

El nivel de suministro de fósforo afecta la absorción de zinc en plantas de trigo

G. E. SANTA-MARÍA¹, VILMA T. MANFREDA² & D. H. COGLIATTI²

¹ Centro de Ecofisiología Vegetal. Serrano 669. Capital Federal (1414). Argentina.

² Facultad de Agronomía de Azul. Universidad del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Int. Giraut s/n. Azul (7300) Provincia de Buenos Aires. Argentina. E-Mail: Vmanfred@faa.unicen.edu.ar

SANTA-MARÍA, G. E. , VILMA T. MANFREDA & D. H. COGLIATTI. El nivel de suministro de fósforo afecta la absorción de zinc en plantas de trigo. Rev. Fac. Agron., La Plata 103 (1): 93-102.

La contribución de los flujos unidireccionales de zinc (Zn) a la absorción neta de este catión divalente fue estudiada en plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) cultivadas en hidroponía con dos niveles de fósforo (0,05 y 5 mol P. m⁻³). Los resultados obtenidos muestran que, en niveles de P y Zn no limitantes del crecimiento, tanto la absorción como el transporte neto de Zn al vástago se incrementaron al aumentar la concentración externa de P. La mayor absorción neta de Zn en el suministro más alto de P fue atribuido al aumento del influjo, junto con un descenso del cociente eflujo:influjo. Estos resultados muestran que el nivel de suministro de P es capaz de modular ambos flujos unidireccionales de Zn. Por otro lado, el seguimiento del influjo de Zn, tras cambiar la concentración externa de P desde 5 a 0,05 mol m⁻³ de P, y viceversa, puso en evidencia un patrón consistente con la idea de que el flujo de entrada de Zn es modulado por el fósforo presente en las raíces. Se discute la posibilidad de que la fracción de P acumulada en el citoplasma radical sea la responsable de esta forma de regulación, en condiciones de suministro óptimo de ambos nutrientes.

Palabras clave: fósforo, zinc, absorción, influjo, *Triticum*.

SANTA-MARÍA, G. E. , VILMA T. MANFREDA & D. H. COGLIATTI. Phosphorus supply affects zinc uptake in wheat plant. Rev. Fac. Agron., La Plata 103 (1): 93-102.

The effect of phosphorus (P) supply on net uptake and unidirectional zinc (Zn) fluxes was studied in 21 day old wheat plants (*Triticum aestivum* L.) grown in nutrient solution. The supply both P and Zn were in the range in which did not limit plant growth. The higher the level of P supply the higher both net Zn uptake and net Zn translocation to the shoot. The enhanced net uptake of Zn at 5 mol m⁻³ P relative to that measured at 0.05 mol m⁻³ P, was due to a higher Zn-influx added to a lower ratio between the efflux and influx of Zn. Thus, our results showed that the level of P supply modulates the long term regulation of both unidirectional Zn-fluxes. The short term response of Zn-influx when changing the external level of P supply from 5 to 0.05 mol. m⁻³, and *vice versa*, is consistent with the idea that an endogenous effect of P is involved in such a regulation.

The possibility is discussed of P-concentration in root cytoplasm modulating Zn-influx in plants with supraoptimum P and Zn supplies.

Key words: phosphorus, zinc, uptake, influx, *Triticum*.

Recibido: Aceptado:

Dirección postal: Lic. Manfreda Vilma, Fac. de Agronomía, CC 178, Int. Giraut s/n, (7300), Azul.

INTRODUCCIÓN

A pesar de haber transcurrido setenta años desde que se estableciera la esencialidad del Zn (Sommer & Lipman, 1926) no existe aún un modelo de la regulación de su absorción y transporte al vástago totalmente aceptado. Trabajos recientes apuntan a modelos cualitativos (Santa María & Cogliatti 1988, NP, Clarkson & Lüttge 1989, Kochian 1993) que consideran algunos de los mecanismos involucrados en la adquisición de este micronutriente. En niveles de bajo suministro de este catión se ha postulado que la entrada del Zn como catión libre al espacio interno radical es mediada por canales iónicos, en tanto que el Zn ligado a compuestos orgánicos podría requerir sitios específicos de reconocimiento (Kochian, 1993). Por otro lado, en niveles de suministro óptimo o tóxico el influjo de Zn^{2+} parece ocurrir a través de un mecanismo de difusión facilitada, descansando la regulación de la absorción neta en el eflujo (Santa-María & Cogliatti, NP). Un aspecto aún no explorado de este modelo se refiere a las frecuentes interacciones del Zn con otros nutrientes; de modo particular con el calcio (Chaudhry y Loneragan 1972) y el fósforo (Loneragan & Webb 1993).

