

CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE MAÍZ (*Zea mays* L. var. Porva) EN SOLUCIÓN NUTRITIVA CON BAJA RELACIÓN (Ca+Mg+K)/Al

GROWTH OF MAIZE SEEDLINGS (*Zea mays* L. var. Porva) IN NUTRIENT SOLUTION WITH LOW (Ca+Mg+K)/Al ratio

Fánor Casierra-Posada¹, Julián Cárdenas-Hernández²

¹ Ingeniero Agrónomo Ph.D., docente asociado en la Facultad de Ciencias Agropecuarias, UPTC. Grupo de Investigación Ecofisiología Vegetal. Apartado aéreo 661, Tunja – Boyacá, e-mail: fanor.casierra@uptc.edu.co (Autor para correspondencia). ² Estudiante de Ingeniería agronómica, UPTC, Tunja. E-mail: julianc0182@yahoo.es

Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 12 (2): 91-100, 2009

RESUMEN

La toxicidad por aluminio, se relaciona en la productividad de cultivos establecidos en suelos ácidos con alta disponibilidad de Al^{3+} . Frecuentemente, a valores de pH inferiores a 5,0, existe un efecto tóxico en especies agrícolas importantes, debido a la solubilidad del Al^{3+} . Este trabajo, se llevó a cabo en Tunja, Boyacá, Colombia, para determinar el efecto tóxico del aluminio en el crecimiento de plántulas de maíz (*Zea mays* L. var. Porva). Las plántulas crecieron en solución nutritiva gaseosa (macro y micronutrientes), en relaciones (Ca+Mg+K)/Al 1; 0,75 ó 0,5, mediante la adición de $Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$ en relación con las bases (Ca, Mg y K), contenidas en la solución. Al medio de crecimiento de las plantas testigo, no se les adicionó aluminio. El pH, se ajustó a 5,5 para todos los tratamientos. Las plántulas fueron analizadas cuando se hicieron evidentes los síntomas por toxicidad de aluminio. Se estimó la longitud radical total, el peso seco y el área foliar; adicionalmente, se calculó la relación raíz/vástago. El área foliar, peso seco y longitud radical total no mostraron diferencias estadísticas entre los tratamientos con relaciones (Ca+Mg+K)/Al 1 a 0,5; sin embargo, todos los tratamientos con aluminio fueron estadísticamente diferentes al control. Los valores de la relación raíz/vástago mostraron una tendencia inversamente proporcional con la relación (Ca+Mg+K)/Al; estos resultados implican que la variedad de maíz

Porva es muy sensible al aluminio, independientemente si la relación bases/aluminio se encuentre baja o en balance.

Palabras clave: Toxicidad, estrés, aluminio, suelos ácidos.

SUMMARY

Aluminium injury or toxicity is frequently related to field crops grown in acid soils with high Al^{3+} availability. Often, pH values below 5.0 have a toxic effect on the growth of agriculturally important plant species, because of the Al^{3+} solubility. An experiment was carried out in Tunja/Colombia to determine the toxic effect of aluminium on the growth of maize seedlings (*Zea mays* L. var. Porva). Seedlings were grown in aerated nutrient solution (macro and micronutrients) containing 1, 0.75 or 0.5 (Ca+Mg+K)/Al ratios by addition of $Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$ in relation to the bases (Ca, Mg and K) content in the solution. To the growth solution of the control plantlets no Al was added. The pH was adjusted to 5.5 in all treatments. Seedlings were harvested when the Al-toxicity symptoms were evident. The total root length, the dry matter production and the leaf area were measured; additionally, the root/shoot ratio was calculated. The leaf area, the total dry matter production and the total root length showed no statistical differences between

treatments with 1 to 0.5 (Ca+Mg+K)/Al ratios, but all treatments containing Al were statistically different to the control. The value of the root/shoot ratio showed an inversely proportional tendency to the (Ca+Mg+K)/Al ratio. These results suggest that the maize variety Porva is very Al-sensitive, independently of a low or in balance bases/Al ratio.

Key words: Toxicity, stress, aluminum, acid soils.

INTRODUCCIÓN

Entre los cereales cultivados en el mundo, el maíz ocupa el primer lugar en términos de producción y, el tercero, después del trigo y el arroz, en relación a área cubierta (FAO, 2004). A nivel nacional, el maíz cultivado, tradicionalmente, ocupó un área de 478.721ha, en 2007, con un rendimiento de 1,6t.ha⁻¹, mientras que el maíz tecnificado, se sembró en el mismo año, en 147.895ha, con rendimientos de 4,2t.ha⁻¹ (Agronet, 2008), lo cual, es un referente de la relevancia que representa el cultivo para los agricultores colombianos. Pese a la superficie sembrada, el cultivo se desarrolla en algunas localidades con problemas de acidez intercambiable alta y riesgo de toxicidad por aluminio. En respuesta, se ha buscado el desarrollo de materiales de *Zea mays* que se ajusten a condiciones ácidas y con baja disponibilidad de nutrientes; tal es el caso de los híbridos de maíz Corpoica H-108 y Corpoica Altillanura H-111 (De León *et al.* 2000; 2001). La toxicidad por aluminio en suelos ácidos impacta negativamente la producción en plantas cultivadas y, en particular, en cereales.

Dado que, aproximadamente 30%, de la superficie agrícola en el mundo está formada por suelos ácidos y el 50% de la superficie potencialmente arable es ácida, la toxicidad por aluminio representa una de las limitaciones más importantes en la producción agrícola en todo el mundo (Von Uexküll & Mutert, 1995). Alrededor de un 64% de los suelos tropicales de América son ácidos y su alta concentración de Al³⁺ es, con frecuencia, la razón del fracaso del cultivo de maíz (Sánchez, 1977). La superficie del suelo colombiano afectado por acidez, con valores de pH inferiores a 5,5 alcanza 67 millones de hectáreas, que corresponde al 58,8% del territorio nacional (Arcos, 2008).

