



## Sistemas radicales de cultivos: extensión, distribución y crecimiento

### Crop root systems: extension, distribution and growth

Cabeza, R. A.<sup>a\*</sup>, Claassen, N.<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Talca.  
Avenida Lircay S/N, Talca, Chile. rcabeza@utalca.cl

<sup>b</sup> Section for Plant Nutrition and Crop Physiology, Faculty of Agriculture, Department of Crop Sciences,  
University of Goettingen. Carl-Sprengel-Weg 1, Goettingen 37075, Germany. nclaass@gwdg.de

#### ARTICLE INFO

*Article history:*  
Received 23.08.2017  
Accepted 21.03.2018

*Keywords:*  
Root density  
Root length  
Root/shoot ratio  
Root cycling

*Review,*  
Soil Science

*\*Corresponding author:*  
Ricardo Cabeza  
*E-mail address:*  
[rcabeza@utalca.cl](mailto:rcabeza@utalca.cl)

#### ABSTRACT

The roots are the plant organs responsible for water and nutrient absorption which are needed for adequate plant growth. Therefore, it is important to know both the extent and distribution of the root system into the soil since it determines the ability of the plant for mining soil resources, especially in poor soils or soils with low nutrient or water availability. The present work describes the root system of different crops and their relationships with the shoot, and how it determines the efficiency for nutrient uptake. On the other side, we review some morphological adaptations of the root system that improve the absorption of nutrients. This work also describes how the renewal of the root system occurs in a growing season and how it changes or adapts depending on environmental stress factors affecting the plants.

#### RESUMEN

Las raíces son los órganos encargados de la absorción de nutrientes y agua que son necesarios para el correcto desarrollo de las plantas. Por lo tanto, es importante conocer tanto la extensión como la distribución de las raíces en el suelo, ya que determinan la cantidad de recursos que pueden ser aprovechados por los cultivos, especialmente en situaciones de baja disponibilidad. El presente trabajo describe el tamaño radical de diversos cultivos y su relación con la parte aérea y cómo este determina la eficiencia de absorción de nutrientes. Por otro lado, se revisaron algunas adaptaciones morfológicas del sistema radical que otorgan ventajas a las plantas para absorber nutrientes. También describe la renovación del sistema radical en la estación de crecimiento del cultivo y cómo cambia o se adapta, dependiendo de factores ambientales que estresan a las plantas.

*Palabras clave:* densidad radical, largo radical, relación raíz/parte aérea, ciclaje de raíces.

#### INTRODUCCIÓN

Las raíces no solo son los órganos encargados de arraigar y ser el soporte mecánico de la parte aérea de las plantas en el suelo, sino además cumplen la importante función de absorber agua y nutrientes del suelo que son necesarios para el crecimiento de las plantas. Para un aprovechamiento óptimo de los nutrientes y agua, y al mismo tiempo minimizar el impacto ambiental, es conveniente conocer la cantidad y la distribución de las raíces en el perfil del suelo. También importa saber cómo se desarrolla el sistema radical a lo largo del ciclo vegetativo y cómo el estado nutricional de las plantas, la humedad del suelo y la intensidad del labo-

reo, afectan el desarrollo de las raíces. Con estos conocimientos se pueden concebir mejores prácticas de manejo y de rotación de cultivos que resulten en un uso óptimo de nutrientes del suelo y de los fertilizantes, así como también minimizar las pérdidas de nutrientes en sistemas agrícolas.

#### ESTRUCTURA DE LOS SISTEMAS RADICALES

##### Extensión y distribución de las raíces de cultivos agrícolas

La raíz es lo primero que brota de una semilla al germinar, es cilíndrica, alargada y posee geotropismo

positivo. De esta llamada raíz principal, se ramifican perpendicularmente raíces secundarias, llamadas de primer orden, que a su vez producen más ramificaciones de segundo orden, tercer orden, etcétera y cuyo ángulo de crecimiento es indefinido (Gola *et al.*, 1961). Esta proliferación de las raíces en todas las direcciones forma una estructura tridimensional, que permite a las plantas explorar todo el volumen del suelo con mayor o menor intensidad. Por ejemplo, en la parte superior del perfil del suelo en un cultivo de remolacha, la proliferación de las raíces es en general mayor que en el subsuelo, como se puede observar en la Figura 1. En la capa arable, que va hasta 30 cm de profundidad, se encuentra el 65% de las raíces, quedando solo un 35% de raíces que explora los restantes 70 cm del subsuelo. Esta distribución es bastante generalizada. Jackson *et al.* (1996) revisaron 6 estudios internacionales sobre distribución de raíces en cultivos anuales, y encontraron que en promedio el 70% de las raíces estaban en los primeros 30 cm del suelo, aunque con valores muy variables.

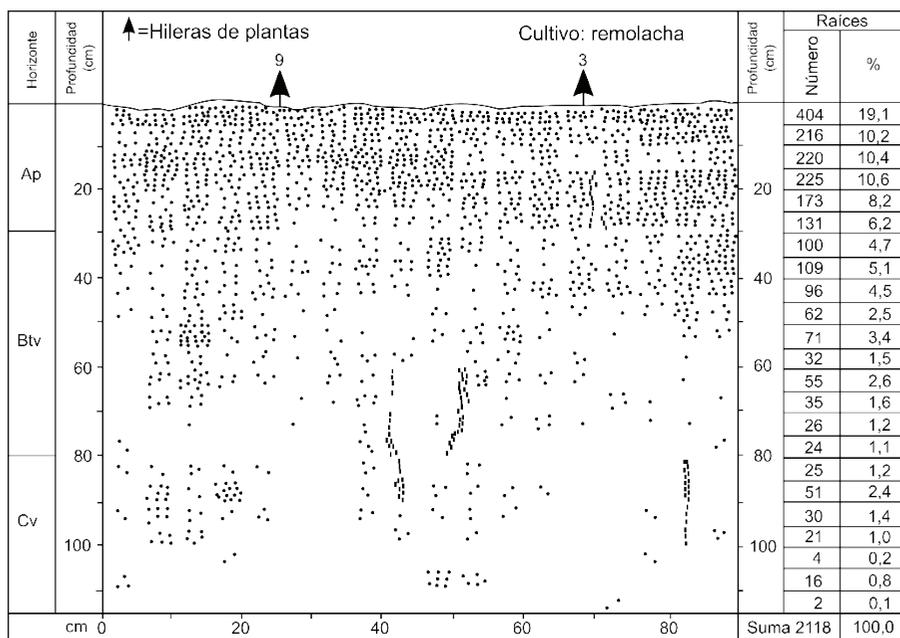
La distribución horizontal de las raíces es homogénea a lo ancho del perfil del suelo y no se observa una concentración de raíces en la hilera (Figura 1). Por otro

lado, en el cultivo de papa se observa una mayor concentración de raíces en el camellón cerca de la planta cuando es joven, pero cuando es adulta va aumentando la concentración de las raíces entre los camellones (Schmidtke *et al.*, 1999).

En el subsuelo la distribución de las raíces es más heterogénea, con regiones con más raíces y otras casi vacías (Figura 1). Esto probablemente se debe a que las raíces buscan su camino por grietas entre agregados del suelo o por bio-poros, como los canales de lombrices o de raíces pivotantes de cultivos anteriores (Lesturgez *et al.*, 2004).

El método del perfil de calicata de la Figura 1 es semi cuantitativo, pero ilustra bien la distribución de las raíces. Para tener datos más cuantitativos sobre peso fresco (también como medida de su volumen, ya que el peso específico de las raíces húmedas es de aproximadamente 1 g cm<sup>-3</sup>), peso seco, largo, radio y la superficie de las raíces, se usa el método de bloques o cilindros de suelo con extracción de todas las raíces mediante un lavado con agua (Cuadro 1 y 2).

En nutrición de cultivos es importante conocer la extensión del sistema radical y la densidad del largo de las raíces (RL<sub>v</sub>). Lo anterior significa: largo de raíz por



**Figura 1.** Distribución horizontal y vertical de las raíces de remolacha azucarera a fines del período de crecimiento en un perfil de suelo perpendicular a dos hileras indicadas con flechas y los números son las distancias, en cm, de las plantas al borde de la calicata. Cada punto en la gráfica representa 0,5 cm de raíz, y las rayas amontonadas linealmente en el subsuelo corresponden a raíces que crecieron en canales de lombrices (Schmid, 1991).

**Figure 1.** Horizontal and vertical distribution of sugar beet roots at the end of the growing season in a soil profile perpendicular to the sowing line. The numbers indicate the distance of the plants to the soil profile in cm. Each point on the chart represents 0.5 cm of root, and the small lines piled linearly in the subsoil correspond to roots growing in earthworm channels (Schmid, 1991).

unidad de volumen de suelo, por ejemplo, cm de raíz por cm<sup>3</sup> de suelo. Con este valor se puede calcular el promedio de la distancia entre raíces, mejor dicho la mitad de la distancia ( $r_1$ ), la cual permite estimar qué volumen de suelo disponible tiene una raíz para extraer nutrientes antes de competir con la raíz vecina.

El valor de  $r_1$ , en cm, se puede estimar de  $RL_v$  (cm cm<sup>-3</sup>) con la siguiente fórmula:

$$r_1 = \frac{1}{\sqrt{RL_v * \pi}} \quad (1)$$

Esta fórmula resulta de la idea que cada raíz está rodeada (en promedio) por un cilindro de suelo de radio  $r_1$ . Por ejemplo, si  $RL_v = 1 \text{ cm cm}^{-3}$ , entonces 1 cm de raíz está al centro de un cilindro de suelo de volumen de 1 cm<sup>3</sup> y de 1 cm de largo. De ahí se reemplaza en la ecuación 1 el valor de  $RL_v$  por 1, resultando un valor  $r_1$  de 0,56 cm.