De todos los nutrientes que interactúan con el zinc el fósforo es, sin dudas, el más importante tanto por su incidencia económica como por la aparente complejidad de sus efectos. En general la investigación de los mecanismos implicados en esta interacción ha sido emprendida sin prestar la debida atención a los niveles de suministro de ambos nutrientes. En condiciones de campo la fertilización fosforada en suelos alcalinos suele producir síntomas de deficiencia de zinc (Robson & Pitman, 1983); fenómeno que involucra -al menos de modo parcial- una disminución de la micorrización y, consecuentemente, una merma de la absorción de zinc (Loneragan & Webb, 1993).

En niveles subóptimos de suministro de Zn, las plantas suelen requerir una mayor concentración interna de este micronutriente en altos que en bajos niveles de suministro de fósforo (Cackmak & Marschner, 1987). Por otro lado, se desconoce el rol del nivel de suministro de fósforo sobre la modulación de la absorción y transporte de zinc cuando el suministro de éste último alcanza niveles óptimos o tóxicos. Algunos trabajos sugieren que el nivel de suministro de fósforo en tales condiciones podría modular la concentración de zinc en el citoplasma de las células de la raíz. En esta línea de razonamiento Van Steveninck *et al.* (1987) han mostrado que en altos suministro de Zn, éste es secuestrado en compuestos ricos en fósforo, reduciendo la concentración efectiva de zinc en los compartimentos con alta actividad metabólica.

También se ha informado que en *Gaudinia fragilis* cultivada en solución nutritiva con un nivel de Zn alto, un alto suministro de fósforo redujo la absorción y transporte de Zn al vástago (Cogliatti *et al.*, 1991). Tal trabajo, sin embargo, no permite efectuar generalizaciones de largo alcance; siendo necesario contrastar sus conclusiones con otras especies. El objetivo de la presente publicación ha sido el de evaluar los efectos del nivel de suministro de fósforo sobre la regulación de la absorción y transporte al vástago de zinc en plantas de trigo cuando estas son cultivadas en niveles de suministro óptimo de Zn.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y cultivo de las plantas

La especie empleada en todos los experimentos aquí informados fue el trigo (*Triticum aestivum*) cultivar Klein Atalaya. En algunos ensayos se emplearon además, con fines comparativos, los cultivares Chaqueña INTA, Norquin Irupé, Las Rosas INTA y Trigomax 200 de la misma especie; así como el cultivar Buck

Candisur de la especie *Triticum durum*.

Las semillas de estos cultivares fueron puestas a germinar a 25°C en oscuridad sobre papel de filtro húmedo. Tras la emergencia del coleóptilo, grupos de tres plántulas fueron trasladadas a pequeñas canastas de material plástico; las cuales fueron colocadas en tanques de 40 dm³ de capacidad que contenían una solución nutritiva completa cuya composición ha sido detallada previamente (Santa-María & Cogliatti 1988). La concentración de Zn, provisto como ZnSO₄, fue de 4 mmol m⁻³, en tanto que la de P, provisto como H₂KPO₄, fue de 0,05 o 5 mol m⁻³. Dado que el uso de distintos niveles de H₂KPO₄ acarrea un desbalance en la concentración de K⁺, la cual puede afectar la absorción de Zn (Cogliatti *et al.*, 1991); ésta fue llevada a un único nivel mediante el agregado de K₂SO₄. La solución fue renovada cada tres días desde la germinación hasta el día 15 y luego en forma diaria hasta el final del experimento. El pH de la solución se ajustó diariamente a 6 ± 0,2. La temperatura de la cámara de cultivo fue 20±0.5°C, en tanto que la radiación activa para la fotosíntesis (400-700 nm), a nivel de las plantas, fue de 180 mmol m⁻² s⁻¹ durante un fotoperíodo de 16 h. La humedad relativa fue de 70 ± 10 %.

Cosecha y Análisis químico

A distintos tiempos desde la germinación el material vegetal fue cosechado. Antes de cada cosecha, las raíces fueron lavadas por 1 min en agua desmineralizada con el propósito de remover la película superficial. Tras la cosecha las plantas fueron divididas en parte aérea y raíz; secadas, durante no menos de 72 h a 70 °C, y pesadas. El material vegetal seco fue digerido con una mezcla de ácidos (nitríco:perclórico:sulfúrico, 10:4:1 V/V). Los digestos fueron llevados a un volumen apropiado para determinar en ellos la concentración de Zn y P. La concentración de P se determinó por el método del amarillo vanado-

molíbdico (Jackson, 1964) y la de Zn por espectrofotometría de absorción atómica.

