



ICIDCA. Sobre los Derivados de la Caña de

Azúcar

ISSN: 0138-6204

revista@icidca.edu.cu

Instituto Cubano de Investigaciones de los
Derivados de la Caña de Azúcar
Cuba

Fernández, María Teresa

Fósforo: amigo o enemigo

ICIDCA. Sobre los Derivados de la Caña de Azúcar, vol. XLI, núm. 2, 2007, pp. 51-57

Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar

Ciudad de La Habana, Cuba

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=223114970009>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org



Fósforo: amigo o enemigo

María Teresa Fernández

Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar (ICIDCA)
e.mail: maritere.fernandez@icidca.edu.cu

RESUMEN

El fósforo es un elemento esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas. La mayoría de los suelos están deficientes en formas de fósforo asimilables, por lo que se requiere la aplicación de fertilizantes fosforados para alcanzar altos niveles de productividad. Sin embargo, la mayor parte del fósforo aplicado es rápidamente fijado en el suelo en fracciones que están pobemente disponibles por las raíces de las plantas. La interacción del fósforo con diferentes nutrientes del suelo es de gran importancia en la absorción, traslocación y utilización de este elemento por el vegetal. Una nutrición inadecuada de fósforo puede provocar severos trastornos fisiológicos en las plantas, las cuales se consideran más eficientes cuando en el aprovechamiento de este nutriente aun bajo determinadas condiciones nutricionales, normales o adversas, consiguen utilizarlo para su crecimiento y desarrollo.

Palabras clave: disponibilidad de fósforo, deficiencia de fósforo, interacción suelo-planta

ABSTRACT

Phosphorus is an essential element for the growth and development of plants. Most of the soils are deficient in assimilable forms of phosphorus. That is why the application of phosphorus fertilizers is required to reach high levels of productivity. Therefore, most of the applied phosphorus is rapidly fixed in the soil in fractions that are poorly available for plant roots. The interaction between phosphorus and different soil nutrients has an important role in the absorption, translocation and use of this element by vegetables. An inadequate phosphorus intake can provoke severe physiological disorders in plants. In fact, they are considered to be more efficient even under certain nutritional, normal or adverse conditions, when this nutrient is managed to a better use for the growth and development.

Key words: availability of phosphorus, deficiency of phosphorus, interaction soil-plant

INTRODUCCIÓN

El fósforo es uno de los diecinueve elementos considerados como esenciales para la vida de las plantas. Constituye un componente primario de los sistemas responsables de la capacitación, almacenamiento y transferencia de energía, y es componente básico en las estructuras de macromoléculas de interés crucial, tales como ácidos nucleicos y fosfolípidos, por lo que se puede decir que su papel está generalizado en todos los procesos fisiológicos.

En el sistema suelo-planta, el 90 % del fósforo está en el suelo y menos del 10 % se encuentra repartido fuera del suelo. Sin embargo, sólo una pequeña parte de ese 90 % es utilizable por los vegetales. A excepción del carbono y el oxígeno que están presentes en la atmósfera de forma utilizable para las plantas, el resto de los nutrientes son tomados del suelo. El hidrógeno puede ser tomado del agua. El calcio y el magnesio sólo se producen en suelos ácidos y arenosos. El azufre es aportado al suelo continuamente por lluvias, especialmente en zonas industriales, además de ser liberado de la materia orgánica por mineralización. El potasio es reciclado rápidamente de los residuos orgánicos, y los fertilizantes de este nutriente son por lo general asimilables en su totalidad por las plantas. El nitrógeno es un elemento comúnmente deficiente, sin embargo, las leguminosas lo pueden fijar del aire en cantidades que sobrepasan sus necesidades, por lo que pueden abastecer a cultivos que se alternen con ella. A diferencia de todos estos elementos, el fósforo disponible en el suelo es insuficiente para los vegetales, y esta deficiencia sólo se puede paliar con la aplicación de fertilizantes fosforados (1), ya que el fósforo no es reciclado por las lluvias ni es liberado rápidamente de los residuos orgánicos. Si a ésto unimos que la fuente de estos fertilizantes es de origen animal, y que una vez adicionados al suelo pasan muy rápidamente a compuestos menos solubles, los cuales con el tiempo disminuyen cada vez más su disponibilidad para las plantas, es fácil comprender que este nutriente reviste una problemática especial en los suelos (2).