En cuanto a los cationes, mientras Ca, Mg y K representan elementos esenciales para las plantas, el Al³⁺ es tóxico.

Su actividad en suelos ácidos depende de la forma en que se encuentre. Según el pH del suelo, el aluminio está desde las formas monoméricas Al³⁺ (soluble en agua) y Al(OH) (tóxico para las plantas), hasta las formas polimerizadas de hidróxidos de aluminio y de aluminatos. Se considera que el Al³⁺ es más tóxico para las plantas a pH 4,5 que a 4,0 y que la inhibición del crecimiento radicular, se debe a la forma hidrolítica Al(OH), más que a la forma monomérica Al³⁺. A pH entre 5,5 y 7,5, el Al³⁺, se encuentra precipitado (Salinas, 1988).

La toxicidad de aluminio es un problema bastante serio, generado como consecuencia de la acidificación de los suelos. Es por eso que los mecanismos de control de la solubilidad de Al³⁺, han sido uno de los tópicos importantes de investigación, especialmente, en las últimas décadas (Panda *et al.* 2003; Ma, 2005; Casierra-Posada & Niño-Medina, 2007).

Ampliamente, se ha documentado la toxicidad por Al³⁺ como uno de los principales problemas en los suelos tropicales ácidos. Los suelos muy evolucionados, como los oxisoles y ultisoles, son naturalmente ácidos y algunas otras categorías, se pueden acidificar dependiendo de su uso y su manejo. En Colombia, la acidez del suelo constituye un problema de gran magnitud en suelos ubicados en las cordilleras andinas, en los valles interandinos de aluviones ácidos, en la Orinoquía, la Amazonía y en las demás regiones colombianas, caracterizadas por precipitaciones altas y frecuentes (Salinas, 1988; Espinosa, 2001).

Los cultivares de *Z. mays* tolerantes muestran diferentes mecanismos de toxicidad, con la participación de formas monoméricas o poliméricas de aluminio que, de alguna manera llegan, a la solución del suelo (Comin *et al.* 1999). El aluminio fácilmente se puede polimerizar y transformar de forma monomérica (Al³⁺) a una forma polimérica (Al₁₃). Esta última es más fitotóxica para *Z. mays* (Bell & Edwards, 1986). Adicionalmente, Rayburn *et al.* (1993) notificaron efectos a nivel de los ácidos nucleicos causados por Al³⁺ en la planta. Se encontró también variabilidad entre diferentes isolíneas de *Triticum* sp. en respuesta a aluminio (Wetzel *et al.* 1999), así como cuatro genes que amortiguan la toxicidad (Ezaki *et al.* 2001). Las respuestas comunes de genotipos tolerantes al exceso de aluminio, se presentan acorde con la capacidad de las plantas para modificar el pH del *continuum* suelo/raíz (Mengel & Kirkby, 1987; El-Shatnawi & Makhadmeh, 2001). La detoxificación

de Al^{+3} mediante la quelatación, se puede desarrollar, a través de la excreción de ácidos orgánicos y polifenoles hacia la rizósfera (Kayama, 2001; Tesfaye *et al.* 2001), implicando eventualmente la alteración en los niveles de Mg y Ca (Silva *et al.* 2001; Yang *et al.* 2001).

El objetivo de este trabajo fue la evaluación del crecimiento en plántulas de maíz var. Porva inducidas por alta saturación relativa de Al^{+3} con respecto al total de bases, tomando en consideración diferentes valores de la relación $Ca+Mg+K / Al^{+3}$.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio tuvo lugar en un cuarto de crecimiento, en la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia en Tunja, Boyacá, Colombia, ubicada a 2690msnm. Las condiciones ambientales durante el desarrollo del ensayo fueron: temperatura promedio 21,8°C, humedad relativa 81,2% y flujo fotónico fotosintético en promedio de 49,7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ proveniente de luz natural, a través de teja plástica. Como material vegetal, se utilizaron plántulas de maíz de la variedad Porva. Las semillas germinaron en arena previamente lavada con HCl 1N y enjuagada con abundante agua destilada. Cuando las plántulas desarrollaron dos hojas, se trasladaron a contenedores plásticos con capacidad para 500mL, en grupos de cuatro plantas por contenedor.

En cada contenedor, se colocaron 400mL de una solución nutritiva, con la siguiente composición (los valores mencionados, se adicionaron en $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$): N: 0,4; P_2O_5 : 0,03; K_2O : 0,05; CaO: 0,0005; MgO: 0,0013; S: 0,00137; B: 0,0002; Cu: 0,00014; Fe: 0,00012; Mn: 0,0013; Mo: 0,00005 y Zn: 0,0002. De acuerdo con la cantidad de calcio, de magnesio y de potasio contenidos en la solución, se adicionó una cantidad diferente de aluminio, de manera que se lograra una relación $(Ca+Mg+K)/Al$, equivalente a 1; 0,75 y 0,5 en cada contenedor. Esta relación es uno de los criterios para definir como tóxica, una concentración determinada de aluminio en la solución del suelo (ICA, 1992). Como control se empleó la solución nutritiva sin la adición de aluminio y como fuente de Al se utilizó $Al_2(SO_4)_3\cdot 18H_2O$ (Riedel-de Haën ®, Alemania).