Estimación de parámetros nutricionales

Las tasas específicas de absorción de Zn (SAR_{Zn}) y P (SAR_P) se calcularon a partir de los datos resultantes del análisis químico de las muestras vegetales, usando la siguiente ecuación (Williams, 1948):

$$SAR = dQ_T/dt * W_r^{-1} \quad (1)$$

donde dQ_T es la diferencia en el contenido total (parte aérea + raíz) del nutriente considerado entre dos cosechas sucesivas, dt es el intervalo de tiempo que media entre las mismas y W_r es el peso medio de la raíz en tal intervalo de tiempo. El valor de W_r fue estimado a partir de la siguiente expresión:

$$W_r = (W_r^0 / (RGR_r * t)) * (e^{RGR_r * t} - 1)$$

donde W_r⁰ es el peso seco inicial de la raíz en el período considerado y RGR_r es la tasa de crecimiento relativo de dicho órgano.

La tasa específica de transporte de Zn (STRZn) fue calculada a través de la expresión (1), pero sustituyendo el contenido total por el contenido del vástago.

Medición del influjo de Zn

La estimación del influjo de Zn al espacio interno radical fue realizada transfiriendo plantas cultivadas en los tanques de 40 dm³ a recipientes de 0,8 dm³ de capacidad, los que contenían la solución completa arriba mencionada, pero con el agregado de ⁶⁵Zn (Actividad específica 37 KBq mmol⁻¹ Zn). El período de carga de ⁶⁵Zn duró 20 min. Tras el mismo las raíces de las plantas fueron puestas en contacto, por otros 20 min, con una solución de idéntica composición química pero sin el isótopo radioactivo con el objeto de eliminar el ⁶⁵Zn retenido en el espacio aparentemente libre (EAL). Después del lavado las plantas fueron

cosechadas y procesadas siguiendo el protocolo arriba detallado. La radioactividad de los digestos fue medida en un volumen de 0,01 dm³ mediante el empleo de un contador Beckman autogamma de cristal de pozo.

RESULTADOS

Efectos sobre la absorción y transporte de Zn

Cuando las plantas de trigo fueron cultivadas desde la germinación en los dos niveles de suministro de P, se observó una mayor concentración de Zn, tanto en vástago como en raíz, en el mayor suministro de P (Tabla 1). Una respuesta similar se observó en la concentración de P en ambos órganos, aunque la diferencias fueron menos pronunciadas (Tabla 1).

Dado que el nivel de suministro de P no afectó significativamente el crecimiento de las plantas (Tabla 2), las diferencias en la concentración del metal no pueden ser atribuidas

Tabla 1. Efecto del cultivo en 0,05 y 5 mol m⁻³ P sobre las concentraciones de Zn y P en vástago y raíz de plantas de trigo de 23 días de edad. Resultados promedio de cinco repeticiones con su error standard. Para cada órgano los valores marcados con distinta letra difieren significativamente entre tratamientos (P<0,05).

Effect of P-supply on P and Zn concentrations in shoots and roots of 23 days old wheat plants. Values are average of 5 replicates with their standard error. Different letters indicate statistical differences between treatments for each organ (P<0.05).

Organo	Suministro P (mol m ⁻³)	Concentración	
		mmol g ⁻¹ Zn	(Peso Seco) P
Raíz	0,05	2,34 ± 0,18 a	302,1 ± 9,7 a
	5,00	12,56 ± 0,41 b	406,1 ± 8,9 b
Vástago	0,05	0,81 ± 0,03 a	236,7 ± 12,6 a
	5,00	3,70 ± 0,09 b	386,2 ± 11,6 b

Tabla 2. Efecto del nivel de suministro de P sobre el peso seco inicial (W₀) y la tasa de crecimiento relativo (RGR) de planta entera, y el cociente entre el peso de vástago y el de raíz. Las estimaciones corresponden al período comprendido entre los días 16 y 23 desde germinación. Resultados promedio de cinco repeticiones con su error standard. Valores con igual letra no difieren en forma significativa (P<0,05).

Effect of P-supply on the initial dry weight (W₀) and the relative growth rate (RGR) of the whole plant, and on shoot:root biomass partitioning. Average values for the 16-23 days after sowing period. Results are average of 5 replicates. Values with the same letter does not differ at P<0.05.

Suministro (mol m ⁻³)	W ₀ (mg planta ⁻¹)	RGR (d ⁻¹)	Vástago/Raíz (gr/gr)
0,05	60,15 a	0,1156 a	2,99 ± 0,04 a
5,00	59,69 a	0,1285 a	3,55 ± 0,10 b

a efectos de dilución del Zn; sino a un efecto del nivel de suministro de P sobre la absorción del catión por las raíces. De hecho la SAR_{Zn} fue aproximadamente 8 veces mayor en 5 que en 0,05 mol. m⁻³ de P (Tabla 3). Por otro lado, si bien la relación vástago/raíz fue influida de un modo significativo por el nivel de suministro de P (Tabla 2), la mayor demanda de P derivada del mayor crecimiento relativo de la parte aérea en 5 mol P. m⁻³ no alcan-

Tabla 3. Efecto del nivel de suministro de P sobre la tasa específica de absorción (SAR), Transporte (STR), el influjo (I), el eflujo (E) y el cociente E/I de Zn.