Por otro lado, en áreas de intensiva acumulación de animales monogástricos, el exceso de fósforo en forma de estiércol puede contribuir a la contaminación del

medio ambiente. Niveles excesivos de fósforo que se filtran en los ríos y océanos causan un crecimiento excesivo de algas, las cuales roban el oxígeno del agua mientras se descomponen. La disminución del oxígeno causa daños a los ecosistemas marinos y provoca muerte de cantidades grandes de peces y otros organismos (3). Por todas estas razones, en este trabajo se hace énfasis en lo importante que resulta para las plantas utilizar el fósforo del suelo, aun cuando su concentración afecte la adquisición de otros nutrientes.

INTERACCIONES SUELO-PLANTA EN LA NUTRICIÓN FOSFORADA DE LOS VEGETALES

La cantidad de fósforo en la solución del suelo suele estar en torno a 0.05 ppm, concentración muy baja en comparación con el adsorbido por las superficies activas del suelo: de 10^2 a 10^3 veces menos. Por lo tanto, cuando las plantas se desarrollan en el suelo, sólo una pequeña cantidad de fósforo entrará en contacto con la superficie radicular, que será absorbido rápidamente, y se requiere su reemplazamiento para permitir el normal desarrollo de las plantas, por flujo de masas o difusión. El flujo de masas vendrá condicionado por la toma de agua por parte de la raíz, y el aporte de fósforo estará determinado por su concentración en la solución del suelo. De esto se desprende que la difusión es el mecanismo fundamental en el transporte de fósforo en suelos (4).

Un factor a tener en cuenta en la disponibilidad del fósforo para las plantas es que las raíces son capaces de modificar la concentración de iones en su entorno más próximo (1), debido a:

- Incidencia en el flujo de masas y difusión de iones como resultado de la absorción de agua e iones.
- Segregación de exudados radiculares, sustancias orgánicas, que contienen una proporción elevada de ácidos quelantes, que pueden intercambiarse con el fósforo superficial, pasando éste a la disolución, de donde puede ser adsorbido por el vegetal.
- Exudados de iones H^+ , OH^- , HCO_3^- para mantener el balance de aniones y cationes adsorbidos y que da lugar a cambios de pH.
- Actividad microbiana en la rizosfera de las plantas.

Interacciones del fósforo con otros elementos del suelo

En la disponibilidad y efectividad del fósforo en la nutrición vegetal inciden en gran medida las interacciones de este nutriente con otros elementos del suelo. Estas pueden tener lugar en el propio suelo o durante los procesos de toma, traslocación y utilización de los nutrientes por el vegetal.

Interacciones fósforo-nitrógeno

La interacción más común en el suelo entre estos dos elementos es la coprecipitación de fosfato y amonio, dando lugar a gran número de compuestos de fósforo y amonio entre los que se incluyen el aluminio, el calcio, el hierro y el magnesio, por lo que resulta difícil evaluar su incidencia.

En el suelo, también se produce otro tipo de interacción entre estos nutrientes, como es el aumento de la solubilidad de los compuestos de fósforo en suelos alcalinos como consecuencia de los procesos de nitrificación; en este sentido, tienen mayor efecto las sales de amonio que las de nitrato, pero inferior al ácido nítrico (5). Por otro lado, parece que el nitrógeno juega un papel crítico en la asimilación del fósforo, induciendo un incremento en la absorción de éste por parte de la planta (6).

La forma en que la planta toma el nitrógeno (nitrato o amonio) también tiene una considerable repercusión en la toma de fósforo. Esto indica que si el nitrógeno se absorbe predominantemente como amonio, al absorberse más cationes que aniones las raíces segregan protones, con la consiguiente disminución del pH. Por el contrario, si es el nitrato el que es absorbido de forma preferencial, el balance entre aniones y cationes se desplaza hacia una mayor cantidad de aniones que de cationes, por lo que se segregan OH^- y HCO_3^- , lo que incrementa el pH de la superficie radicular (7).

Interacciones fósforo-calcio

Esta interacción se debe fundamentalmente a la formación de fosfatos de calcio de muy distintas solubilidades a la retención de fósforo en las superficies de carbonato cálcico. A nivel de toma de fósforo por las plantas, se ha encontrado una acción estimulante del calcio en la absorción de fósforo. Para explicar esta actuación se han dado distintas teorías. Uno de los mecanis-

mos propuestos supone que el calcio incrementa la velocidad de transporte de fósforo a causa de su efecto en los transportadores de éste; otro indica un efecto pantalla del calcio en los lugares electronegativos, dando lugar a una mayor accesibilidad a los puntos más específicos de iones fosfatos (5).