El Cuadro 1 muestra la distribución y el tamaño del sistema radical de cuatro cultivos. Los datos son ejemplos que pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales, manejo agronómico y cultivar. La densidad del largo de las raíces ( $RL_v$ ) es máxima en la

**Cuadro 1.** Variación en profundidad de la densidad de largo de las raíces ( $RL_v$ ) para cuatro cultivos y la mitad de la distancia entre raíces vecinas ( $r_1$ ) (Claassen y Steingrobe, 1999).

**Table 1.** Variation in depth of root length density ( $RL_v$ ) for four crops and the average half distance between neighboring roots (Claassen and Steingrobe, 1999).

Profundidad del suelo (cm)	Densidad radical, $RL_v$				Mitad de la distancia entre raíces vecinas, $r_1$			
	Trigo	Maíz	Col rábano	Espinaca	Trigo	Maíz	Col rábano	Espinaca
	----- (cm cm <sup>-3</sup> ) -----				----- (cm) -----			
0-30	8,2	3,8	1,4	2,3	0,2	0,3	0,5	0,4
30-60	1,7	1,5	0,03	0,06	0,4	0,5	3,2	2,3
60-90	1,0	0,4	-	-	0,6	0,9	-	-
90-120	0,7	0,1	-	-	0,7	1,8	-	-
120-150	0,3	0,01	-	-	1,1	5,6	-	-
150-180	0,03	-	-	-	3,2	-	-	-
Largo total de raíces (km m <sup>-2</sup> )	36	17	4	7				
Superficie total de raíz* (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	34	16	4	7				

\*Suponiendo un radio de la raíz de 0,015 cm.

**Cuadro 2.** Propiedades morfológicas de las raíces y sus pelos radicales de siete cultivos (Föhse *et al.*, 1991).

**Table 2.** Root and root-hairs' morphological properties for seven crops (Föhse *et al.*, 1991).

Cultivo	Raíz		Pelos radicales			
	Radio	Número	Largo			Superficie
			promedio	máximo	total	
	mm	por mm raíz	mm	mm	mm mm <sup>-1</sup>	cm <sup>2</sup> cm <sup>-2</sup>
Espinaca	0,11	71	0,62	2,0	44	2,0
Raps	0,07	44	0,31	1,2	14	1,0
Tomate	0,10	58	0,17	1,0	10	0,5
Trigo	0,08	46	0,33	1,2	15	0,9
Cebolla	0,23	1	0,05	0,5	0,05	0,001
Ballica	0,07	45	0,34	1,2	15	1,1
Poroto	0,15	49	0,20	0,7	10	0,3

capa arada (de 0-30 cm de profundidad) y disminuye rápidamente en el subsuelo, tal como ya se observó en la Figura 1. El trigo tiene el mayor valor para  $RL_v$  y las raíces llegan por debajo de 1 m de profundidad e inclusive hay algunas por debajo de 1,5 m, mientras que las raíces de col rábano y de espinaca solo llegan hasta la capa de 30-60 cm de profundidad. Las raíces de estos dos cultivos no podrían aprovechar nutrientes o el agua del subsuelo, lo cual es importante para la absorción de  $N-NO_3^-$ . El largo total de las raíces va de 4 a 36 km  $m^{-2}$ , lo cual significa para una hectárea hasta nueve veces la circunferencia del globo terráqueo.

El Cuadro 1 también muestra la extensión del área superficial de las raíces, que es al mismo tiempo, la superficie de contacto entre las raíces y el suelo. Ella abarca de 7 a 34  $m^2$  por cada  $m^2$  de terreno.

El volumen promedio de suelo que está a disposición de cada raíz individual, es un cilindro cuyo radio está definido por la mitad de la distancia entre raíces,  $r_1$  (Cuadro 1). En la capa arada (0-30 cm) cada raíz de trigo está rodeada por un manto de suelo de 0,2 cm de espesor, mientras para col rábano es de 0,5 cm. Hay que considerar que el volumen del suelo es proporcional al cuadrado de  $r_1$ . A mayor profundidad, las raíces están más separadas y a 1 m de profundidad  $r_1 \geq 1$  cm. El valor de  $r_1$  hay que relacionarlo con la movilidad de los nutrientes en el suelo.

La densidad del largo de las raíces ( $RL_v$ ) y su distribución en el perfil del suelo son importantes para la absorción de nutrientes y agua. Para nutrientes de baja movilidad en el suelo, como por ejemplo P y K, la raíz puede extraerlos solo desde un delgado manto de suelo que rodea la raíz. El espesor de esa capa es de 0,1-0,2 cm para P y de 0,2-0,5 cm para K (Jungk y Claassen, 1997). En cambio para  $N-NO_3^-$ , el cual es móvil en el suelo, el espesor de suelo que rodea a la raíz puede llegar a tener 3 a 5 cm (Claassen y Steingrobe, 1999). Lo anterior es similar para la movilidad del agua. Una alta densidad de raíces en el suelo superficial, y por lo tanto, una distancia pequeña entre raíces vecinas ( $r_1$ ) es favorable para un buen aprovechamiento de P y K, debido a que sus concentraciones son mayores en esa zona. En cambio las pocas raíces en el subsuelo, incluso por debajo de 1 m de profundidad, son suficientes para aprovechar el  $N-NO_3^-$  o también el agua.

La importancia de las raíces en el subsuelo y de la profundidad de enraizamiento fue investigado por Thorup-Kirstensen (2006). En este estudio, el cultivo de repollo blanco tuvo un enraizamiento hasta 2 m de profundidad y extrajo 113 kg de N desde el subsuelo (>1 m de profundidad). En cambio las raíces de puerro, solo llegaron hasta 0,5 m y las de ballica y cebada hasta 1 m. Por lo tanto, cultivos de cobertura que posean enraizamiento profundo como repollo blanco o rábano forrajero (*Raphanus sativus* L.) (2 m) o la achicoria (*Cichorium intybus* L.) (2,5 m o más) pueden recuperar

eficientemente el N mineral que los cultivos de la rotación con raíces más superficiales dejan en el subsuelo.

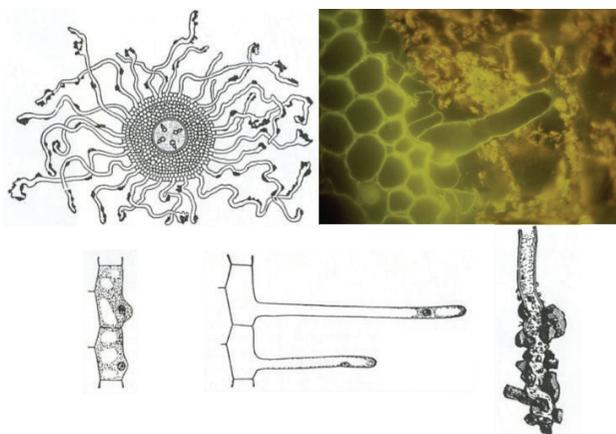
El conocimiento de la profundidad de enraizamiento, permite planificar las rotaciones con cultivos de cobertura que maximicen la absorción de nutrientes del suelo y minimicen los efectos ambientales negativos. Por ejemplo, aquellos provocados por la lixiviación de nutrientes, principalmente  $N-NO_3^-$  a aguas subterráneas. Además, debido a la importancia de las raíces para la absorción de nutrientes y agua, es deseable que se incluyan estas características en programas de mejoramiento genético de cultivos (Thorup-Kristensen y Rasmussen, 2015; Thorup-Kristensen y Kirkegaard, 2016).

## Pelos radicales

Los pelos radicales recubren las raíces de muchas plantas con menor o mayor densidad. No hay que confundir los pelos radicales con raicillas, es decir, raíces finas pero que anatómicamente son iguales a las raíces más gruesas. Los pelos radicales son un abultamiento o extensión de algunas de las células de la epidermis de la raíz, como se ve en la Figura 2.

Los pelos radicales, al igual que las células de la epidermis, tienen una pared celular y una membrana celular, citoplasma y núcleo. Por eso los pelos radicales son capaces de absorber nutrientes, lo cual además está favorecido por una acumulación preferencial de genes relacionados al transporte de nutrientes (Cui *et al.*, 2017). Esto es de gran importancia para nutrientes de poca movilidad, como sucede típicamente con el P.

La densidad con la cual las raíces están cubiertas con pelos radicales, así como su largo, varían con el cultivar



**Figura 2.** Los pelos radicales son una extensión de algunas de las células de la epidermis de la raíz. Esquema adaptado de Sitte *et al.* (1991) (Foto H.J. Altemüller).

**Figure 2.** Root hairs are an extension of root epidermal cells. Adapted from Sitte *et al.* (1991) (Photo H.J. Altemüller).

(Figura 3) y con la especie de cultivo (Cuadro 2), como también con el estado nutricional de las plantas. La deficiencia de P o N, por ejemplo, incrementa el crecimiento de los pelos radicales (Föhse y Jungk, 1983). Föhse y Jungk (1983) encontraron que es la concentración de P en la planta, más específicamente en la raíz, y no la concentración de P de la solución que baña la raíz, la que determina la intensidad del desarrollo de los pelos radicales. Recientemente, se ha estudiado la regulación genética que ejerce un bajo suministro de P sobre el desarrollo de los pelos radicales (Stetter *et al.*, 2015; Cui *et al.*, 2017).