Effect of P-supply on the specific absorption rate (SAR), translocation (STR), influx (I), efflux (E) and the quotient E/I of Zn.

Suministro P (mol.m ⁻³)	Flujos de Zn				
	SAR	STR	I	E	E/I
0,05	19,8	9,9	143,0	123,2	0,86
5,00	165,9	107,7	425,0	259,1	0,61

za para explicar el hecho de que la tasa específica de transporte de Zn (STRZn) haya sido 10,9 veces mayor en este suministro que en 0,05 mol P. m⁻³ (Tabla 3). Como resultado la concentración de Zn en el vástago de las plantas cultivadas en 0,05 mol P. m⁻³ fue 4.5 veces menor que en aquellas cultivadas en 5 mol P. m⁻³ (Tabla 1).

La estimación del influjo de Zn mostró que éste fue casi tres veces mayor en 5 que en 0,05 mol P. m⁻³; en tanto que el eflujo de Zn - estimado como diferencia entre el influjo y la SARZn- sólo se duplicó (Tabla 3). Consecuentemente, el cociente eflujo:influjo fue mayor en bajo que en alto nivel de suministro de P (Tabla 3).

Respuesta varietal

Los efectos antes descritos podrían representar sólo características particulares del cultivar estudiado. Para dar respuesta a esta inquietud se evaluó si tal patrón de respuesta podría ser observado en otros cultivares de la misma especie, o en una especie cercanamente relacionada como *T. durum*. Los datos ob-

tenidos muestran que la respuesta de la concentración de Zn en el sistema radical, ante el suministro de P, fue similar en todos los cultivares de *T. aestivum* y el cultivar Buck Candisur de *T. durum* (Tabla 4). En todos los cultivares la concentración de Zn en la raíz fue significativamente mayor en altos que en bajos niveles de suministro de P. En el vástago, la concentración de Zn tendió a ser mayor en las plantas cultivadas en 5 mol P. m⁻³ que en aquellas cultivadas en 0,05 mol P. m⁻³. Pese a la consistencia de este patrón, en el cultivar Buck Candisur la diferencia hallada no mostró significancia estadística (Tabla 4).

Efecto del cambio del nivel de suministro de P

Los resultados hasta aquí mostrados se refieren a plantas que habían alcanzado cierto grado de homeostasia respecto del nivel de suministro de P. Para ampliar el panorama, se efectuó un experimento en el que plantas cultivadas en 5 mol m⁻³ de P fueron transferidas a una solución con 0,05 mol m⁻³ de P y viceversa. En este caso se observó que la concentración de Zn en las raíces y, en menor

Tabla 4. Efecto del nivel de suministro de P sobre la concentración de Zn en raíz y vástago de cinco cultivares de *T.aestivum* y el cultivar Buck Candisur de *T.durum*, Resultados promedio de cinco repeticiones con su error standard expresados en mmol g⁻¹ (Peso Seco). Para cada órgano los valores marcados con igual letra no difieren en forma significativa (P<0,05).

Effect of P-supply on Zn-concentration in roots and shoots (mmol g⁻¹ dry weight) of five cultivars of T.aestivum and the cultivar Buck Candisur of T.durum. Results are average values of five replicates with their standard error. Within each organ values with same letter does not differ at P<0.05.

Suministro P	Concentración de Zn (mmol g ⁻¹ (Peso Seco))			
	Raíz		Vástago	
	0,05	5,00	0,05	5,00
Chaqueña INTA	4,54 ± 0,24 a	9,07 ± 0,82 b	1,96 ± 0,20 a	2,44 ± 0,16 b
Norkin Irupé	4,51 ± 0,21 a	9,62 ± 1,20 b	1,46 ± 0,10 a	2,35 ± 0,25 b
Las Rosas INTA	3,78 ± 0,27 a	9,05 ± 0,83 b	1,53 ± 0,06 a	2,09 ± 0,14 b
Trigal 800	6,20 ± 1,12 a	10,69 ± 0,59 b	1,44 ± 0,13 a	2,09 ± 0,18 b
Klein Atalaya	4,53 ± 0,28 a	8,86 ± 0,84 b	1,55 ± 0,21 a	2,64 ± 0,19 b
Buck Candisur	7,54 ± 0,60 a	13,00 ± 1,72 b	1,68 ± 0,22 a	1,85 ± 0,08 a

medida, en el vástago disminuyó en las plantas cultivadas en 5 mol P. m^{-3} cuando se las transfirió a $0.05 \text{ mol P. m}^{-3}$ (Figura 1). Un patrón similar, pero menos pronunciado, se observó en la evolución de la concentración de P (Figura 2). El comportamiento inverso fue observado en plantas cultivadas en $0,05$ y transferidas a 5 mol m^{-3} de P (Figuras 1 y 2).