En los tratamientos, incluso el control, el pH de la solución se ajustó a 5,5, mediante la adición de NaOH o

HCl 0,1 N. El criterio para ajustar el pH de las soluciones a 5,5 fue que a partir de este valor, el aluminio empieza a causar problemas en el suelo y, por consiguiente, en las plantas. Adicionalmente, se consideró que en condiciones de campo, a partir de este valor de pH, una proporción cada vez mayor del Al^{3+} total presente en los suelos se encuentra ya sea en la solución del suelo. En esta forma iónica, el Al^{3+} es biodisponible, puede ser absorbido por las raíces de las plantas y lograr ser dañino para su crecimiento. Los contenedores, se cubrieron con papel aluminio con el propósito de limitar el crecimiento de algas en la solución. Para evitar condiciones de hipoxia en la solución, ésta se aireó durante todo el transcurso del ensayo, con la ayuda de motores para acuario.

Las plantas, se sacaron de los contenedores cinco semanas luego del transplante. La longitud total de las raíces se midió seccionando cada una de las raíces de la planta y colocándolas, en forma lineal, sobre una placa de vidrio con papel milimetrado por debajo. Para visualizar mejor las raíces sobre la placa de vidrio éstas se tiñeron con solución de azul de metileno durante diez minutos y, luego, se enjuagaron con agua destilada. El peso seco de los tejidos vegetales, se determinó con la ayuda de una estufa calibrada a 70°C hasta peso constante. El área foliar, se midió mediante un analizador LI-COR® 3000A (LI-COR, USA); la acumulación de materia seca en raíces, mediante el secado a 70°C hasta peso constante y su posterior cálculo, con base en la materia seca total de la planta; la relación raíz/vástago, como el cociente del peso seco de la raíz y el de la parte aérea.

Se utilizó un diseño estadístico, completamente al azar, con cuatro replicaciones por tratamiento y una plántula, como unidad de muestreo. Los resultados obtenidos, se sometieron a un análisis clásico de variancia, mediante una tabla ANAVA. La diferencia entre promedios, se calculó con la prueba Tukey ($P < 0,05$); los análisis estadísticos, se realizaron con la versión 11.5.1 de SPSS® (Statistical Product and Service Solutions, Chicago, Illinois, USA - Nov. 2002). Las figuras, se presentan en formato de barras con su respectiva desviación estándar y el resultado de la prueba de Tukey.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Área foliar: El comportamiento de las plántulas de maíz, en cuanto al área foliar, arrojó diferencias altamente

significativas ($P < 0,01$). Fue así, como se presentaron diferencias entre los tratamientos implementados con el control, pero no entre los tratamientos que contenían aluminio. La proporción de aluminio con respecto a las bases en las solución nutritiva redujo el área foliar en términos de 38,6; 39,1 y 41,7% para las relaciones $(Ca+Mg+K)/Al$ equivalentes a 1; 0,75 y 0,5, respectivamente, en relación con el control sin la adición de aluminio (Figura 1). El coeficiente de variación de Pearson para los tratamientos evaluados con respecto a esta variable fue de 29,5%.

En contraposición a lo encontrado en el presente trabajo, en plantas de *Betula pendula*, concentraciones menores de 5ppm de Al, incrementaron significativamente la

expansión foliar, mientras que concentraciones por encima de 25ppm produjeron un efecto contrario en las hojas (Kidd & Proctor, 2000). De igual manera, Symeonidis *et al.* (2003) encontraron una reducción, estadísticamente significativa, en el área foliar, equivalente a 52% en plantas de *Cucumis melo* expuestas a Al^{+3} , en comparación con plantas testigo sin la presencia del elemento, lo cual, es un índice de la toxicidad producida, como consecuencia de la liberación de los protones, en presencia de Al^{+3} (Andersson & Brunet, 1993; Kinraide, 1993, 1997; Llugany *et al.* 1995); sin embargo, el hecho de que se haya obtenido resultados contradictorios en diferentes ensayos sugiere que el genotipo del vegetal está implicado en la capacidad de respuesta a la exposición a Al^{+3} .

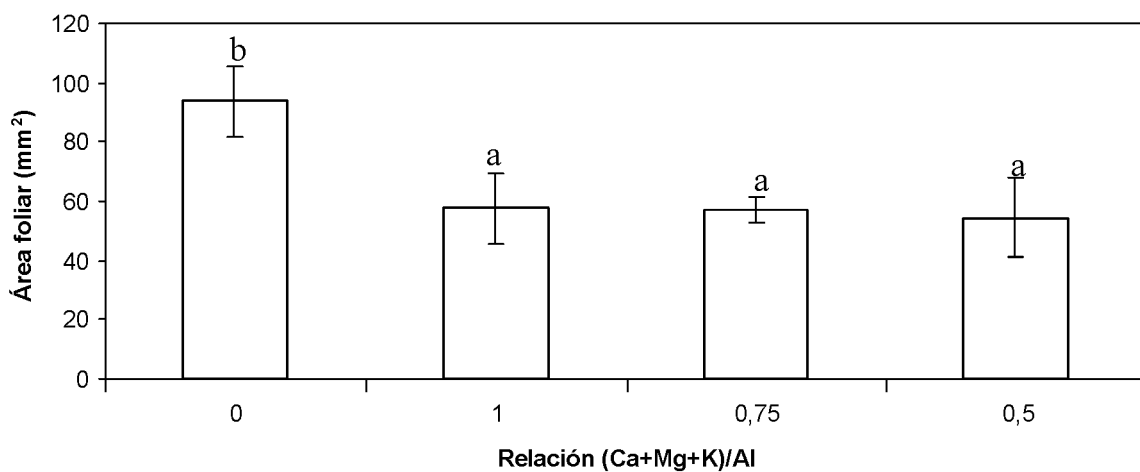


Figura 1. Área foliar promedio en plántulas de maíz (*Z. mays* L. var. Porva), afectadas por toxicidad por aluminio en solución nutritiva.