Interacciones fósforo-magnesio

La probabilidad de interacciones entre estos dos nutrientes a nivel del suelo es muy pequeña. Sin embargo, al magnesio se le ha atribuido la función de transportador de fósforo en la planta al constituir un activador del sistema enzimático kinasa, de vital importancia en el metabolismo de fósforo, ya que activa prácticamente todas las reacciones implicadas en la transferencia de fosfato.

Interacciones fósforo-aluminio

En suelos ácidos se produce la precipitación de fosfatos de aluminio, altamente insolubles, lo que conduce a concentraciones muy bajas de fosfatos en el suelo; por otro lado, la presencia en suelos de hidróxidos de aluminio favorece la retención de fósforo en su superficie, disminuyendo su disponibilidad. Concentraciones altas o tóxicas de aluminio en la solución del suelo conllevan a una disminución en el desarrollo radicular, lo que supone una menor capacidad de la planta para la toma de nutrientes y por lo tanto, de fósforo.

Algunos investigadores sugieren que un sistema radical superficial es ocasionado en parte, por acidez ($\text{pH} < 5.5$) y por niveles tóxicos de aluminio en el suelo, los cuales pueden estar relacionados con diferentes factores, tales como la susceptibilidad a la sequía y las deficiencias de fósforo y calcio (8). Los efectos tóxicos del aluminio se manifiestan inicialmente en las raíces de las plantas causando una inhibición en la elongación celular, y por lo tanto, en el volumen del suelo que puede ser explorado por la raíz causando una reducción de la absorción de agua y nutrientes, donde el ápice juega un papel importante en los mecanismos de percepción y respuesta al aluminio (9, 10, 11, 12). Adicionalmente, pueden existir otros factores relacionados con la toxicidad por aluminio como es el detrimiento de las propiedades físicas del suelo, tal como el aumento en la densidad aparen-

te asociada a deficiencia de oxígeno para las plantas (anoxia), que restringen el desarrollo de la raíz (13).

En las plantas, no todo el aluminio absorbido precipita o se absorbe cerca de la superficie radicular. Diferentes tolerancias de las plantas a la toxicidad del aluminio, así como distintas acumulaciones de este elemento en vegetales, sugieren que los ácidos orgánicos actúan como agentes quelantes que impiden la precipitación del aluminio a los pH fisiológicos. De esta forma, el aluminio puede moverse en la célula o interferir en el metabolismo del fósforo dentro de la planta: inhibiendo la actividad de hexoquininas, ácidos fosfatasa y ATPasa, lo que supone una reducción en la incorporación de fósforo a los hexoazúcares fosforilados (14).

Interacciones fósforo-hierro

En el suelo, el ión fosfato queda retenido en las superficies de óxidos e hidróxidos de hierro, también se produce la precipitación de los iones fosfatos y férricos, dando lugar a fosfatos de hierro, de insolubilidad muy elevada. Las interacciones entre estos dos elementos se pueden explicar como una reacción de precipitación de fosfato férrico externamente a la superficie radicular.

El fósforo puede interferir en el transporte interno de hierro, formando fosfatos de hierro. Sin embargo, este elemento se mueve en la planta como citrato de hierro, lo que puede ser una protección contra la precipitación por el fósforo. Además, el hierro se encuentra unido a fosfoproteínas como Fe^{3+} y Fe^{2+} . De esta forma, la relación fósforo/hierro puede ser una medida del equilibrio entre Fe^{3+} y Fe^{2+} en las células, síntesis hemo y de clorofila (15).

Interacciones fósforo-zinc

De todos los nutrientes que interactúan con el zinc, el fósforo es, sin dudas, el más importante tanto por la incidencia económica como por la aparente complejidad de sus efectos. Para la deficiencia de zinc en los vegetales, provocada por la aplicación de fertilizantes fosforados, se han dado varias explicaciones: a) el incremento en el crecimiento vegetal debido a un aporte adecuado de fósforo, puede disminuir la concentración de zinc en la parte aérea de la planta hasta niveles de deficiencia, b) la aplicación

de fosfato reduce los contenidos y la concentración de zinc en la planta, debido a que el fosfato adsorbido a las superficies de óxidos e hidróxidos de hierro y aluminio del suelo forma complejos de zinc en estas superficies, disminuyendo la disponibilidad de este nutriente, c) la disminución en el desarrollo de micorrizas V.A (vesículas-arbusculares) también puede disminuir la toma de zinc por las raíces (16).