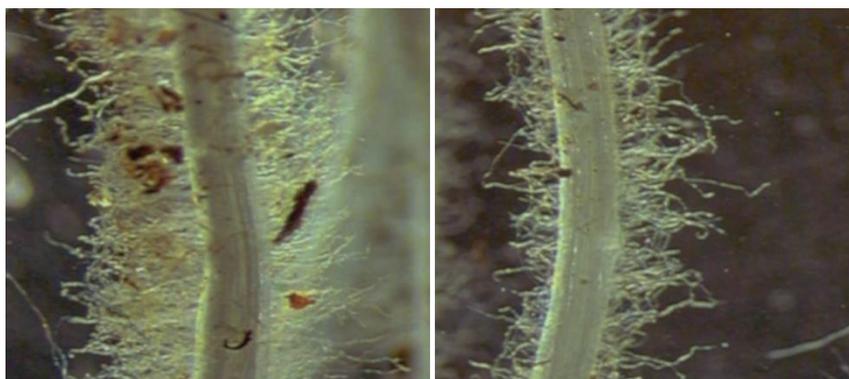
Los pelos radicales son de gran importancia para la absorción de nutrientes desde el suelo. Por un lado, los pelos radicales aumentan el área superficial de la raíz (Cuadro 2), por otro lado aumentan el volumen de suelo explorado por una unidad de raíz, lo cual parece ser más importante. Por ejemplo, el espesor del manto de suelo que aporta P a una raíz de espinaca es de 0,5 mm, en cambio con pelos radicales es de aproximadamente 1,2 mm (hay que tener en cuenta que el volumen de un cilindro aumenta con el cuadrado de su radio) (Föhse *et al.*, 1991). Varios autores han obtenido datos similares (Hendriks *et al.*, 1981; Gahoonia y Nielsen, 1997).

Cultivares de cebada que poseen abundantes pelos radicales largos, pueden absorber hasta el doble de P, incluso en condiciones de campo (Gahoonia y Nielsen, 1997) y obtener máximos rendimientos a niveles inferiores de P que variedades con menos pelos radicales y más cortos (Gahoonia y Nielsen, 2004; Haling *et al.*, 2016). Debido a la importancia de los pelos radicales para la absorción de P, sumado a la variabilidad genética que controla su desarrollo, hacen que sea importante incluir estas características en los programas de mejoramiento de cultivos (Gahoonia y Nielsen, 2004; Vandamme *et al.*, 2013).

### Raíces en conglomerados

Las raíces en conglomerado o “cluster roots” son un cambio en la arquitectura del sistema radical que muestran algunas especies en respuesta a la baja disponibilidad de nutrientes (por ejemplo P, N, Fe) (Marchner, 1995). Estas estructuras son el resultado de la proliferación de raicillas laterales que crecen a corta distancia unas de otras (Figura 4), formando un conglomerado de raíces, las cuales poseen una alta actividad respiratoria debido a la gran tasa de exudación de ácidos carboxílicos. Estos ácidos se concentran en el volumen de suelo alrededor de las raíces conglomeradas, pudiendo solubilizar nutrientes y haciéndolos más disponibles para las plantas (Shane y Lambers, 2005).

Muchas especies son capaces de desarrollar raíces en conglomerados, como las de la familia de las proteáceas, de las cuales también deriva el nombre de raíces proteoideas. Un ejemplo es *Gevuina avellana* Molina, la cual crece en suelos volcánicos de Chile y desarrolla raíces en conglomerado para movilizar P mediante la exudación de ácidos orgánicos (Ramírez *et al.*, 2004). Sin embargo, otras plantas pertenecientes a otras familias también pueden producir raíces en conglomerado, como por ejemplo el caso de la leguminosa lupino blanco (*Lupinus albus* L.) (Shu *et al.*, 2007). Una de las características de las raíces en conglomerado es la producción concentrada de ácidos orgánicos, como el ácido málico y cítrico, en lugares con mayor concentración de P, incrementando así, su solubilidad en el suelo (Shane y Lambers, 2005; Shu *et al.*, 2007; Lambers *et al.*, 2012). El uso de lupino blanco en cultivos mixtos permite aumentar al doble la absorción de P en trigo, comparado a trigo en monocultivo (Horst y Waschkies, 1987). La absorción de otros nutrientes como el Fe y el



**Figura 3.** Pelos radicales de dos variedades de cebada, a la izquierda variedad Salka, largo de los pelos radicales  $1,10 \pm 0,16$  (mm) y número  $30 \pm 6$  por mm de raíz, a la derecha variedad Zita, largo de los pelos radicales  $0,63 \pm 0,18$  (mm) y número  $18 \pm 4$  por mm de raíz (Foto: T. S. Gahoonia).

**Figure 3.** Root hair of two barley cultivars, left Salka, length of root hair  $1.10 \pm 0.16$  (mm) and  $30 \pm 6$  root hairs per mm of root, right Zita, length of root hairs  $0.63 \pm 0.18$  (mm) and  $18 \pm 4$  root hairs per mm of root (Photo: T. S. Gahoonia).



**Figura 4.** Raíces en conglomerado de *Gevuina avellana* creciendo en un suelo de origen volcánico (Andisol) con alta capacidad tampón para P y baja disponibilidad de P (Foto: N. Claassen).

**Figure 4.** Cluster roots of *Gevuina avellana* grown in an Andisol with high P buffer power and low P availability (Photo: N. Claassen).

Mn también se ve afectada en cultivos mixtos (Wiche *et al.*, 2016).

## RELACIONES ENTRE LA RAÍZ Y LA PARTE AÉREA

### Factores de crecimiento de la raíz y de la relación raíz/parte aérea (R/PA)

En botánica es más común hablar de la relación parte aérea a raíz (shoot/root, S/R ratio) porque se quiere expresar como están distribuidos los fotoasimilados dentro de la planta. Sin embargo, en nutrición vegetal se quiere expresar cuantas raíces suplen de nutrientes a la parte aérea y por eso se usa la relación raíz a parte aérea (R/PA). La raíz tiene la función de suplir a la parte aérea con agua y nutrientes minerales, por eso, es de esperar que el desarrollo de las raíces y el de la parte aérea estén mutuamente relacionados.

La parte aérea, en general, se caracteriza con su peso seco, mientras que para la raíz se quiere describir el tamaño o dimensión del cuerpo absorbente. Por lo tanto, para describir el tamaño del sistema radical, es más común usar el peso fresco, el cual equivale al volumen de la raíz, el largo o el área superficial de la raíz.

La relación R/PA tiene importancia para la nutrición de las plantas. Si un cultivo posee una baja cantidad de raíces, llevando a tener una baja relación R/PA, este no alcanzará el rendimiento máximo a un bajo suministro de P. Este es el caso de la cebolla (1 cm mg<sup>-1</sup>) presenta-

do en el Cuadro 3, que solo alcanza un 19% del rendimiento máximo, mientras que ballica y trigo obtienen un 90%. Por lo tanto, la cebolla es menos eficiente para absorber P que los otros cultivos. Sin embargo, la relación entre R/PA y la eficiencia de P no es lineal, ya que para raps con 1/3 o un 1/4 de las raíces que poseen la ballica o el trigo, este obtiene un rendimiento relativo similar. Así, no solo importa la cantidad de raíces, sino también la capacidad de cada raíz individual para extraer nutrientes del suelo. De este modo, las raíces de raps serían más eficientes para absorber P desde el suelo que las raíces de las otras especies. Esta diferencia se puede deber a la cantidad de pelos radicales o a la capacidad de exudar protones o ácidos orgánicos, aumentando así la absorción de P por unidad de raíz.

### Edad de la planta

En general, se observa que en cultivos anuales las plantas jóvenes invierten más fotoasimilados en desarrollar el sistema radical, inclusive superando el desarrollo de la parte aérea, pero esta tendencia después cambia fuertemente. Por ejemplo, para trigo cultivado en Alemania a mediados de abril (Figura 5), la planta ha invertido más en el desarrollo de la raíz (R) que en la parte aérea (PA), con una relación  $R_{\text{neto}}/PA$  igual a 18 (inicio del periodo vegetativo). En ese momento, el sistema radical neto ya alcanza un 55%, mientras que la parte aérea solo un 0,5% de su desarrollo máximo.

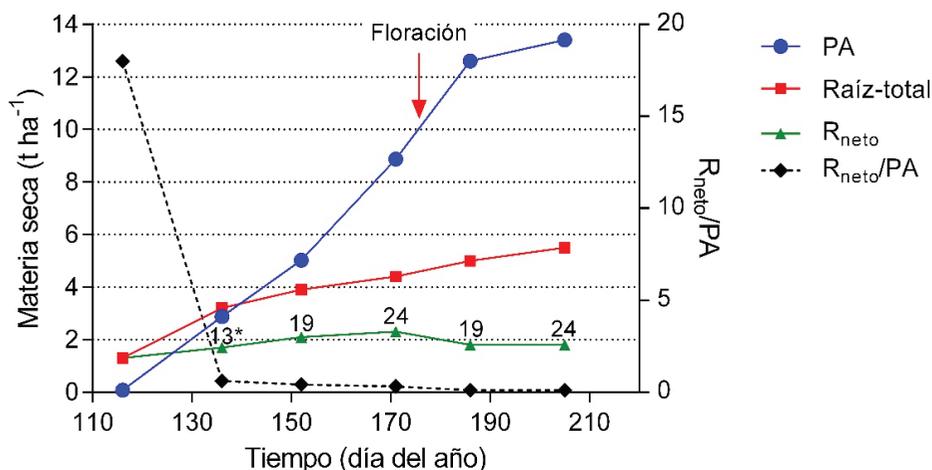
**Cuadro 3.** La relación raíz-parte aérea (R/PA), dada en cm de raíz por mg de parte aérea) de siete cultivos bajo suministro óptimo de P y el rendimiento con una dosis insuficiente de P relativo al rendimiento máximo (Datos extraídos de Föhse *et al.* (1988)).