Al respecto, Konishi *et al.* (1985) observaron hojas más grandes en plantas de *Camellia sinensis*, una planta acumuladora de aluminio, cuando las plantas crecían en soluciones nutritivas suplementadas con contenidos de aluminio por encima de 172,7ppm. Por el contrario, Janhunen *et al.* (1995) encontraron una reducción en el tamaño y un incremento en la densidad de las agujas de pino *Pinus sylvestris* y *Picea abies*, luego de la exposición de las plantas a concentraciones elevadas de Al^{+3} (150ppm), con lo que se puede confirmar que las respuestas de los vegetales expuestos a Al^{+3} dependen ampliamente del genotipo.

Existen evidencias que el efecto positivo de la presencia de Al^{+3} sobre la promoción del crecimiento podría ser indirecto, debido a que el metal corregiría los efectos negativos ocasionados por otros elementos, como el cobre, que se encuentran en concentraciones elevadas y, con los cuales, el aluminio podría interactuar (Asher, 1991; Casierra-Posada, 2001). Se ha encontrado que el crecimiento de brotes y de raíces en *Arachis hypogea* se estimuló mediante la adición de Al^{+3} al sustrato, debido a que el metal redujo la toma de zinc y, por tanto, su acumulación en el vástago (Marschner, 1995).

Peso seco total: Por otra parte, el peso seco total de las plántulas de maíz se vio afectado, significativamente, por los tratamientos ($P < 0,05$), apreciándose que la sola aplicación de Al^{+3} redujo considerablemente esta variable, en 50% para la relación $(Ca+Mg+K)/Al$ 1 y 0,75, mientras que con la relación de 0,5, la reducción fue de 54,2% (Figura 2). Es de anotar, que sólo se presentaron diferencias entre los tratamientos que contenían aluminio con el control, pero no entre los tratamientos con Al^{+3} . El coeficiente de variación de Pearson en los tratamientos fue de 44,8% para este parámetro.

De igual manera, con lo reportado en el presente estudio, Symeonidis *et al.* (2003) encontraron una reducción en la acumulación de materia seca en plantas de *C. melo*, de manera inversamente proporcional al contenido de Al^{+3} en el sustrato. A pesar que el aluminio en concentraciones bajas provocó un incremento en la acumulación de materia seca en la medida en que se incrementó la concentración del elemento, las plantas manifestaron una reducción en la materia seca en comparación con las plantas control. Este efecto, puede ser atribuido a la disminución en la toxicidad de los protones exhibida por las plantas de *C. melo* en presencia de Al^{+3} (Andersson & Brunet, 1993; Kinraide, 1993, 1997; Osaki *et al.* 1997).

Adicionalmente, la estimulación del crecimiento y, por tanto, el incremento en la materia seca en las plantas,

se puede basar en efectos específicos relacionados con la química compleja del aluminio en solución, mediante la cual, el elemento podría tener un efecto sobre la biodisponibilidad de otros iones en tal sentido que estimularía el crecimiento de las plantas (Clune & Copeland, 1999), como ya se había explicado.

El aluminio puede modificar los procesos metabólicos en los que participa el Ca^{2+} , manteniendo niveles citoplasmáticos del elemento por encima de los valores normales o también mediante la prevención de la formación de tipos transitorios de Ca citoplasmáticos. De esta manera, muchos procesos metabólicos, que incluyen la multiplicación y la elongación celular se ven alterados (Bennet & Breen, 1991; Rengel, 1992; Ryan *et al.* 1993).

Longitud radical total: Presentó diferencias altamente significativas ($P < 0,01$); la proporción de Al^{+3} , respecto a las bases en la solución nutritiva, redujo la longitud de las raíces en 73,7; 76,1 y 76,6%, respectivamente, con las relaciones $(Ca+Mg+K)/Al$ 1; 0,75 y 0,5. Para esta variable hubo 81,8% de dispersión calculada por el método de Pearson (Figura 3). La inhibición en la elongación radicular es uno de los síntomas más evidentes y de más rápida manifestación, observada en término de pocas horas o, incluso, minutos de exposición a Al^{+3} (Zhang & Rengel, 1999).

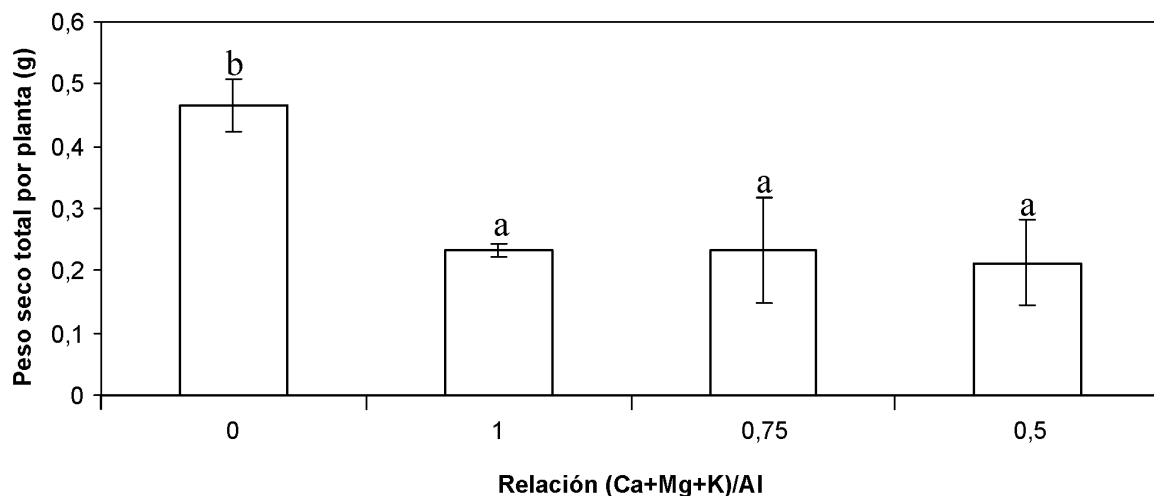


Figura 2. Peso seco total promedio en plántulas de maíz (*Z. mays* L. var. Porva), afectadas por toxicidad por aluminio en solución nutritiva.