Estudios realizados por diferentes autores muestran que el zinc puede jugar un papel importante en el mantenimiento de la integridad y selectividad de las membranas celulares y que una deficiencia de este elemento puede dar lugar a una pérdida en el control de la toma de fósforo por las plantas. Por otro lado, algunos trabajos sugieren que el nivel de suministro de fósforo a niveles tóxicos podría modular la concentración de zinc en el citoplasma de las células de la raíz.

FRACCIONES Y FUNCIONES METABÓLICAS DEL FÓSFORO EN LA PLANTA

A diferencia del nitrato y sulfato, el fósforo no se reduce en las plantas, sino que permanece en estado de oxidación mayor. Se presenta en formas inorgánicas, como ortofosfatos y polisfosfatos o unido a formas orgánicas. La forma orgánica de mayor interés para la planta es el ácido fítico y las sales del ácido fítico (fitatos), que se sintetizan a partir de alcohol cíclico mioinositol por esterificación de los grupos hidroxilos con fosfatos, imprescindibles en la germinación de semillas (2).

El fósforo interviene en muchas de las reacciones que utilizan energía dentro de la célula ya que forma parte integral de las moléculas que acumulan energía como el adenosin trifosfato (ATP). Estas moléculas se forman como resultado de la fotosíntesis y son utilizadas en la respiración de la planta. Por consiguiente, es de vital importancia para la generación de células nuevas; por ejemplo, la producción de raíces al inicio de los ciclos vegetativos. Compuestos análogos al ATP, como la uracilo trifosfato (UTP), guanina trifosfato (GTP) y citosina trifosfato (CTP), se requieren en las síntesis de azúcares, fosfolípidos y ácidos ribonucleicos (RNA). Los fosfatos orgánicos, no sólo son

importantes para las plantas, sino para otros organismos vivos. El DNA es el portador de la información genética y las distintas formas de ARN actúan en la síntesis de proteínas. El fósforo es el responsable, además, de la naturaleza fuertemente ácida de los ácidos nucleicos, así como de la excepcionalmente alta concentración de cationes en las estructuras de estos ácidos.

Es de destacar el papel auxiliar que el fósforo inorgánico desempeña en la planta, al formar parte de los compuestos orgánicos en los distintos ciclos metabólicos y de muchas reacciones enzimáticas claves, es tanto un sustrato como un producto final. Además, ejerce una función control en los procesos de fotosíntesis y metabolismo de carbohidratos, así como interviene en la maduración de los frutos. La concentración de fósforo inorgánico en las plantas se halla condicionada por la reserva del suelo. En ocasiones se almacena fósforo inorgánico por parte de la planta en casos de estrés. Para este fin se prefiere este fósforo porque su variación según el suministro es mayor que el fósforo orgánico (1).

ABSORCIÓN Y TRASLOCACIÓN DE FÓSFORO EN LA PLANTA

Las raíces de las plantas son capaces de adsorber pequeñas porciones de fósforo del suelo. Su absorción por las plantas constituye un proceso activo. Esto es evidente si comparamos la composición en nutrientes de un tejido de la planta, por ejemplo, en la savia del xilema y en la solución del suelo que baña las raíces. Si no se produce acumulación de nutrientes, la savia del xilema tendrá la misma concentración y composición que el agua del suelo, mientras el tejido podrá tener todos los elementos en la misma proporción pero a concentraciones muy altas, ya que las pérdidas de agua por transpiración provocan aumento en la concentración. La mayoría de los nutrientes presentan este comportamiento, a diferencia del fósforo, que en la savia del xilema presenta una concentración mayor que la esperada, evidenciando una activa absorción de fosfatos. La relación entre el metabolismo de la planta y la absorción del fósforo ha sido estudiada por varios autores,

que han encontrado la incidencia que sobre esta relación tienen la temperatura, los inhibidores metabólicos y la inhibición competitiva por parte de otros nutrientes.