**Table 3.** Root to shoot ratio (R/S), as root length in cm per weight of shoot) for seven crops grown under optimal P level and relative yield under P deficiency (Data taken from Föhse *et al.* (1988)).

Cultivo	Relación R/PA con suministro óptimo de P	Rendimiento relativo con una fertilización de 5 mg P 100g suelo <sup>-1</sup>
	cm mg <sup>-1</sup>	% del rendimiento máximo
Cebolla	1	19
Ballica italiana	20	81
Trigo	14	88
Raps	5	82
Tomate	3	57
Espinaca	12	58
Porotos	4	40

Luego el crecimiento de la raíz (sistema radical neto) es relativamente lento y alcanza su máximo alrededor de la floración, mientras que la parte aérea crece rápida y continuamente hasta la madurez fisiológica. Debido al crecimiento desigual de la raíz y de la parte aérea, la relación  $R_{\text{neto}}/PA$  va disminuyendo rápidamente, llegando a ser de solo 0,14 en el momento de la cosecha. Otras investigaciones muestran resultados similares para trigo y cebada (Müller, 1988), trigo y remolacha (Claassen, 1994) y trigo, maíz y maní (Singh, 2003).

En la parte aérea, los tallos y hojas que se producen al principio permanecen hasta el final del periodo vegetativo, en cambio en el suelo, hay un continuo ciclaje de raíces, es decir, mientras nacen nuevas raíces otras mueren. Este ciclaje se puede estudiar directamente con rizotrones, observando la aparición de nuevas raíces y la desaparición de otras. La Figura 5 muestra la producción de raíces nuevas en lapsos de dos a tres semanas usando el método del "ingrowth core" (Steingrobe *et al.*, 2000). La suma de las raíces nuevas producidas en cada lapso de tiempo entrega la producción total de raíces. La diferencia entre producción total y raíz neta entrega la cantidad de raíces que murieron. Al final del periodo vegetativo (Figura 5), la producción total fue tres veces mayor que el sistema de raíz neto,



**Figura 5.** Comparación del desarrollo de la raíz y de la parte aérea (PA) de trigo en Alemania. " $R_{\text{neto}}$ " son las raíces existentes en el suelo en el día indicado y la "Raíz-total" es el total de raíces producidas hasta el día indicado, incluyendo las raíces que ya murieron hasta ese momento. La diferencia entre "Raíz-total" y " $R_{\text{neto}}$ " da la cantidad de raíces muertas. El peso de las raíces fue estimado del largo y del radio de las raíces, suponiendo un contenido de materia seca del 10%. El período vegetativo se inicia en marzo, que corresponde aproximadamente al día 75 del año. En la primera medición (día 116) la PA pesó 0,07 t ha<sup>-1</sup>. La planta primero invierte en desarrollar raíces y luego la parte aérea. \*Indica la edad promedio de las raíces. Adaptado de Steingrobe *et al.* (2001).

**Figure 5.** Comparison of root and shoot (PA) development of wheat in Germany. " $R_{\text{neto}}$ " are the amount of roots in the soil in a particular moment and the "Raíz-total" is the total roots produced including the roots that died up to that moment. The difference between "Raíz-total" and " $R_{\text{neto}}$ " equals the dead roots. Root weight was estimated from root length and radius, assuming a dry matter content of 10%. The vegetative season begins in March, which corresponds to about the 75<sup>th</sup> day in the year. At the first measurement (day 116) shoot was 0.07 t ha<sup>-1</sup>. The crop first develops roots and then shoots. \*Indicates the average age of the roots. Adapted from Steingrobe *et al.* (2001).

lo cual significa que el sistema radical se renovó tres veces durante el periodo vegetativo.

El continuo ciclaje o renovación de las raíces tiene importancia para la absorción de nutrientes del suelo, porque las raíces en realidad, son más jóvenes de lo que parecen si solo se observa el valor de raíz neto. Por ejemplo, las raíces que se observan en el día 170 ya están hace 40 días, y por lo tanto, su edad sería de al menos 40 días. Las raíces son activas absorbiendo nutrientes por 10 a 20 días, después se suberizan y la absorción de nutrientes decae rápidamente. Esto significaría que las raíces a los 170 días no podrían suplir nutrientes a la parte aérea que aún crece fuertemente. Debido a la continua renovación de las raíces, estas solo tienen una edad promedio de 24 días y aún tienen el potencial de absorber nutrientes. A esto se suma que alrededor de las raíces maduras, la rizósfera se empobrece de nutrientes, reduciendo la capacidad del suelo de suministrar nutrientes a la raíz.

Para el suministro de nutrientes a la parte aérea, no importa cuántas raíces hay con respecto al total de la parte aérea (relación  $R_{\text{neto}}/PA$ ), sino cuantas raíces hay con respecto a las nuevas partes (hojas, tallos, frutos, entre otras) que están creciendo y tienen que ser suplidas de nutrientes. Por lo tanto, es más importante el largo de raíz en relación al crecimiento nuevo de la parte aérea. Lo anterior está dado por la relación 'tamaño del sistema radical a tasa de crecimiento parte aérea'. En el Cuadro 4 se muestran datos de esta relación para trigo y remolacha azucarera.

En ambos cultivos, las plantas jóvenes poseen muchas raíces en relación a la baja tasa de crecimiento de

la parte aérea, lo cual resulta en que las plantas jóvenes tienen más raíces para suplir el crecimiento nuevo. En el periodo de máximo crecimiento, a mitad del periodo vegetativo, es cuando las plantas tienen menos raíces por cada nuevo tejido producido. En esa época la exigencia de absorción de nutrientes por cada unidad de raíz es máximo. A pesar de esta situación es más común observar deficiencias nutricionales en plantas jóvenes (Claassen *et al.*, 1990; Bhadoria *et al.*, 2001). Aparentemente en esos estadios las raíces aún no han desarrollado estrategias para movilizar nutrientes de baja solubilidad en el suelo.

### Nutrientes minerales

El estado nutricional de las plantas y factores ambientales afectan el crecimiento de las raíces y la relación R/PA, ya sea directa o indirectamente. Por ejemplo, la densidad aparente del suelo dificulta la extensión de las raíces directamente, mientras que los nutrientes afectan la fotosíntesis y la distribución de los fotoasimilados dentro de la planta.

En general, cuando la disponibilidad de N (Figura 6) o de P (Figura 7 y Cuadro 5) se hace limitante, primero se reduce el crecimiento de la parte aérea mientras que el crecimiento de las raíces recién se reduce cuando la deficiencia se hace más fuerte. En las Figuras 6 y 7 se observa que el crecimiento de la raíz se reduce recién cuando el peso de la parte aérea ya ha disminuido en aproximadamente un 30 a 50%. Como consecuencia, una deficiencia de N o de P lleva a un aumento de la relación R/PA.

**Cuadro 4.** Cantidad de raíces (largo de raíz, RL) disponibles para suplir de nutrientes al crecimiento nuevo de la parte aérea ( $\Delta M/\Delta t$ ) de remolacha azucarera y trigo de invierno durante el período vegetativo (Datos propios no publicados).

**Table 4.** Root length (RL) available to take up nutrients for growth of new aerial organs ( $\Delta M/\Delta t$ ) in sugar beet and winter wheat during vegetative growth (Unpublished data).

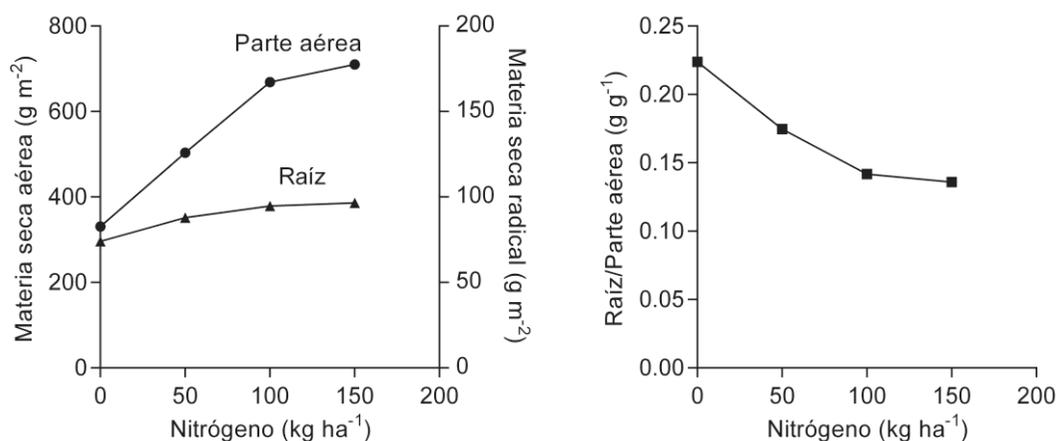
Fecha/Período, t	Largo de raíz, RL	Tasa de Crecimiento Parte aérea, $\Delta M/\Delta t$	RL ( $\Delta M/\Delta t$ ) <sup>-1</sup>
d	10 <sup>3</sup> km ha <sup>-1</sup>	kg ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	km (kg/d) <sup>-1</sup>
----- Remolacha azucarera -----			
1/6 - 29/6	50	44	1139
29/6 - 27/7	66	252	263
27/7 - 24/8	100	252	369
24/ - 5/10	140	175	798
----- Trigo -----			
17/4 - 12/5	67	15	4473
12/5 - 2/6	143	136	1051
2/6 - 23/6	228	300	760
23/6 - 14/7	262	371	706
14/7 - 12/8	236	≈ 0	

A diferencia del N o del P, las deficiencias de K y Mg, pero principalmente de Mg, resultan en la reducción de la relación R/PA (Cuadro 5).