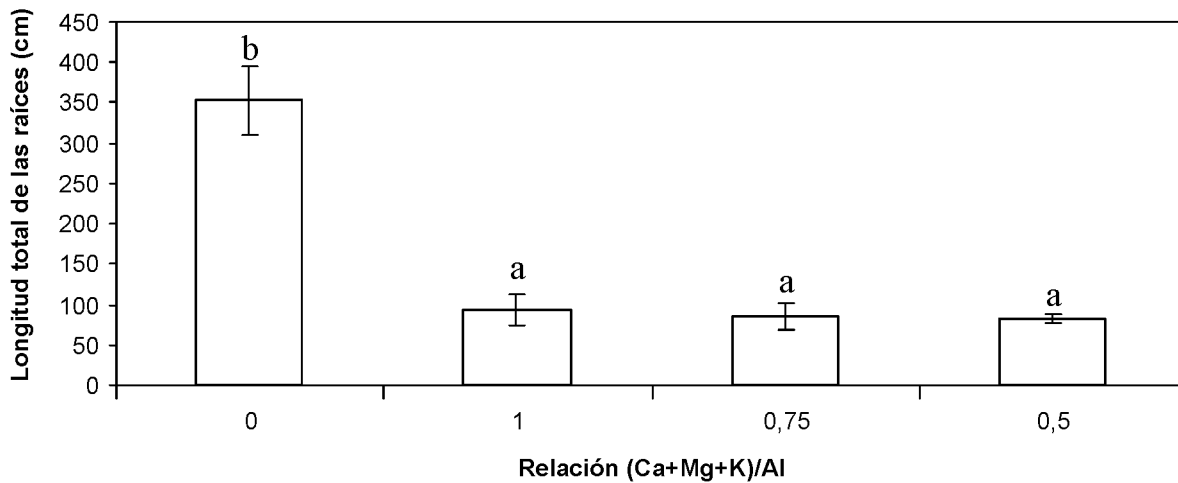


Figura 3. Longitud radical total promedio en plántulas de maíz (*Z. mays* L. var. Porva), afectadas por toxicidad por aluminio en solución nutritiva.

Independientemente de como el aluminio se libere y llegue a la solución del suelo, tanto las concentraciones altas como su proporción porcentual con respecto a la sumatoria de las bases (Ca+Mg+K), posiblemente, tengan un efecto negativo de la reducción en la mitosis de meristemos radicales, debido a alteraciones inducidas por Al^{+3} en las moléculas del material genético (Matsumoto, 1991) y, en general, en el núcleo de las células meristemáticas. Se ha encontrado que en genotipos de vegetales sensibles a aluminio, éste se acumula en mayor cantidad y con más rapidez que en materiales tolerantes, aunque también existe la posibilidad que los materiales tolerantes limiten la entrada del aluminio a las raíces (Silva *et al.* 2000).

Los desórdenes causados, tanto en el núcleo de las células como en el material genético, tendrían como consecuencia alteraciones en la mitosis, pues es indiscutible el papel protagónico que los ácidos nucleicos y el núcleo tienen en los ciclos de división celular. Pero, si se tiene en cuenta que los ciclos celulares en los meristemos de las raíces duran entre 18 y 24 horas (Gunning & Steer, 1996) es probable que la reducción de la división celular sea la responsable de la inhibición tan rápida del crecimiento radical, efecto que se expresa a partir de la primera hora de exposición de las raíces a aluminio. Una inhibición sustancial en el crecimiento de las raíces, que se extiende a lo largo de horas e incluso días, estaría asociada con la reducción de la multiplicación celular (Lazof & Holland, 1999).

La incorporación de Al^{+3} al material genético no es la única posible causal de la inhibición en la elongación radical, pues se ha reportado el papel de otros factores involucrados en este efecto; es el caso de la inhibición en el transporte de auxinas (Kollmeier *et al.* 2000) y la ruptura en la homeostasis citosólica del Ca^{2+} (Zhang & Rengel, 1999).

Si se asume que cuando la relación (Ca+Mg+K)/Al es equivalente a la unidad, la toxicidad por Al sería contrarrestada con la concentración disponible de bases, lo cual, no resulta ser del todo cierto, desde el punto de vista biológico, puesto que, según la metodología implementada en el presente trabajo, la respuesta de las plantas en cuanto al crecimiento total de las raíces no manifestó diferencias, estadísticamente significativas, cuando la relación bases/aluminio estuvo en el rango entre 1 y 0,5 (Figura 3). Este resultado sugiere que a rangos de pH fuertemente ácidos, la sola presencia de Al^{+3} puede afectar, drásticamente, el crecimiento de las raíces, independientemente del contenido de bases disponibles en la solución del suelo. Esta apreciación difiere de lo encontrado por Casierra-Posada & Cárdenas-Hernández (2007), quienes aplicaron la misma metodología e igual valor de pH en la solución, en plántulas de *Brassica oleracea* var. Botrytis, hallando una reducción gradual en la longitud radical total de las plantas en proporción directa al valor de la relación (Ca+Mg+K)/Al. Detectaron diferencias, altamente significativas ($P < 0,01$), entre los tratamientos con

relación bases/ Al^{3+} equivalente a uno hasta una relación equivalente a 0,5. En el presente trabajo, en el mismo rango de la relación bases/ Al^{3+} , no hubo diferencias estadísticas significativas, en cuanto a la longitud radical total en plántulas de maíz, lo que indica una alta sensibilidad de la variedad Porva a la presencia de Al^{3+} en el sustrato en que crecen las plantas.