Por otro lado, el influjo de Zn al espacio interno radical también cambió rápidamente tras modificarse el nivel de suministro de P. El influjo de Zn disminuyó en forma exponencial cuando el cambio se practicó desde la concentración mayor a la menor; en tanto que aumentó -en forma también exponencial- cuando el cambio se efectuó desde $0,05$ a 5 mol m^{-3} de P (Figura 3). El efecto del nuevo nivel de P sobre el influjo fue estadísticamente

significativo a partir de las 3 h de realizado el cambio. El influjo de Zn alcanzó valores similares a los de las plantas cultivadas en el mismo suministro en forma continua, entre las 24 y 48 h después de realizada la transferencia.

DISCUSIÓN

Efectos sobre el crecimiento

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran claramente que altos niveles de P no provocaron disminución de la producción de materia seca de las plantas de trigo. Esto es aparentemente contradictorio con el efecto de la interacción P-Zn conocida como "deficiencia de Zn inducida por el P" (Robson &

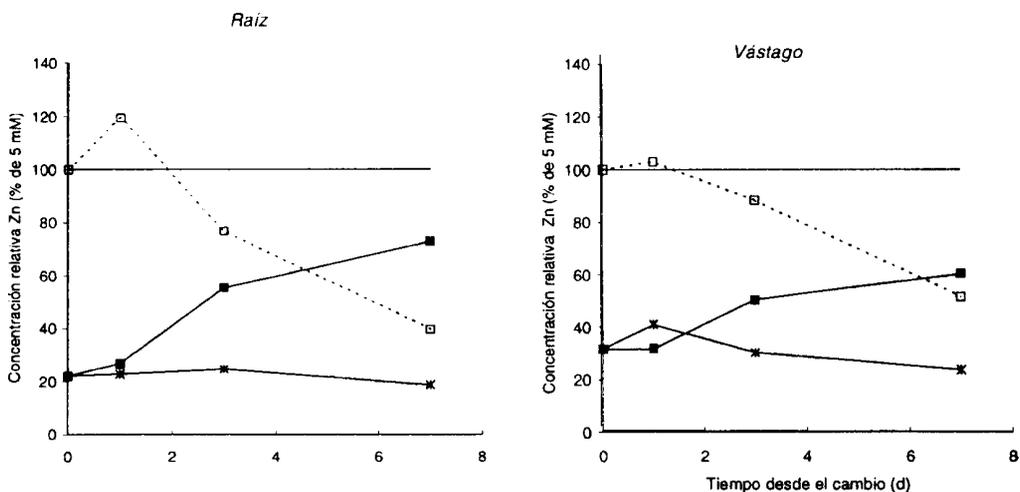


Figura 1. Evolución de la concentración de Zn en raíz y vástago en respuesta al cambio de nivel de suministro de P desde 5 a $0,05 \text{ mol m}^{-3}$ P (cuadrado vacío) y desde $0,05$ a 5 mol m^{-3} P (cuadrado lleno). Los asteriscos corresponden a las plantas mantenidas en $0,05 \text{ mol m}^{-3}$ P. Los valores graficados corresponden al promedio de cinco repeticiones, expresado como porcentaje de la concentración de Zn de plantas mantenidas en 5 mol m^{-3} P (línea punteada). El error standard fue inferior al 6 % respecto de cada valor.

Time response of Zn-concentration in roots and shoots after changing the level of P-supply. Empty squares: transference from 5 to 0.05 mol m^{-3} P; open circles: from 0.05 to 5 mol m^{-3} P; asterisks correspond to plants always kept at 0.05 mol m^{-3} P. The upper broken line corresponds to plants always kept at 5 mol m^{-3} P. Values are mean of five replicates, expressed as percentages of Zn-concentration of plants always kept at 5 mol m^{-3} P. The standard error was always lesser than 6 % of each value.