La explicación para estos comportamientos está en el efecto de cada nutriente sobre la expansión de la hoja, la fotosíntesis y la carga de fotoasimilados en el floema (Cakmak *et al.*, 1994a; Cakman *et al.*, 1994b; Mollier y Pellerin, 1999). A una deficiencia de P las plantas reaccionan primero con una menor expansión de la hoja (Fredeen *et al.*, 1989), pero como la fotosíntesis continúa, existe una acumulación de fotoasimilados en la hoja que se exporta por el floema a la raíz (Cuadro 5). Esto causa un aumento de la relación R/PA, y en algu-

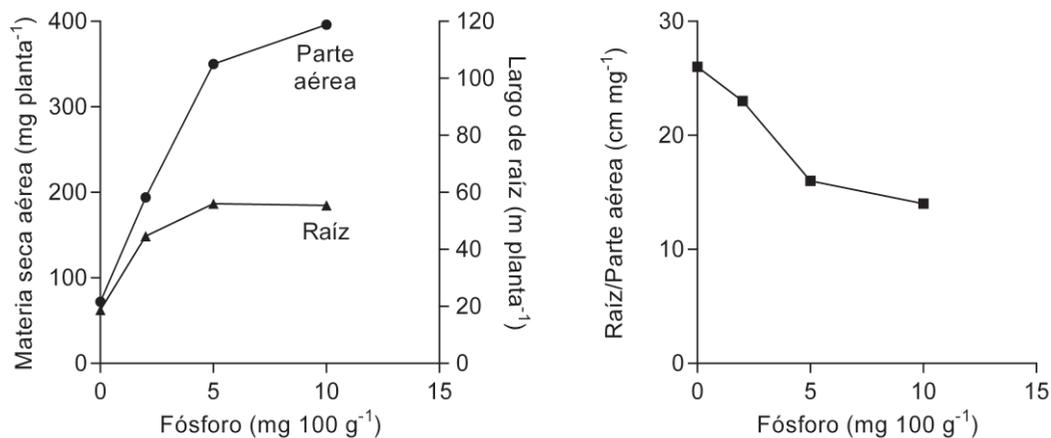
nos casos, una deficiencia leve o latente de P produce un sistema radical mucho más grande (dos a tres veces) que el de plantas con suficiente P (Cakmak *et al.*, 1994b; Mollier y Pellerin, 1999; Bhadoria *et al.*, 2004). Debido a que la hoja de plantas deficientes en P se expande menos, se intercepta menos luz, hay menos fotosíntesis, y por lo tanto, menos crecimiento tanto de la parte aérea como de la raíz. Sin embargo, la raíz está siempre favorecida en relación a la parte aérea, de ahí que la relación R/PA es mayor en plantas deficientes en P.

Las deficiencias de K y Mg, pero principalmente Mg, producen en porotos una reducción de la relación R/PA (Cuadro 5). Cuando la concentración de Mg o K



**Figura 6.** Efecto de la disponibilidad de N sobre el crecimiento de la parte aérea, de la raíz y la relación Raíz/Parte aérea (R/PA) de cebada 74 días después de la siembra. Adaptado de Welbank *et al.* (1974).

**Figure 6.** Effect of N availability on the growth of shoots (Parte aérea), roots (Raíz) and their relationship (R/S) in barley 74 days after sowing. Adapted from Welbank *et al.* (1974).



**Figura 7.** Efecto de la disponibilidad de P sobre el crecimiento de la parte aérea, la raíz y la relación Raíz/Parte aérea (R/PA) de trigo en un experimento en macetas de 41 días de duración. Adaptado de Föhse *et al.* (1988).

**Figure 7.** Effect of P availability on the growth of shoots (Parte aérea), roots (Raíz) and their relationship (R/S) in a pot experiment with wheat. Adapted from Föhse *et al.* (1988).

**Cuadro 5.** Efecto de la deficiencia de P, K y Mg sobre el rendimiento de la parte aérea (PA), la relación Raíz/Parte aérea (R/PA) y sobre la concentración de sacarosa en la hoja y la tasa de su exportación desde la hoja en porotos a 12 días de la germinación. Las plantas crecieron en solución nutritiva completa o con concentración baja (deficiente) de P, K o Mg (Cakmak *et al.*, 1994a; Cakmak *et al.*, 1994b).

**Table 5.** Effect of P, K and Mg deficiency on shoot yield (PA), root-shoot ratio (R/PA) and sucrose concentration of the leaf and its transport in bean 12 days after germination. The plants were grown in either full nutrient solution or with low P, K or Mg concentration (Cakmak *et al.*, 1994a; Cakmak *et al.*, 1994b).

Deficiencia	Rendimiento relativo, PA %	R/PA $g\ g^{-1}$	R/PA %	Sacarosa (equivalentes de glucosa)	
				En hoja $mg\ g^{-1}\ MS^{(1)}$	Exportada de la hoja $mg\ g^{-1}\ MF^{(2)}\ 8h^{-1}$
Control	100	0,20	1,0	16	3,5
P	31	0,56	2,7	20	2,9
K	47	0,15	0,7	76	1,7
Mg	59	0,10	0,5	108	0,7

<sup>(1)</sup> MS = materia seca; <sup>(2)</sup> FM = materia fresca

en la hoja es baja, la exportación de fotoasimilados es parcialmente inhibida causando su acumulación en la hoja. Como consecuencia existe un menor suministro de fotoasimilados a la raíz, disminuyendo su crecimiento, lo cual resulta en una relación R/PA más baja.

Algo similar se observó en algodón bajo deficiencia de K (un 43% del rendimiento máximo y 1% de K en la materia seca), en donde se redujo la relación R/PA (en peso) de 0,25 a 0,19, y aumentó la concentración de sacarosa en la hoja (Gerardeaux *et al.*, 2009). En maíz también se registró una reducción de la relación R/PA bajo deficiencia de K, disminuyendo de 0,32 a 0,22 (Jordan-Meille y Pellerin, 2008). Sin embargo, también hay varios estudios donde una deficiencia de K no produce un cambio claro de la relación R/PA (Trehan y Claassen, 1998; Samal, 2007).

Mientras la reacción a una deficiencia de N o P, en general, causa un aumento de la relación R/PA, una deficiencia de K o Mg no siempre afecta la relación R/PA de la misma manera. Por ejemplo en arroz, una deficiencia de K en el suelo causó un aumento de la relación R/PA (Carmeis *et al.*, 2017), así como también en trigo (Andrews *et al.*, 1999). En un experimento con un suelo "fijador de K" y de bajo nivel para K, El Dessougi *et al.* (2002) encontraron que para trigo, cebada y remolacha, la relación R/PA era mayor que con alto suministro de K. Esto también se confirmó en ensayos de campo. A bajo y alto nivel de K en el suelo, el rendimiento de la parte aérea fue similar, en cambio la raíz, pero sobre todo el rendimiento de remolacha, fue significativamente más bajo con deficiencia de K en el suelo (El Dessougi, 2001; Schilling *et al.*, 2016). Esto muestra que frecuentemente una deficiencia de K reduce el transporte de fotoasimilados a la raíz y a órganos subterráneos de reserva.

## FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO DE LAS RAÍCES

### Densidad aparente, contenido de agua del suelo e intensidad del laboreo

La densidad aparente y el contenido de agua del suelo se tratarán juntos en esta parte, debido a que ambos factores afectan la dureza del suelo o la resistencia mecánica a la penetración.

A medida que el suelo se seca o se compacta se vuelve más duro y aumenta la resistencia a la penetración de un penetrómetro o de una raíz. La raíz al crecer en el suelo, se abre camino empujando las partículas del suelo hacia los costados, ya que los poros del suelo tienen en su gran mayoría un diámetro muy inferior al diámetro de la raíz, sobre todo de las raíces primarias. La dificultad con la cual la raíz puede abrirse camino depende de qué tan apretadas están las partículas del suelo y con qué facilidad se deslizan unas sobre otras, lo cual a su vez depende del contenido de agua del suelo. Además hay que considerar que las raíces de un sistema radical difieren mucho en su diámetro o radio.