Las raíces absorben el fósforo principalmente en forma de ión ortofosfato primario ($H_2PO_4^-$), o como ortofosfato secundario (HPO_4^{2-}). En el caso de estos aniones, el pH influye enormemente en la proporción con la que son absorbidos por la planta. Así, cuando se tienen valores de pH básicos o alcalinos en el suelo, se puede reducir la disponibilidad del ($H_2PO_4^-$) porque puede haber precipitación de sales de fósforo al reaccionar con cationes como el calcio (Ca^{++}) o magnesio (Mg^{++}) y formarse fosfatos poco solubles con estos elementos. Por el contrario, cuando existen valores de pH ácidos en el suelo, se podrán formar otros compuestos fijando (HPO_4^{2-}) con cationes como el hierro (Fe^{++}), aluminio (Al^{+++}) y manganeso (Mn^{++}), los cuales aumentan su solubilidad a medida que disminuye el pH (pH más ácido). La toma acumulativa de estos elementos por las células corticales de la raíz debe ser seguida de la transferencia a través de la raíz al xilema. El fósforo transportado por el xilema es en su mayoría fósforo inorgánico, el cual es distribuido a todas las partes de la planta.

De manera general las raíces absorben cantidades muy pequeñas de fósforo. Cuanto más colonizado por el sistema radicular esté un suelo, menor será el nivel de fósforo necesario, siendo también muy importantes las asociaciones simbióticas que tienen lugar entre raíces y micorrizas (17), especialmente para árboles y especies perennes. Idealmente, las plantas más eficientes en el aprovechamiento de nutrientes son aquéllas que, bajo determinadas condiciones nutricionales, normales o adversas, consiguen absorber, translocar, acumular y utilizar mejor el nutriente para la producción de grano y/o materia seca o verde (18, 19).

DEFICIENCIAS DE FÓSFORO

Todas las plantas necesitan nutrientes para sobrevivir y crecer. Las deficiencias de fósforo se pueden producir en suelos bien provistos de este nutriente, por reducción de su disponibilidad en suelos ácidos o

básicos, en calizos, debido a la fijación del carbonato de calcio, a bajas temperaturas del suelo o en condiciones de baja humedad, también se puede producir deficiencia en suelos turbosos o húmicos, debido a bajos contenidos en fósforo, así como a baja solubilidad (20).

Una nutrición inadecuada de fósforo puede afectar a distintos procesos, incluyendo la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos. La carencia de este elemento produce grandes trastornos fisiológicos:

1. No se sintetizan proteínas, por lo tanto se inhibe la síntesis de RNA.
2. Se produce acumulación en las plantas de compuestos que contienen nitrógeno, como arginina, glutamina, prolina, lisina, asparagina e iones amonio.
3. No se establece el equilibrio adecuado entre azúcares y almidón.

Síntomas visuales de la deficiencia de fósforo

Es importante saber que una planta puede tener deficiencia de fósforo o de cualquier otro nutriente y no mostrar síntomas visuales (hambre oculta), por lo que es necesario hacer siempre un análisis foliar para diagnosticar mejor los niveles de fósforo en el tejido o planta de interés. Algunas veces condiciones de manejo del cultivo o de clima pueden complicar la apariencia de la planta y causar dificultad en el diagnóstico. Por ejemplo, efecto de herbicidas, daño por insectos, bajas temperaturas, condiciones del suelo como excesos de humedad y compactación pueden causar deficiencias temporales de este nutriente.

Coloración morada en los márgenes de las hojas

El fósforo interviene en la formación de azúcares de cinco carbonos (ciclo de las pentosas), así cuando hay falta de este elemento los carbonos utilizados en este ciclo no pueden formar azúcares. Estos carbonos son desviados a la formación de antocianinas (que son pigmentos de color morado), y es por eso que uno de los síntomas visuales de la falta de fósforo en las plantas sea la aparición de bandas amoratadas en los bordes de las hojas maduras. Otro síntoma que aparece en las hojas es una coloración verde oscuro apagado que adquieren luego un color rojizo o púrpura característicos. La

deficiencia de fósforo suele comenzar en las hojas inferiores, al igual que la de nitrógeno, que son más viejas (21).

Crecimiento lento y retraso de la maduración

La falta de fósforo repercute en el alargamiento del tallo de las plantas, produciendo plantas enanas, lo que provoca un retraso de la maduración, bajo rendimiento, mala calidad y elevada humedad del grano. En trigo y otros cultivos de grano pequeño, la deficiencia de fósforo tiende a hacer más susceptible las raíces a las enfermedades; produciendo menor masa radicular para explorar el suelo por agua y nutrientes. Las plantas deficientes pueden mantener un color verde saludable pero crecerán lentamente y retardarán su madurez. Cuando la deficiencia es severa, algunas variedades muestran coloraciones púrpuras o rojas (21).