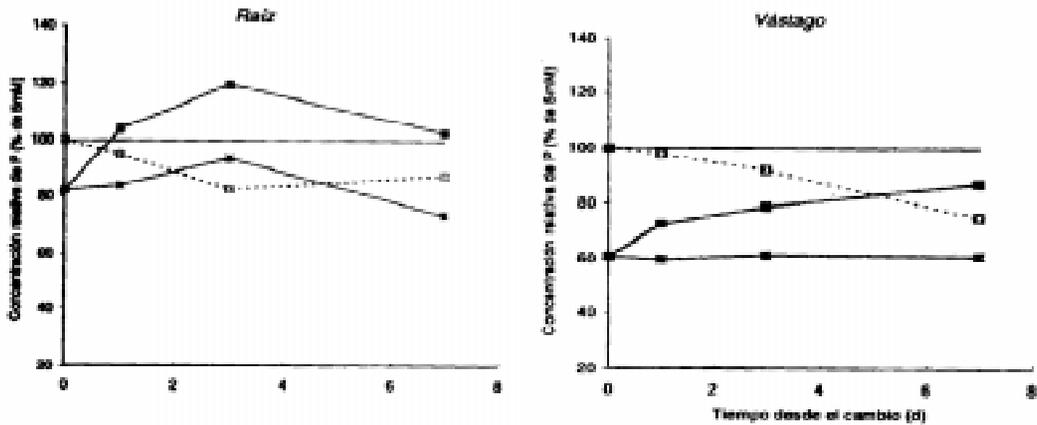


Figura 2. Evolución de la concentración de P en raíz y vástago en respuesta al cambio de nivel de suministro de P. Símbolos como en la figura 1. Todos los valores son porcentajes relativos a la concentración de P de plantas mantenidas en 5 mol m⁻³ P.

Time response of P-concentration in roots and shoots after changing the level of P-supply. Symbols as in figure 1. Values are percentages of P-concentration relative to that of plants always kept at 5 mol m⁻³.

Pitman, 1983). Sin embargo, es necesario hacer notar la diferencia entre el alto suministro de Zn empleado en nuestro trabajo y el bajo suministro de Zn usado en los experimentos en que se ha observado deficiencia de Zn inducida por el P, tanto a campo (Singh *et al.*, 1986; Verma & Minhas, 1987) como en hidroponía (Cackmak & Marschner, 1986, 1987; Marschner & Cackmak, 1986). Esta sería la principal causa de esta aparente contradicción.

Absorción y Transporte de Zn al vástago

La mayor absorción y transporte de Zn observada en trigo, al aumentar el nivel de suministro de P, contrasta con los resultados obtenidos en nuestro laboratorio con plantas jóvenes de *Gauidinia fragilis* cultivadas en similares niveles de suministro de P y Zn (Cogliatti *et al.*, 1991). En dicha especie el aumento de la concentración externa de 0.1 a 10 mmol.m⁻³ de fosfato, produjo una marcada disminución de la absorción de Zn.

La uniformidad en la respuesta de la absorción y del transporte de Zn al nivel de suministro de P, en todos los cultivares de *T.*

aestivum y *T. durum*, nos permite concluir que la interacción P-Zn es cualitativamente distin-

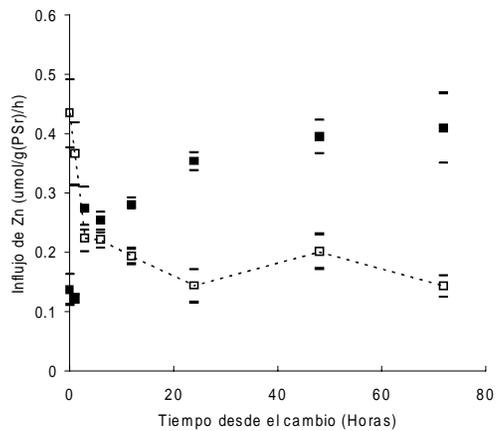


Figura 3. Evolución del influjio de Zn cuando plantas cultivadas en 5 mol P.m⁻³ se transfirieron a 0,05 mol P.m⁻³ y viceversa. Símbolos como en la Figura 1. Resultados promedio de cinco repeticiones con su error standard.

Time response of Zn-influx when plants grown at 5 mol m⁻³ P were transferred to 0.05 mol m⁻³ P and vice versa. Symbols as in Figure 1. Results are mean of five replicates with their standard error.

ta en *Gaudinia fragilis* que en *T. aestivum* y *T. durum*. y no sólo una característica del cultivar Klein Atalaya.

Por otro lado, aún para *T. aestivum*, existen trabajos a campo en los que se observó que la concentración de Zn en grano y paja disminuyó al aumentar la dosis de P aplicada al suelo (Verma & Minhas, 1987). Es conveniente, explorar las posibles causas de esta discrepancia.

En principio, es difícil realizar comparaciones válidas entre experimentos de campo con aquellos realizados en hidroponía. La presencia de asociaciones micorrícicas que ocurren en el suelo puede influenciar notoriamente la absorción de P y Zn (Lambert *et al.*, 1979, Bradley *et al.*, 1982, Pacovsky, 1986), mientras que es poco probable la presencia de micorrizas en nuestras condiciones de cultivo. En segundo lugar, existen trabajos que indican que la respuesta de la concentración de Zn al nivel de suministro de P depende del estado fenológico de las plantas (Singh *et al.*, 1986). Por último, debe ser considerada la posibilidad que para el trigo los mecanismos por los que el nivel de suministro de P modula la absorción y transporte al vástago de Zn sean distintos en bajos que en altos niveles de Zn.