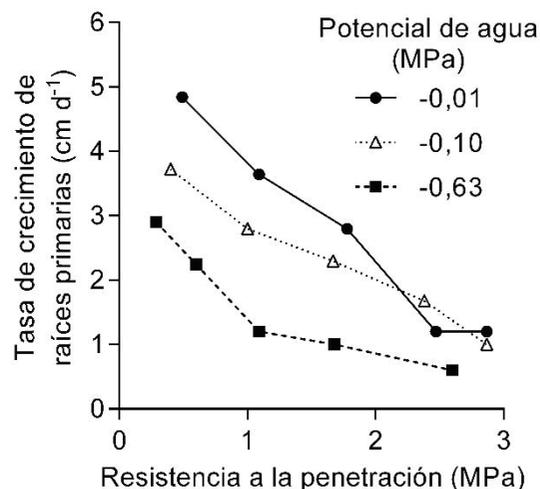
La raíz que sale de la semilla germinando se alarga en sentido vertical y constituye la raíz principal (Gola *et al.*, 1961). Los cereales, además de la raíz principal que nace de la semilla, presentan raíces adventicias seminales que nacen de los primeros internodios del tallo. El radio y crecimiento de estas raíces adventicias son similares a las de la raíz principal. De la raíz principal y de las raíces adventicias seminales se separan las raíces secundarias con sus ramificaciones que crecen en ángulos no definidos. De esa manera, aunque la raíz principal crece en sentido vertical, el sistema radical forma

una red tridimensional, explorando el suelo en todas las direcciones (ver Figura 1). Mientras las raíces primarias tienen un radio de 0,3-0,5 mm, las raíces secundarias tienen un radio menor, de 0,1-0,2 mm (Veen y Boone, 1990; Hoffmann y Jungk, 1995; Seiffert *et al.*, 1995).

El crecimiento de raíces relativamente gruesas, como la raíz principal de una semilla germinando de aproximadamente 0,5 mm de radio, se reduce fuertemente al aumentar la compactación del suelo indicada por la resistencia mecánica a la penetración (Figura 8). Por otra parte, el contenido de agua tiene un efecto específico sobre el crecimiento de las raíces. Si se compara el crecimiento de raíces en suelos con igual resistencia a la penetración, pero con distinto contenido de agua, el crecimiento de las raíces es menor en el suelo con menos agua (Figura 8). De ahí resulta que el efecto de la dureza del suelo y del contenido de agua del suelo son aditivos (Veen y Boone, 1990). En el experimento mencionado se taparon las plantas con un plástico, reduciendo la evapotranspiración a un mínimo, así las plantas en los suelos con menos agua no sufrieron estrés hídrico.

El crecimiento de raíces más finas, por ejemplo raíces secundarias con un radio de 0,1-0,2 mm, es afectado de manera diferente (Cuadro 6). En el experimento ilustrado en el Cuadro 6, se permitió que las raíces pasaran del suelo a una solución nutritiva ubicada debajo del suelo, facilitando la absorción de agua y evitando un estrés hídrico en los suelos con diferentes contenidos de agua. La tasa de crecimiento relativo de las raíces ( $RGR_R$ ) creciendo en el suelo ( $RGR_R$ , en  $\text{cm cm}^{-1}\text{d}^{-1} = \text{d}^{-1}$ ), no es afectada por la densidad aparente del suelo, aunque esta aumente de  $1,2 \text{ g cm}^{-3}$  a  $1,6 \text{ g cm}^{-3}$  y la resistencia mecánica a la penetración aumente en un factor de 2 a 7. En cambio, el contenido de agua del suelo afecta la  $RGR_R$  fuertemente. En un suelo seco la  $RGR_R$  es solo

la mitad de la  $RGR_R$  de un suelo más húmedo, aunque la resistencia a la penetración es similar y a veces aún mayor. La humedad del suelo es un factor determinante del crecimiento de las raíces, en cambio la resistencia a la penetración parece tener menor efecto. Este es el caso para las raíces secundarias de radio más peque-



**Figura 8.** Influencia de la resistencia mecánica a la penetración del suelo a la tasa de crecimiento de la raíz principal de maíz a tres niveles de potencial del agua del suelo entre los 3-9 días de la germinación (Veen y Boone, 1990). Cambios en la resistencia mecánica a la penetración se obtuvieron por compactación y humedecimiento del suelo.

**Figure 8.** Effect of soil penetration resistance on the rate of maize root growth at three soil water potentials between 3 to 9 days after germination (Veen and Boone, 1990). Changes of soil mechanical penetration resistance were obtained by compaction and wetting of the soil.

**Cuadro 6.** Efecto de la densidad aparente, contenido de agua del suelo y resistencia mecánica a la penetración (RMP), (valores relativos) sobre el crecimiento de las raíces de maíz expresado en tasa de crecimiento relativo ( $RGR_R$ , en  $\text{cm cm}^{-1}\text{d}^{-1} = \text{d}^{-1}$ ) entre 11 y 19 días después de la germinación. Las plantas, aún en suelo seco, no sufrieron estrés hídrico, ya que las raíces hasta los 11 días atravesaron la capa de suelo hacia una solución nutritiva. Por lo tanto, el efecto del agua del suelo sobre el crecimiento de las raíces es un efecto directo de la humedad del suelo (Seiffert *et al.*, 1995).

**Table 6.** Effect of soil water content, soil bulk density and soil mechanical resistance (RMP), (relative values) on root growth, expressed as relative root growth rate ( $RGR_R$ , given in  $\text{cm cm}^{-1}\text{d}^{-1} = \text{d}^{-1}$ ) between day 11 and 19 after germination. Plants, even in dry soil, had no water stress, because during the first 11 days, before measurements began, the roots had grown through the soil layer into a nutrient solution underneath. Therefore, effects of soil water on root growth was a direct effect of soil water and not a possible effect of water stress of the plants (Seiffert *et al.*, 1995).

Densidad aparente $\text{g cm}^{-3}$	Contenido de agua del suelo entre los días 11 y 19 ( $\text{g g}^{-1}$ )					
	19,0		14,2		10,7	
	$RGR_R, \text{d}^{-1}$	RMP	$RGR_R, \text{d}^{-1}$	RMP	$RGR_R, \text{d}^{-1}$	RMP
1,2	0,21	40	0,16	55	0,09	65
1,4	0,19	90	-	-	0,10	205
1,6	0,20	85	0,14	250	0,10	470

ño, pero como se indicó anteriormente, para las raíces primarias más gruesas, ambos factores afectan el crecimiento de las raíces (Figura 8).

En remolacha azucarera se observó algo similar, a uno o dos días de la germinación, la compactación del suelo redujo el crecimiento de la raíz principal, aunque posteriormente el crecimiento relativo de las raíces secundarias ( $RGR_R$ ) no fue afectado (Hoffmann, 1993).

Las diferencias en el comportamiento de las raíces primarias y secundarias tal vez se deban a su radio. La raíz principal de radio más grueso no puede crecer por los poros del suelo, crece abriéndose camino y sin acomodarse a las irregularidades de los agregados del suelo. En cambio, las raíces secundarias tienen un radio menor, pudiendo crecer por los poros del suelo y acomodarse a sus irregularidades (poros gruesos y agregados).

En el campo se ha observado que la lluvia, por ende, el contenido de agua del suelo afecta el crecimiento de las raíces. Por ejemplo en maíz, la cantidad de raíces en el suelo superficial (0-15 cm) al momento de la floración aumenta con la lluvia acumulada en las tres semanas anteriores (Figura 9).

Además, en el campo la planta se enfrenta a un suelo con horizontes que se diferencian en su densidad aparente debido a procesos pedogenéticos o a su manejo. Los horizontes no se secan homogéneamente, esto normalmente ocurre de arriba hacia abajo. Estas diferencias en profundidad de los horizontes, le permiten a la

planta desviar en parte su actividad a las zonas del suelo que son más favorables al crecimiento de las raíces.

Cuando no llueve se seca primero el suelo superficial y la planta reacciona con un reducido crecimiento de las raíces en esa capa. Sin embargo, en algunos casos el crecimiento de las raíces es compensado con un aumento del crecimiento en el subsuelo, como se observa en la Figura 10.

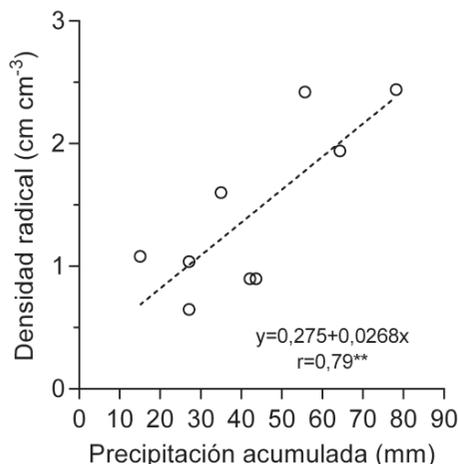
En el campo, el suelo puede compactarse por el tráfico de maquinaria pesada o por el manejo del suelo. Los suelos con laboreo regular, en general, son más sueltos que los suelos de mínima labranza o siembra directa. El paso repetido de maquinaria compacta la capa arable (Cuadro 7), pero al efectuar la siembra se vuelven a soltar los primeros cm del suelo. Sin embargo, entre los 10 y 30 cm el suelo sigue compactado. La planta reacciona con un menor crecimiento de raíces en esa capa, lo cual es compensado con más raíces en los primeros 10 cm del suelo.

En el ejemplo ilustrado en el Cuadro 7, también llegan menos raíces al subsuelo. La compactación de solo una parte del perfil del suelo le permite a la planta compensar, en parte, esa situación negativa aumentando la producción de raíces en las partes del suelo no compactadas. Una reacción similar se ha encontrado para el trigo, el cual produce más raíces en el subsuelo cuando el suelo superficial se seca (Figura 10).