Enrollamiento de las hojas

El retraso del crecimiento y un color verde oscuro pueden ser síntomas de deficiencia de fósforo. Si la deficiencia es severa en algunos cultivos como la papa, las hojas tienden a enrollarse para arriba. Los síntomas son más comunes a bajas temperaturas. En algodón, las plantas deficientes en fósforo se quedan pequeñas, con hojas de un verde más oscuro que el normal, se retarda la floración y existe una pobre retención de motas. También hay una senescencia prematura de las hojas en las últimas etapas de desarrollo. Las deficiencias no ocurren usualmente en las primeras etapas de desarrollo. Sin embargo, la deficiencia a mitad de temporada puede ser ocasionada por el gran número de flores producidas en variedades precoces de alto rendimiento (21).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Richardson, A. E. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Aust. J. Plant Physiol.* (28): p. 897-906, 2001.
2. Sanyal, S. K. y De Datta, S. K. Chemistry of phosphorus transformations in soil. *Advances in Soil Science.* (16): p. 1-120, 1991.
3. Hernández, G. Fitasas en la alimentación de aves y cerdos: ya es hora de cambiar.

CENIAP HOY No. 1. Maracay, Aragua, Venezuela, 2003.

4. Olsen, S.R. y otros. Phosphate diffusion to plant roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* (26): p. 222-227, 1962.
5. Adams, F. Interactions of phosphorus with other elements in soils and in plants. In *The role of phosphorus in agriculture*. F.E. Khasawuch (ed). American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Soil. Science Society of America, Inc., 1980. p. 655-680.
6. Sumner, M. E. y Farina, M. P. W. Phosphorus interactions with other nutrients and lime in field cropping systems. *Advances in Soil Science*, Vol 5. Springer-Verlag New York, Inc., 1986. p. 201-236.
7. Barber, S. A. *Soil nutrient bioavailability, A mechanistic approach*. John Wiley and Sons, Inc., 1984. p. 201-228.
8. Foy, C. D. Role of the soil science in genetic improvement of plants for problem soils. In: J.W. Maranville, V.C. Baligar, R.R. Duncan, and J.M. Yohe (eds), *INTSORMIL* Pub. No. 94-2, University of Nebraska Press, Lincoln, NE, 1994. p. 185-205.
9. Delhaize, E. y Ryan, P. R. Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* (10): p. 315-321, 1995.
10. Kochian, L. V. Cellular mechanism of aluminum toxicity and resistance in plants. *Plant Physiol.* (46): p. 237-260, 1995.
11. Taylor, G. J. Overcoming barriers to understanding the cellular basis of aluminum resistance. *Plant soil.* (171): p. 89-103, 1995.
12. Rengel, Z. Uptake of aluminum by plant cells. *New Phytol.* (134): p. 389-406, 1996.
13. Mac Cray, J. M. y Summer, M. E. Assessing and modifying Ca and Al levels in acid subsoil *Adv. Soil Sci.* (14): p. 45-75, 1990.
14. Gallardo, F. y otros. Tolerancia a aluminio y eficiencia en la absorción de fósforo de trigo. *R. C. Nutr. Veg.* (4): p. 41-53, 2004.
15. Dekock, P. C. y otros. A relation between the ratios of phosphorus to iron and potassium to calcium in mustard leaves. *Plant Soil.* (12): p. 128-142, 1960.
16. Loneragan, J. F. y Webb, M. J. Interactions between zinc and other nutrients affecting the growth of plants. In: *Zinc in soils and plants*. A. D. Robson (editor). Kluwer Academic Publishers, 1993. p. 119-134.
17. Smith, S. E. y Read, D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. (Academic Press: San Diego), 1997.
18. Barriga, P. y Marambio, M. E. Acción genética y componentes de la variación genética del contenido y eficiencia de la utilización del fósforo en trigo. *Agro Sur.* (23): p. 30-38, 1995.
19. Clarke, J. M. y otros. Nitrogen and phosphorus uptake, translocation, and utilization efficiency of wheat in relation to environment and cultivar yield and protein levels. *Can. J. Plant Sci.* (70): p. 965-977, 1990.
20. Juárez, M. y Sánchez, J. *Fósforo en agricultura*. Universidad de Alicante. Secretariado de publicaciones, 1996.
21. Wisuma, M. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency?. Small causes with big effects. *Plants Physiol.* (133): p. 1947-1958, 2003.