Contribución de los flujos vectoriales

Las diferencias halladas en la absorción neta de Zn entre ambos niveles de P descansan, en última instancia, en los efectos del nivel de suministro del anión sobre el influjo, el eflujo o -en forma simultánea- sobre ambos flujos unidireccionales de Zn. Los resultados obtenidos muestran que el comportamiento observado para el influjo, así como para el cociente E/I, favorecieron una mayor entrada neta de Zn en altos que en bajos niveles de P. Tales resultados señalan, que la mayor absorción de Zn en altos niveles de suministro de P, se debe a un efecto simultáneo del anión sobre ambos flujos vectoriales de Zn.

El mayor influjo de Zn en 5 que en 0,05 mol m⁻³ de P puede ser atribuido básicamente

a dos causas: a) un aumento del PD; b) una modulación del sistema de transporte de Zn.

Si el PD fuese mayor en plantas cultivadas en altos que en bajos niveles de P se favorecería la entrada pasiva de Zn. Sin embargo, pese a que el cambio del nivel de suministro de P produce modificaciones en el PD, estas son eminentemente transitorias (Dunlop & Gardiner, 1993).

Respecto de la segunda posibilidad, existe considerable evidencia de que el sistema de transporte del metal, en el rango 0,2-100 mmol m⁻³ de Zn, implica un proceso de difusión facilitada por transportadores de baja afinidad (Chaudhry & Loneragan, 1972; Santa-María, 1992). Sin embargo, en altos niveles de suministro de Zn tal sistema de transporte no parece ser modulado por el nivel endógeno del catión en las raíces (Santa-María & Cogliatti, NP). Por lo tanto, resulta interesante la posibilidad de que el P sea capaz de ejercer algún tipo de modulación sobre el sistema de transporte de Zn, en estos niveles de suministro del catión.

Es difícil con la información disponible discutir las posibles vías en que se ejerce esta modulación. A pesar de ello, si el efecto del P se produjera a través del nivel endógeno del fósforo en la raíz, es difícil que la responsable sea la concentración total de P en la misma.

Esta hipótesis está basada en la comparación de la variación en el tiempo del influjo de Zn y de la concentración de P en las raíces, luego del cambio del nivel de suministro de P. En tanto los cambios más significativos del influjo de Zn ocurrieron entre las 3 y las 12 horas, los cambios en la concentración de P en raíz ocurrieron en un plazo mucho mayor. La fracción citoplasmática del P en raíz podría ser un candidato adecuado para ejercer tal regulación.

Conviene destacar, además, que tras el cambio de suministro de P existió un período próximo a las tres horas en que el influjo de Zn no fue afectado en forma significativa. Esta observación es consistente con la idea de que

la respuesta del influjo de Zn al cambio de suministro de P no sería mediada por un efecto del P externo sobre el PD, ya que los cambios del PD ocurren inmediatamente después de la modificación de la concentración de P externa (Bowling *et al.*, 1978; Bowling & Dunlop, 1978).

Respecto de los cambios observados en el eflujo de Zn, su relación con el suministro o con la concentración interna de fósforo es aún menos clara, especialmente teniendo en cuenta que el eflujo de Zn en trigo (Santa María, 1992) y otras especies (Clarkson & Luttge, 1989) parece ser de naturaleza activa.

CONCLUSIONES

A lo largo de este trabajo se ha puesto en evidencia que el nivel de suministro de P puede afectar de un modo no convencional la absorción neta y transporte al vástago de Zn, en niveles de Zn no limitantes del crecimiento. El aumento de la absorción de Zn puede atribuirse a un aumento del influjo y a una reducción relativa del eflujo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento al Sr. Jorge Cardozo por su cálida colaboración durante la realización de los experimentos y el análisis del material vegetal. De igual modo deseamos agradecer al Dr. Atilio Barneix interesantes sugerencias realizadas durante el desarrollo de este trabajo. Esta investigación fue financiada por el CONICET, a través del PID 0323/85.