En el manejo del suelo de mínima labranza o de siembra directa, el suelo se compacta por falta de laboreo. Pero la falta de laboreo también permite que los bio-poros y grietas en el suelo mantengan su continuidad, lo cual permite a las raíces encontrar vías para explorarlo (Stirzaker *et al.*, 1996). Así, el crecimiento de las raíces en cultivos de siembra directa es favorecido en comparación a siembras realizadas en suelos con laboreo tradicional (Lampurlanés *et al.*, 2001; Lampurlanés y Cantero-Martínez, 2003).

## CONCLUSIONES

Los sistemas radicales de los cultivos varían ampliamente en extensión y distribución en el perfil del suelo. En algunos cultivos, como por ejemplo el trigo, el largo total de las raíces llega a más de  $30 \text{ km m}^{-2}$  de terreno, mientras que para espinaca o col rábano es de solo  $4\text{-}7 \text{ km m}^{-2}$ . La mayor parte de las raíces (70% o más) se concentra en el suelo superficial (0-30 cm) y la profundidad de enraizamiento varía entre 50 a 100 cm, y en algunos cultivos las raíces pueden llegar hasta 2 m de profundidad. El recubrimiento de las raíces con pelos radicales también es muy variable, mientras en algunos cultivos las raíces son casi glabras, en otros están cubiertas por una densa proliferación de pelos radicales. Estos aumentan el área superficial de las raíces, y con eso la superficie de contacto entre la raíz y el suelo, que puede inclusive llegar a duplicar o triplicarlo.



**Figura 9.** Densidad de largo de raíz en los primeros 15 cm del suelo en el momento de la floración de maíz en diferentes años en relación a la precipitación acumulada en las tres semanas anteriores de la floración (Kuchenbuch y Barber, 1988).

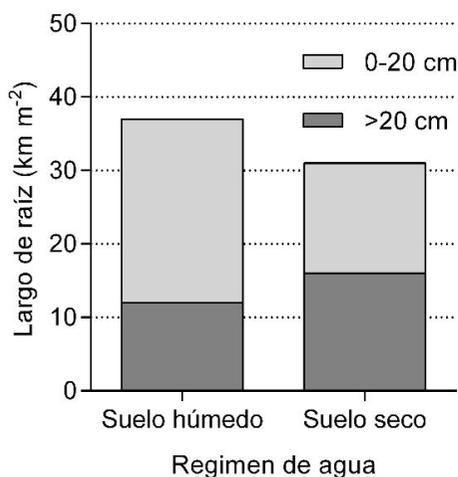
**Figure 9.** Root length density in the first 15 cm of soil at the time of maize flowering in different crop seasons in relation to the accumulated rainfall three weeks before flowering (Kuchenbuch and Barber, 1988).

**Cuadro 7.** Efecto de tres pasadas de tractor en el campo arado antes de la siembra sobre el crecimiento y la distribución de las raíces de remolacha azucarera. El suelo compactado fue superficialmente re-aflojado para permitir la siembra (Kaselowsky, 1990).

**Table 7.** Effect of tractor transit (three times) on a plowed field before sowing on the growth and distribution of sugar beet roots. The compacted soil was superficially loosened to allow sowing (Kaselowsky, 1990).

Tratamiento Tres pasadas de tractor	Densidad aparente  g cm <sup>-3</sup>	Densidad de largo de raíz, RL <sub>v</sub> a la profundidad			Largo total de raíz  km m <sup>-2</sup>
		0-10 cm	10-30 cm	30-50 cm	
Sin	1,52	11,0	4,7	1,5	23,4
Con	1,65	12,5	2,3	1,2	19,5

El mayor crecimiento y desarrollo de las raíces se produce en las plantas jóvenes, más tarde su crecimiento se reduce y la planta invierte el mayor esfuerzo en el desarrollo de la parte aérea. Así la relación raíz-parte aérea (R/PA), se reduce en un factor de 10 o más desde la planta joven a la planta adulta.



**Figura 10.** Sistema radical de trigo en junio (a la floración), en la capa arada (0-20 cm) y en el subsuelo (>20 cm) en Rothamsted, Inglaterra, con suministro de agua continuo (Suelo húmedo) o sin agua desde mediados de abril hasta mediados de junio (Suelo seco). El régimen de agua no afectó el rendimiento de la parte aérea que fue de 10,63 t ha<sup>-1</sup> en el tratamiento húmedo y de 10,68 t ha<sup>-1</sup> en el tratamiento seco (Kuhlmann, 1988).

**Figure 10.** Wheat root system in June (at flowering) in the plow layer (0-20 cm) and in the sub-soil (>20 cm) in Rothamsted, England, with continuous water supply (Wet soil) or with limited water supply from middle April to middle June (Dry soil). The water supply did not affect the shoot yield which was 10.63 t ha<sup>-1</sup> for the treatment with continuous water supply and 10.68 t ha<sup>-1</sup> for the treatment with limited water supply (Kuhlmann, 1988).

Hay varios factores nutricionales y de suelo que afectan el crecimiento de las raíces. Una deficiencia de N o de P aumenta la relación R/PA, mientras una deficiencia de Mg y a veces también de K reduce la relación R/PA. Un aumento de la densidad aparente del suelo reduce el crecimiento de raíces gruesas (raíces primarias y adventicias), mientras que las raíces finas (raíces de ramificación secundaria o de mayor orden) son menos o no son afectadas; parece que estas son capaces de adaptarse a las irregularidades de los poros y a los agregados del suelo. En cambio, el contenido de agua del suelo afecta el crecimiento tanto de raíces gruesas como de raíces finas, independiente de su efecto sobre la resistencia a la penetración del suelo.

## REFERENCIAS

- Andrews, M., Sprent, J., Raven, J., Eady P., 1999. Relationships between shoot to root ratio, growth and leaf soluble protein concentration of *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* and *Triticum aestivum* under different nutrient deficiencies. *Plant, Cell and Environment* 22(8), 949-958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00452.x>
- Bhadoria, P., Singh, S., Claassen, N., 2001. Phosphorus efficiency of wheat, maize and groundnut grown in low phosphorus-supplying soil, in: Horst, W., Schenk, M., Bürkert, A., Claassen, N., Flessa, H., Frommer, W., Goldbach, H., Olf, H., Römheld, V., Sattelmacher, B., Schmidhalter, U., Schubert, S., Von Wirén, N., Wittenmayer, L. (Eds.), *Developments in Plant and Soil Sciences*. Springer, Dordrecht, pp. 530-531.
- Bhadoria, P., El Dessougi, H., Liebersbach, H., Claassen, N., 2004. Phosphorus uptake kinetics, size of root system and growth of maize and groundnut in solution culture. *Plant and Soil* 262(1-2), 327-336. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037051.16411.03>
- Cakmak, I., Hengeler, C., Marschner, H., 1994a. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *Journal of Experimental Botany* 45(9), 1245-1250. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.9.1245>