Relación raíz/vástago: Respecto a esta relación el análisis de variancia mostró diferencias significativas ($P < 0,05$). De esta forma, la adición de aluminio a la solución nutritiva incrementó los valores para este parámetro, en 10,7; 24,9 y 59,2%, respectivamente, con la relación 1; 0,75 y 0,5 (Ca+Mg+K)/Al. La dispersión calculada por el método de Pearson fue de 24,2% para esta variable (Figura 4).

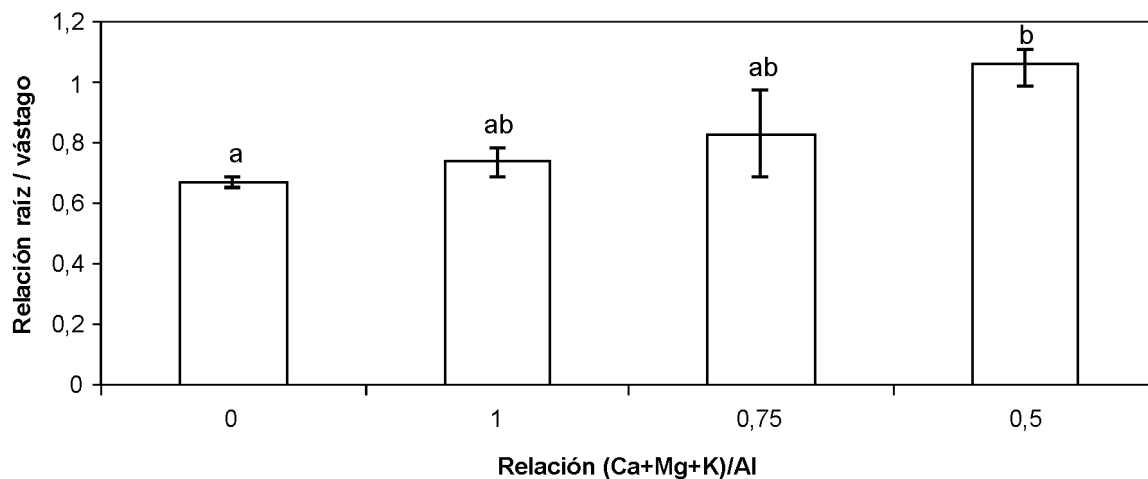


Figura 4. Relación raíz/vástago promedio en plántulas de maíz (*Z. mays* L. var. Porva), afectadas por toxicidad por aluminio en solución nutritiva.

Debido a que la relación raíz/vástago hace referencia al cociente entre el peso seco de la raíz y el peso seco de los órganos que conforman el dosel, una ganancia en peso en cualquiera de los factores tiene como consecuencia un desbalance de la misma. Por tanto, en el caso del presente ensayo, el comportamiento inversamente proporcional en el valor de la relación en cuestión, con respecto a la reducción en la relación evaluada (Ca+Mg+K/Al), se debió al efecto inhibitorio del Al^{3+} , en cuanto al crecimiento de las raíces, el que provocó la reducción proporcional en la masa seca de las raíces induciendo un incremento en la relación raíz/vástago.

Como ya se discutió, son muchos los factores involucrados en el crecimiento radical (Casierra-Posada, 2002). Adicionalmente, se ha encontrado en células radicales de *Z. mays*, que la zona de elongación es el sitio donde la toxicidad por aluminio tiene lugar. Además, el aluminio induce la reorganización de los microtúbulos en la corteza interna; a pesar de lo cual, la orientación de

los microtúbulos en la corteza externa y en la epidermis no sufre modificaciones, aún cuando los síntomas de toxicidad crónica ya se hayan manifestado. El tratamiento previo con aluminio en las raíces, inhibe la reorientación y la depolimerización de los microtúbulos inducidos por las auxinas y por el frío, respectivamente, lo cual, hace pensar que el aluminio provoca un incremento en la estabilidad de los microtúbulos en las células estudiadas. El efecto estabilizante provocado por el aluminio en las células de la corteza externa coincidió con la inhibición del crecimiento. En conclusión, la reorganización y la estabilización del citoesqueleto, están íntimamente ligadas a la toxicidad por aluminio, en raíces de *Z. mays* (Blancaflor *et al.* 1998) y, por tanto, en la inhibición de su crecimiento radical (Casierra-Posada, 2001; 2002). En el presente trabajo, así como en muchos otros ensayos realizados en vegetales, el efecto más evidente de una toxicidad por exceso de Al^{3+} en plantas de maíz, fue la reducción en el crecimiento de la raíz, en la cual, están implicados muchos factores. A pesar que se ha

dado por hecho que el equilibrio en la relación bases/Al puede contribuir a mitigar los problemas de toxicidad por el metal, en la variedad de maíz estudiada y bajo las condiciones de hidroponía, la sola presencia del elemento en la solución nutritiva, independientemente del valor de la relación bases/Al, fue suficiente para que se presentaran los síntomas de toxicidad.

Conflictos de intereses: El manuscrito fue preparado y revisado con la participación de todos los autores, quienes declaramos que no existe ningún conflicto de intereses que ponga en riesgo la validez de los resultados presentados.