BIBLIOGRAFÍA

- Baker, A.J.M. 1987. Metal tolerance. *New Phytologist* 106: 93-111.
- Bowling, D. J. F. & J. Dunlop. 1978. Uptake of phosphate by white clover. *Journal of Experimental Botany* 29: 1139-1146.
- Bowling, D. J. F., R. D. Graham & J. Dunlop. 1978. The relationship between the cell electrical potential difference and salt uptake in roots of *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany* 29: 135-140.
- Bradley, R., A. J. Burt & D. J. Read. 1982. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VII. The role of infection in heavy metal resistance. *New Phytologist* 91: 197-209.
- Cackmak, I. & H. Marschner. 1986. Mechanism of phosphorus induced zinc deficiency in cotton. I. Zinc deficiency enhanced uptake rate of phosphorus. *Physiologia Plantarum* 68: 483-490.
- Cackmak I & H Marschner. 1987. Mechanism of phosphorus induced zinc deficiency in cotton. III. Changes in physiological availability of zinc in plants. *Physiologia Plantarum* 70: 13-20.
- Clarkson, D.T. & U. Lüttge. 1989. Mineral nutrition: divalent cations, transport and compartmentation. *Progress in Botany* 51: 93-112.
- Cogliatti, D.H. & G.E. Santa-María. 1990. Influx and efflux of phosphorus in roots of wheat plants in non growth limiting concentrations of phosphorus. *Journal of Experimental Botany* 41: 601-607.
- Cogliatti, D. H., N. Alcocer & G. E. Santa-María. 1991. Effect of P concentration on ⁶⁵Zn uptake in *Gaudinia fragilis*. *Journal of Plant Nutrition* 14 (5): 443-452.
- Chaudhry, F. M. & J. F. Loneragan. 1972. Zinc absorption by wheat seedlings and the nature of its inhibition by alkaline earth cations. *Journal of Experimental Botany* 23 (75): 552-560.
- Dunlop, J. & S. Gardiner. 1993. Phosphate uptake, proton extrusion and membrane electropotentials of phosphorus deficient *Trifolium repens* L. *Journal of Experimental Botany* 44: 1801-1808.
- Jackson, M. L. 1964. Análisis químico de suelos. Ediciones Omega. Barcelona.
- Kochian, L. V. 1993. Zinc absorption from hydroponic solutions by plant roots. En: Zinc in soils and plants. A.D. Robson (Editor). Kluwer Academic Publishers. pp: 45-58.
- Lambert, D. H., D. E. Baker & H. Cole. 1979. The role of micorrhizae in the interaction of phosphorus with zinc, copper and other elements. *Soil Science Society American Journal* 43: 976-980.
- Loneragan, J. F. & M. J. Webb. 1993. Interactions between zinc and other nutrients affecting the growth of plants. En Zinc in soils and plants. A.D. Robson (Editor). Kluwer Academic Publishers. pp:119-134.
- Marschner, H. & I. Cackmak. 1986. Mechanism

- of phosphorus induced zinc deficiency in cotton. II. Evidence for impaired shoot control of phosphorus uptake and translocation under zinc deficiency. *Physiologia Plantarum* 68: 491-496.
- Pacovsky, R. S.** 1986. Micronutrient uptake and distribution in mycorrhizal of phosphorus fertilized soybeans. *Plant and Soil* 95: 379-388.
- Robson, A. D. & M. G. Pitman.** 1983. Interactions between nutrients in higher plants. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol 15, pt A, A. Lauchli & R.L. Bielevsky (Editores). Springer-Verlag, Berlin.
- Santa-María, G. E.** 1992. Regulación de la absorción de Zn en plantas de trigo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Santa-María G. E. & D. H. Cogliatti.** 1988. Bidirectional zinc fluxes and compartmentation in wheat seedling roots. *Journal of Plant Physiology* 132: 312-315.
- Santa-María, G. E. & D. H. Cogliatti.** 1990. Efecto del nivel de suministro de Zn sobre la absorción de fósforo en plantas de trigo. *Actas del Segundo Congreso Nacional de Trigo*. Mesa Manejo y Producción del cultivo: 7-14.
- Singh J. P., R. E. Karamanos & J. W. B. Stewart.** 1986. Phosphorus induced zinc deficiency in wheat on residual phosphorus plots. *Agronomy Journal* 78: 668-675.
- Sommer, A. L. & C.B. Lipman.** 1926. Evidence for the indispensable nature of zinc and boron for higher green plants. *Plant Physiology* 1: 231-249.
- Van Steveninck, R. F. M., M. E. Van Steveninck, D. R. Fernando, W. J. Godbold, W. J. Horst & H. Marschner.** 1987. Identification of zinc-containing globules in roots of a zinc-tolerant ecotype of *Deschampsia caespitosa*. *Journal of Plant Nutrition* 10: 1239-1246.
- Verma, T. S. & R. S. Minhas.** 1987. Zinc and phosphorus interaction in a wheat-maize cropping system. *Fertilizer Research* 13: 77-86.
- Williams, R. F.** 1948. The effects of phosphorus on the rates of intake of phosphorus and nitrogen and upon certain aspects of phosphorus metabolism in gramineous plants. *Australian Journal of Agricultural Research (B)* 1: 333-361