Fracción	Días	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )					
		1		10		500	
..... Log <sub>e</sub> (mg P.planta <sup>-1</sup> ) .....							
Planta entera	7	-4,315	Da	-4,288	Da	-4,002	Da
	10	-3,864	Cab	-4,076	CDb	-3,723	Da
	15	-3,824	Cb	-3,899	Cb	-2,697	Ca
	28	-3,527	Bb	-3,450	Bb	0,026	Ba
	50	-2,526	Ab	-2,483	Ab	2,486	Aa
	EEM	0,118					
Parte aérea	7	-4,400	Da	-4,393	Da	-4,115	Ea
	10	-3,945	BCab	-4,215	CDb	-3,847	Da
	15	-4,158	CDb	-4,143	Cb	-2,853	Ca
	28	-3,809	Bb	-3,766	Bb	-0,069	Ba
	50	-2,863	Ab	-2,933	Ab	2,390	Aa
	EEM	0,111					
Raíces	7	-6,841	Ca	-6,603	Ca	-6,281	Da
	10	-6,532	Ca	-6,136	Ca	-5,887	Da
	15	-5,087	Bab	-5,728	BCb	-4,635	Ca
	28	-5,327	Bb	-4,756	Bb	-2,383	Ba
	50	-4,034	Ab	-3,501	Ab	-0,021	Aa
	EEM	0,358					

**Cuadro XXVII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado en raíces ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural del fósforo acumulado en parte aérea ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	2,9620	2,4513	-2,2304
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	-0,7939	-0,0001
	LS	6,7178	4,9028
$\hat{\beta}$	2,2305	2,0155	0,9480
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	1,4622	1,4842
	LS	3,4025	2,7370
$r$	0,688	0,855	0,990
$p$	0,005	<0,001	<0,001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XXVIII.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado en láminas foliares ( $\text{mg P.planta}^{-1}$ ) y el logaritmo natural del área foliar ( $\text{mm}^2.\text{planta}^{-1}$ ), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	-7,8332	-8,0767	-8,8160
$\text{IC}_{95\%}(\alpha)$	LI	-9,1245	-8,8763
	LS	-6,5419	-7,2771
$\hat{\beta}$	0,6272	0,6854	1,0473
$\text{IC}_{95\%}(\beta)$	LI	0,4300	0,5495
	LS	0,9147	0,8547
$r$	0,764	0,928	0,999
$p$	0,0009	<0,0001	<0,0001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XXIX.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural de la biomasa total (g MS.planta<sup>-1</sup>) y el logaritmo natural del fósforo acumulado total (mg P.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	16,6851	15,2778	5,7562
IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )	LI	11,1930	12,0095
	LS	22,1771	18,5460
$\hat{\beta}$	1,9956	1,8590	1,0698
IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )	LI	1,5414	1,5753
	LS	2,5836	2,1939
$r$	0,900	0,961	0,999
$p$	<0,0001	<0,0001	<0,0001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XXX.** Estimación puntual y por intervalo de confianza (IC) de los coeficientes de la relación alométrica ( $y = \alpha + \beta x$ ) entre el logaritmo natural del fósforo acumulado total (mg P.planta<sup>-1</sup>) y el logaritmo natural de la longitud radical (m.planta<sup>-1</sup>), de plantas de agropiro alargado cultivadas bajo tres niveles de disponibilidad de fósforo (1, 10 y 500  $\mu\text{M P.L}^{-1}$ ). Los coeficientes se obtuvieron por regresión de eje mayor estandarizado. Coeficiente de correlación ( $r$ ) y probabilidad ( $p$ ) de que la hipótesis  $H_0: \rho = 0$  sea verdadera.

Coeficientes	Nivel de fósforo ( $\mu\text{M P.L}^{-1}$ )		
	1	10	500
$\hat{\alpha}$	-3,3784	-3,3924	-1,3144
IC <sub>95%</sub> ( $\alpha$ )	LI	-3,5864	-3,5382
	LS	-3,1703	-3,2466
$\hat{\beta}$	0,3880	0,4275	1,0173
IC <sub>95%</sub> ( $\beta$ )	LI	0,2894	0,3485
	LS	0,5203	0,5244
$r$	0,868	0,939	0,989
$p$	<0,0001	<0,0001	<0,0001

LI: límite inferior; LS: límite superior.

**Cuadro XXXI.** Composición química de la solución nutritiva Hoagland (Hoagland & Arnon, 1950) modificada, diluida al 50% de la concentración original, correspondiente a cada uno de los tres tratamientos de disponibilidad de P (P1, P10 y P500).

	Tratamientos		
	P1	P10	P500
	..... $\mu\text{M.L}^{-1}$ .....		
<i><u>Macronutrientes</u></i>			
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> .4H <sub>2</sub> O	2500	2500	2500
KNO <sub>3</sub>	2500	2500	2500
MgSO <sub>4</sub> .7H <sub>2</sub> O	1000	1000	1000
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	1	10	500
Fe (*)	99,45	99,45	99,45
KCl	499	490	
<i><u>Micronutrientes</u></i>			
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	115,634	115,634	115,634
MnCl <sub>2</sub> .4H <sub>2</sub> O	22,738	22,738	22,738
Cl <sub>2</sub> Zn	2,018	2,018	2,018
Cl <sub>2</sub> Cu	0,930	0,930	0,930
MoO <sub>4</sub> Na <sub>2</sub>	0,304	0,304	0,304

(\*) Suministrado como FeNa-EDTA, PM: 367,05