Financiación: Este estudio, se desarrolló con el apoyo financiero y logístico de la Dirección de Investigaciones (DIN) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, en el marco del plan de trabajo del grupo de investigación Ecofisiología Vegetal, adscrito al programa de Ingeniería Agronómica de la Facultad de Ciencias Agropecuarias.

BIBLIOGRAFÍA

1. AGRONET. 2008. Área cosechada, producción y rendimiento de maíz tradicional, 1987-2007. Disponible desde Internet en: http://www.agronet.gov.co/www/htm3b/excepcionesNuke/cargaNet/netcarga16.aspx?cod=16&submit=Ver+Reporte&reporte=Producci%u00f3n+nacional+por+producto&file=2007816102236_20058417048_agronetevaarea_rendimientoyproduccionporproductoporagno.rpt&codigo=16&excepcion=1&fechal=1987&producto=Ma%u00edez+tradicional&fechaF=2007 (con acceso 18/11/08).
2. ANDERSSON, M.E.; BRUNET, J. 1993. Sensitivity to H- and Al-ions limiting growth and distribution of the woodland grass *Bromus benekennii*. *Plant Soil*. 153:243-254.
3. ARCOS, A.L. 2008. Determinación de calosa para seleccionar genotipos de maíz resistentes a aluminio. Disponible desde Internet en: http://www.ciat.cgiar.org/training/pdf/2008_05_21_L_Arcos.pdf (con acceso 18/11/2008).
4. ASHER, C.J. 1991. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements. En: Mortvedt, F.; Cox, R.; Shuman, L.M.; Welch, R.M. eds. *Micronutrients in agriculture*. Soil Sci. Soc. Am. 4:703-723.
5. BELL, L.C.; EDWARDS, D.G. 1986. The role of aluminium in acid soil infertility. En: Latham, M. ed. *Soil management under humid conditions*, Bangkok, Thailand, p.201-223.
6. BENNET, R.J.; BREEN, C.M. 1991. The aluminium signal: New dimensions to mechanisms of aluminium tolerance. *Plant Soil*. 149:87-94.
7. BLANCAFLOR, E.B.; JONES, D.L.; GILROY, S. 1998. Alterations in the cytoskeleton accompany aluminium-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. *Plant Physiol*. 118:159-172.
8. CASIERRA-POSADA, F. 2001. Fundamentos fisiológicos, bioquímicos y anatómicos del estrés por aluminio en vegetales. *Rev. Comalfi*. 28(2):8-19.
9. CASIERRA-POSADA, F. 2002. Alteraciones inducidas por aluminio en el citoesqueleto de las plantas. *Rev. Comalfi*. 29(2):23-28.
10. CASIERRA-POSADA, F.; CÁRDENAS-HERNÁNDEZ, J.F. 2007. Influencia del aluminio sobre el crecimiento de la raíz en coliflor (*Brassica oleracea* L. var. *Botrytis*, Hib. Nevada F1). *Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient.* 10(1):149-157.
11. CASIERRA-POSADA, F.; NIÑO-MEDINA, R.C. 2007. Solubilidad y reacción del aluminio en el suelo. *Ciencia y Agricultura* 5(2):7-17.
12. CLUNE, T.S.; COPELAND, L. 1999. Effects of aluminium on canola roots. *Plant Soil*. 216: 27-33.
13. COMIN, J.J.; BARLOY, J.; BOURRIÉ, J.; TROLARD, F. 1999. Differential effects of monomeric and polymeric aluminium on the root growth and on the biomass production of root and shoot of corn in solution culture. *Eur. J. Agron.* 11:115-122.
14. De LEÓN, C.; NARRO, L.; TORRES, L.G. 2000. Corpoica H-108; primer híbrido de maíz en Colombia para suelos ácidos de la Altilanura Plana. Villaviceñcio, Corpoica. Plegable divulgativo No. 17. 2p.