- Cakmak, I., Hengeler, C., Marschner, H., 1994b. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *Journal of Experimental Botany* 45(9), 1251-1257. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.9.1251>
- Carmeis, A., Costa, C., Nascente, A., Mauad, M., Arroyo, R., 2017. Influence of potassium levels on root growth and nutrient uptake of upland rice cultivars. *Revista Caatinga* 30(1), 32-44. <http://dx.doi.org/10.1590/1983-21252017v30n104rc>
- Claassen, N., Meyer, D., Jungk, A., 1990. Phosphorus acquisition of field grown sugar beet and its evaluation with a simulation model. *Proceedings-First Congress European Society Agronomy*. Colmar, France, <https://mediatum.ub.tum.de/doc/1307282/1307282.pdf>
- Claassen, N., 1994. Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen aus dem Boden: Ergebnis von Verfügbarkeit und Aneignungsvermögen. 2° Ed. Severin-Verlag, Göttingen, Germany.
- Claassen, N., Steingrobe, B., 1999. Mechanistic simulation models for a better understanding of nutrient uptake from soil, in: Rengel, Z., (Ed.), *Mineral nutrition of crops: fundamental mechanisms and implications*. The Harworth Press, Inc., New York, pp. 327-367.
- Cui, S., Suzaki, T., Tominaga-Wada, R., Yoshida, S., 2017. Regulation and functional diversification of root hairs. *Seminars in Cell & Developmental Biology* <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.10.003>
- El Dessougi, H., 2001. Potassium efficiency of crop species as related to K dynamics in the rhizosphere simulated by mathematical modelling. *Cuvillier Verlag, Göttingen, Germany*.
- El Dessougi, H., Claassen, N., Steingrobe, B., 2002. Potassium efficiency mechanisms of wheat, barley, and sugar beet grown on a K fixing soil under controlled conditions. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165(6), 732-737. <https://doi.org/10.1002/jpln.200290011>
- Föhse, D., Jungk, A., 1983. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil* 74(3), 359-368. <https://doi.org/10.1007/BF02181353>
- Föhse, D., Claassen, N., Jungk, A., 1988. Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil* 110(1), 101-109. <http://www.jstor.org/stable/42937589>
- Föhse, D., Claassen, N., Jungk, A., 1991. Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* 132(2), 261-272. <http://www.jstor.org/stable/42936992>
- Fredeen, A., Rao, I., Terry, N., 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant Physiology* 89(1), 225-230.
- Gahoonia, T., Nielsen, N., 1997. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. *Euphytica* 98(3), 177-182. <https://doi.org/10.1023/A:1003113131989>
- Gahoonia, T., Nielsen, N., 2004. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant and Soil* 262(1-2), 55-62. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037020.58002.ac>
- Gerardeaux, E., Saur, E., Constantin, J., Porté, A., Jordan-Meille, L., 2009. Effect of carbon assimilation on dry weight production and partitioning during vegetative growth. *Plant and Soil* 324(1-2), 329-343. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9950-z>
- Gola, G., Negri, G., Cappelletti, C., 1961. *Tratado de botánica*. 2° Ed., Editorial Labor, Barcelona - Madrid, España.
- Haling, R., Yang, Z., Shadwell, N., Culvenor, R., Stefanski, A., Ryan, M., Sandral, G., Kidd, D., Lambers, H., Simpson, R., 2016. Root morphological traits that determine phosphorus-acquisition efficiency and critical external phosphorus requirement in pasture species. *Functional Plant Biology* 43(9), 815-826. <https://doi.org/10.1071/FP16037>
- Hendriks, L., Claassen, N., Jungk, A., 1981. Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und Phosphataufnahme von Mais und Raps. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 144(5), 486-499. <https://doi.org/10.1002/jpln.19811440507>
- Hoffmann, C., 1993. Einfluß der Bodenverdichtung auf Wurzel- und Sproßwachstum sowie die Phosphatversorgung von Zuckerrübe und Getreide. *Cuvillier, Göttingen, Germany*.
- Hoffmann, C., Jungk, A., 1995. Growth and phosphorus supply of sugar beet as affected by soil compaction and water tension. *Plant and Soil* 176(1), 15-25. <https://doi.org/10.1007/BF00017671>
- Horst, W., Waschkies, C., 1987. Phosphatversorgung von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) in Mischkultur mit Weißer Lupine (*Lupinus albus* L.). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 150(1), 1-8. <https://doi.org/10.1002/jpln.19871500102>
- Jackson, R., Canadell, J., Ehleringer, J., Mooney, H., Sala, O., Schulze, E., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108(3), 389-411. <https://doi.org/10.1007/BF00333714>
- Jordan-Meille, L., Pellerin, S., 2008. Shoot and root growth of hydroponic maize (*Zea mays* L.) as influenced by K deficiency. *Plant and Soil* 304(1-2), 157-168. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9534-8>
- Jungk, A., Claassen, N., 1997. Ion diffusion in the soil-root system. *Advances in Agronomy* 61, 53-110. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60662-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60662-8)
- Kaselowsky, J., 1990. Wirkung von Lagerungsdichte und Wassergehalt des Bodens auf die Verfügbarkeit von Phosphat und Kalium sowie das Nährstoffaneignungsvermögen von Pflanzen. Ph.D. Thesis, University of Göttingen, Germany. 209 p.
- Kuchenbuch, R., Barber, S., 1988. Significance of temperature and precipitation for maize root distribution in the field. *Plant and Soil* 106(1), 9-14. <http://www.jstor.org/stable/4293736>
- Kuhlmann, H., 1988. Ursachen und Ausmaß der N-, P-, K- und Mg-Ernährung der Pflanzen aus dem Unterboden. *Habilitationsschrift, Universität Hannover, Germany*.
- Lambers, H., Bishop, J., Hopper, S., Laliberté, E., Zúñiga-Feest, A., 2012. Phosphorus-mobilization ecosystem engineering: the roles of cluster roots and carboxylate exudation in young P-limited ecosystems. *Annals of Botany* 110(2), 329-348. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs130>
- Lampurlanés, J., Angás, P., Cantero-Martínez, C., 2001. Root

- growth, soil water content and yield of barley under different tillage systems on two soils in semiarid conditions. *Field Crops Research* 69(1), 27-40. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00130-1](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00130-1)
- Lampurlanés, J., Cantero-Martínez, C., 2003. Soil bulk density and penetration resistance under different tillage and crop management systems and their relationship with barley root growth. *Agronomy Journal* 95(3), 526-536. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.0526>
- Lesturgez, G., Poss, R., Hartmann, C., Bourdon, E., Noble, A., Ratana-Anupap, S., 2004. Roots of *Stylosanthes hamata* create macropores in the compact layer of a sandy soil. *Plant and Soil* 260(1-2), 101-109. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000030184.24866.a>
- Marschner, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2<sup>nd</sup> edition, Academic Press, London, U.K.
- Mollier, A., Pellerin, S., 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany* 50(333), 487-497. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.333.487>
- Müller, R., 1988. Bedeutung des Wurzelwachstums und der Phosphatmobilität im Boden für die Phosphatnahrung von Winterweizen, Wintergerste und Zuckerrüben. Ph.D. Thesis, University of Göttingen, Germany.
- Ramírez, C., Valenzuela, E., San Martín, C., 2004. Nuevos antecedentes sobre desarrollo temprano, morfología y anatomía de las raíces proteiformes de *Gevuina avellana*. *Agro Sur* 32(2), 33-44.
- Samal, D., 2007. Potassium uptake efficiency mechanisms and root exudates of different crop species. Ph.D. Thesis, University of Göttingen, Germany. 138 p.
- Schilling, G., Eißner, H., Schmidt, L., Peiter, E., 2016. Yield formation of five crop species under water shortage and differential potassium supply. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 179(2), 234-243. <https://doi.org/10.1002/jpln.201500407>
- Schmid, H., 1991. Wurzelentwicklung von Zuckerrübe in verschieden texturierten Böden und die Methodik ihrer Erfassung. Dipl. Arb., University of Göttingen, Germany.
- Schmidtke, K., Rauber, R., Stubbe, B., Homburg, M., Heckemeier, K., 1999. Wurzelwachstum von Kartoffeln. *Kartoffelbau* 50, 13-15.
- Seiffert, S., Kaselowsky, J., Jungk, A., Claassen, N., 1995. Observed and calculated potassium uptake by maize as affected by soil water content and bulk density. *Agronomy Journal* 87(6), 1070-1077. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700060007x>
- Shane, M., Lambers, H., 2005. Cluster roots: a curiosity in context. *Plant and Soil* 274(1-2), 101-125. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-2725-7>
- Shu, L., Shen, J., Rengel, Z., Tang, C., Zhang, F., Cawthray, G., 2007. Formation of cluster roots and citrate exudation by *Lupinus albus* in response to localized application of different phosphorus sources. *Plant Science* 172(5), 1017-1024. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.02.006>
- Singh, S., 2003. Phosphorus efficiency of wheat, maize and groundnut in a phosphorus deficient soil. Ph.D. Thesis, Indian Institute of Technology, India.
- Sitte, P., Ziegler, H., Ehrendorfer, F., Bresinsky, A., 1991. *Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Steingrobe, B., Schmid, H., Claassen, N., 2000. The use of the ingrowth core method for measuring root production of arable crops - influence of soil conditions inside the ingrowth core on root growth. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163(6), 617-622. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200012\)163:6<617::AID-JPLN617>3.0.CO;2-0](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200012)163:6<617::AID-JPLN617>3.0.CO;2-0)
- Steingrobe, B., Schmid, H., Gutser, R., Claassen, N., 2001. Root production and root mortality of winter wheat grown on sandy and loamy soils in different farming systems. *Biology and Fertility of Soils* 33(4), 331-339. <https://doi.org/10.1007/s003740000334>
- Stetter, M., Schmid, K., Ludewig, U., 2015. Uncovering genes and ploidy involved in the high diversity in root hair density, length and response to local scarce phosphate in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS ONE* 10(3), e0120604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120604>
- Stirzaker, R., Passioura, J., Wilms, Y., 1996. Soil structure and plant growth: impact of bulk density and biopores. *Plant and Soil* 185(1), 151-162. <https://doi.org/10.1007/BF02257571>
- Thorup-Kristensen, K., 2006. Effect of deep and shallow root systems on the dynamics of soil inorganic N during 3-year crop rotations. *Plant and Soil* 288(1-2), 233-248. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9110-7>
- Thorup-Kristensen, K., Rasmussen, C., 2015. Identifying new deep-rooted plant species suitable as undersown nitrogen catch crops. *Journal of Soil and Water Conservation* 70(6), 399-409. <https://doi.org/10.2489/jswc.70.6.399>
- Thorup-Kristensen, K., Kirkegaard, J., 2016. Root system-based limits to agricultural productivity and efficiency: the farming systems context. *Annals of Botany* 118(4), 573-592. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw122>
- Trehan, S., Claassen, N., 1998. External K requirement of young plants of potato, sugar beet and wheat in flowing solution culture resulting from different internal requirements and uptake efficiency. *Potato Research* 41(3), 229-237. <https://doi.org/10.1007/BF02358193>
- Vandamme, E., Renkens, M., Pypers, P., Smolders, E., Vanlauwe, B., Merckx, R., 2013. Root hairs explain P uptake efficiency of soybean genotypes grown in a P-deficient Ferralsol. *Plant and Soil* 369(1-2), 269-282. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1571-2>
- Veen, B., Boone, F., 1990. The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize. *Soil and Tillage Research* 16(1-2), 219-226. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(90\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0167-1987(90)90031-8)
- Welbank, P., Gibb, M., Taylor, P., Williams, E., 1974. Root growth of cereal crops. Rothamsted Experimental Station Report, UK.
- Wiche, O., Kummer, N.-A., Heilmeyer, H., 2016. Interspecific root interactions between white lupin and barley enhance the uptake of rare earth elements (REEs) and nutrients in shoots of barley. *Plant and Soil* 402(1-2), 235-245. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2797-1>