15. De LEÓN, C.; NARRO, L.; TORRES, L.G.; Caicedo, S. 2001. Híbrido de maíz amarillo Corpoica Altillanura H-111. Villavicencio, Corpoica. Plegable divulgativo No. 2. 5p.
16. El-SHATNAWI, M.K.J.; MAKHADMEH, I.M. 2001. Ecophysiology of the plant-rhizosphere system. *J. Agron. Crop Sci.* 187:1-9.
17. ESPINOSA, J. 2001. Acidez y encalado de los suelos. En: Silva M., F., ed. Fertilidad de suelos: Diagnóstico y control. Soc. Col. Ciencia Suelo. p.113-128.
18. EZAKI, B.; KATSUHARA, M.; KAWAMURA, M.; MATSUMOTO, H. 2001. Different mechanisms of four aluminum (Al)-resistant transgenes for Al toxicity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 127:918-927.
19. FAO. 2004. Faostat. Disponible desde Internet en: <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567>. (con acceso 09/03/08).
20. GUNNING, B.E.S.; STEER, M.W. 1996. Plant cell biology: Structure and function. Jones and Bartlett ediciones, Sudbury, MA. 130p.
21. ICA INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO. 1992. Fertilización en diversos cultivos, quinta aproximación. Produmedios. Bogotá. 64p.
22. JANHUNEN, S.; PALOMÄKI, V.; HOLOPAINEN, T. 1995. Aluminium causes nutrient imbalance and structural changes in the needles of Scots pine without inducing clear root injuries. *Trees.* 9:134-142.
23. KAYAMA, M. 2001. Comparison of the aluminium tolerance of *Miscanthus sinensis* Anders. and *Miscanthus sacchariflorus* Benthham in hydroculture. *Int. J. Plant Sci.* 162:1025-1031.
24. KIDD, P.S.; PROCTOR, J. 2000. Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *J. Exp. Bot.* 51(347):1057-1066.
25. KINRAIDE, T.B. 1993. Aluminum enhancement of plant growth in acid rooting media. A case of reciprocal alleviation of toxicity by two toxic cations. *Physiol. Plant.* 88:619-625.
26. KINRAIDE, T.B. 1997. Reconsidering the rhizotoxicity of hydroxyl, sulphate and fluoride complexes of aluminum. *J. Exp. Bot.* 48:1115-1124.
27. KOLLMEIER, M.; FELLE, H.H.; HORST, W.J. 2000. Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduce basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum? *Plant Physiol.* 122(3):945-956.
28. KONISHI, S.; MIYAMOTO, S.; TAKI, T. 1985. Stimulatory effects of aluminium on tea plants grown under low and high phosphorus supply. *Soil Sci. Plant Nutr.* 31:361-368.
29. LAZOF, D.B.; HOLLAND, M.J. 1999. Evaluation of the aluminum-induced root growth inhibition in isolation from low pH effects in *Glycine max*, *Pisum sativum* and *Phaseolus vulgaris*. *Australian J. Plant Physiol.* 26:147-157.
30. LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; BARCELO, J. 1995. Monitoring of aluminium-included inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to Al and proton toxicity. *Physiol. Plant.* 93:265-271.
31. MA, J.F. 2005. Plant root responses to three abundant soil minerals: Silicon, aluminum and iron. *Crit. Rev. Plant Sci.* 24(4):267-281.
32. MARSCHNER, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2ª ed. Academic Press, Londres. p.606-613.
33. MATSUMOTO, H. 1991. Biochemical mechanism of the toxicity of aluminum and the sequestration of aluminum in plant cells. En: R.J. Wright, V.C. Baligar, R.P. Murrmann, eds. *Plant-Soil Interactions at Low pH*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, p.825-838.
34. MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. 1987. Soil as a plant nutrient medium. En: *Principles of Plant Nutrition*, 4th Ed., International Potash Institute, p.56-61.
35. OSAKI, M.; WATANAD, T.; TADAMO, T. 1997. Beneficial effect of aluminium on growth of plants

- adapted to low pH soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* 43:551-563.
36. PANDA, S.K.; SINGHA, L.B.; KHAN, M.H. 2003. Does aluminium phytotoxicity induce oxidative stress in greengram (*Vigna radiata*)?. *Bulg. J. Plant Physiol.* 29(1-2):77-86.
37. RAYBURN, A.L.; BIRABAR, D.P.; BULLOCK, D.G.; McMURPHY, L.M. 1993. Nuclear DNA content in F1-hybrids of maize. *Heredity.* 70:294-304.
38. RENGEL, Z. 1992. Disturbance of cell Ca²⁺ homeostasis as a primary trigger of Al toxicity syndrome. *Plant Cell Environ.* 15:931-938.
39. RYAN, P.R.; DiTOMASO, J.M.; KOCHIAN, L.V. 1993. Aluminium toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *J. Exp. Bot.* 44:437-446.
40. SÁNCHEZ, P.A. 1977. Advances in management of Oxisols and Ultisols in tropical South America. En: Proceedings of the international seminar on soil, environment, and fertility management in intensive agriculture. Tokyo, Japón. p.535-566.
41. SALINAS, J. 1988. Adaptación de plantas a toxicidades de aluminio y manganeso. En: Fertilidad de suelos: Diagnóstico y control. S.C.C.S. Bogotá. p.379-400.
42. SILVA, I.R.; SMYTH, T.J.; ISRAEL, D.W.; RAPER, C.D.; RUFFY, T.W. 2001. Magnesium ameliorates aluminum rhizotoxicity in soybean by increasing citric acid production and exudation by roots. *Plant Cell Physiol.* 42:546-554.
43. SILVA, I.R.; SMYTH, T.J.; MOXLEY, D.F.; CARTER, T.E.; ALLEN, N.S.; RUFFY, T.W. 2000. Aluminum accumulation at nuclei of cells in the root tip: Fluorescence detection using lumogallion and confocal laser scanning microscopy. *Plant Physiol.* 123:543-552.
44. SYMEONIDIS, L.; ABOU ACIDA, M.M.; YUPSANIS, T. 2003. Aluminium toxicity effects on *Cucumis melo* and response of diphosphonucleoside kinases. *Biologia, Bratislava.* 59:133-139.
45. TESFAYE, M.; TEMPLE, S.J.; ALLAN, D.L.; VANCE, C.P.; SAMAC, D.A. 2001. Overexpression of malate dehydrogenase in transgenic alfalfa enhances organic acid synthesis and confers tolerance to aluminium. *Plant Physiol.* 127:1836-1844.
46. Von UEXKÜLL, H.R.; MUTERT, E. 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. En: Date, R.A.; Grundon, N.J.; Raymet, G.E.; Probert, M.E., eds. *Plant-Soil Interactions at low pH: Principles and Management.* Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, The Netherlands, p.5-19.
47. WETZEL, J.B.; AREF, S.; BALIGAR, V.C.; RAYBURN, A.L. 1999. A lack of nuclear DNA content variability among wheat near isolines differing in aluminium response. *Ann. Bot.*, 83:725-728.
48. YANG, Y.H.; CHEN, S.M.; ABDULLAHI, B.A.; 2001. Alleviation effect of different ratios of Al to Ca on Al toxicity for morphological growth of mungbean seedling. *J. Plant Nutr.* 24:573-583.
49. ZHANG, W.H.; RENGEL, Z. 1999. Aluminium induces an increase in cytoplasmic Ca²⁺ in intact wheat roots. *Australian J. Plant Physiol.* 26:401-409.

Recibido: Abril 15 de 2008

Aceptado: Junio 19 de 2009