

## Variabilidad poblacional de *Lotus glaber* en relación con la absorción de fósforo del suelo

R. E. Mendoza, E. Pagani y M. C. Pomar.

Centro de Ecofisiología Vegetal (CONICET). Serrano 669, 1414 Buenos Aires, Argentina. E-mail: emendoza@mail.retina.ar.

**Resumen.** Se estudió la variabilidad poblacional de *L. glaber* (ex *L. tenuis*) en suelos de la Depresión del Río Salado (Pcia. de Buenos Aires) a través de caracteres morfofisiológicos relacionados con la absorción de P. Se compararon dos poblaciones de *L. glaber* recolectadas en Chascomús y Samborombón que crecían en suelos distintos. Cinco individuos de cada población se propagaron mediante estacas de vástago y se cultivaron en invernáculo en sus respectivos suelos de origen y en el correspondiente al de la otra población. Se midieron la biomasa y contenido de P en vástagos y raíces y se analizaron diferencias entre poblaciones y genotipos. Estos mostraron diferencias entre poblaciones, y entre genotipos dentro de las poblaciones, cuando las plantas se cultivaron en sus respectivos suelos de origen. Por otra parte, al comparar las poblaciones ante una misma situación edáfica, también existieron diferencias entre poblaciones y entre genotipos. Estas diferencias observadas serían causadas tanto por la variabilidad debido a plasticidad, como también por el genotipo. Al comparar los genotipos de una misma población ante dos condiciones edáficas, también se observaron diferencias en sus respuestas. Se encontró que existen ecotipos más eficientes que otros para absorber P del suelo, los que podrían tener una mayor capacidad para adaptarse a condiciones de baja fertilidad fosforada en el suelo. Esta propiedad se atribuyó a una característica propia del ecotipo de una población. La existencia de diferentes ecotipos y la plasticidad dentro de las poblaciones de *L. glaber* podría explicar la amplia difusión de esta especie en la Pampa Deprimida.

**Abstract.** We studied the population variation of *Lotus glaber* (ex *L. tenuis*) in soils of the "Depression del Río Salado" and its relationship with plant variables related with P uptake. Two groups of five individuals of *L. glaber* were collected from two populations located at Chascomús and Samborombón which differed in their soils characteristics. The five genotypes of each population were cloned by cuttings and were grown on their original and on the other population soil in a glasshouse. The yield of shoots and roots, and P uptake were measured and differences among populations and genotypes within populations were compared. Most of the studied characteristics differed both between populations and genotypes within a given population. The observed differences were attributed to plasticity or genetic variation. When genotypes of the same population were cultivated on two different soils, there was a different response between the two soils. The two population differed in the ability to absorb P from the soil, and therefore in their ability to grow at low P availability. The presence of different genotypes and the observed plasticity between populations may explain the spread of *Lotus glaber* within the "Depression del Río Salado".

### Introducción

*Lotus glaber* Mill. (syn. *L. tenuis* Waldst. et Kit) es una forrajera naturalizada en la Depresión del Río Salado que cubre en gran medida la falta de leguminosas en las pasturas naturales de la zona. Esta región, de aproximadamente 58000 km<sup>2</sup>, posee una gran heterogeneidad en salinidad, fertilidad y condición textural. Se ha observado que *Lotus glaber* posee una dependencia significativa por micorrizas arbusculares (AM) para la absorción de P (Mendoza y Pagani 1997). Esta propiedad

sería de gran importancia en razón que la gran mayoría de los suelos de la Depresión en donde *L. glaber* crece espontáneamente, son deficientes en P (Darwich 1983). Además *L. glaber* es una especie adaptada a condiciones de baja disponibilidad de P (Seany y Henson 1970), y que posee una gran plasticidad para crecer en suelos de distintas condiciones edáficas (Mazzanti et al. 1988). Con la información existente, podría suponerse que la plasticidad sería la principal causa que le ha permitido a *L. glaber* difundirse ampliamente en la Depresión del Río Salado.

La distribución de una especie en un ambiente heterogéneo puede deberse a una alta plasticidad fenotípica, a la existencia de una alta variación genética entre los individuos presentes (Bradshaw 1965) o a la combinación de ambas. Se ha observado que *L. glaber* ocupa suelos que difieren ampliamente en las características físicas y químicas (Montes 1988, Correa et al. 1995) y también que el aumento de la fertilidad fosforada del suelo aumenta su cobertura dentro del pastizal (Ginzo et al. 1982). Por otra parte, Stoffella et al. (1998) midieron variables fenotípicas y encontraron diferencias entre poblaciones que además de ser atribuidas al factor plasticidad, también podrían deberse a la existencia de una base genética.

El objetivo del presente trabajo fue establecer si existen diferencias entre poblaciones y genotipos de *L. glaber* en variables asociadas con la absorción de P. En particular nos interesa saber, si esas posibles diferencias se deben principalmente a la capacidad plástica de la especie para adaptarse a distintas condiciones edáficas, o también a una especificidad genotípica propia del ecotipo de cada población. La existencia de variabilidad plástica y/o genética resulta importante en la adaptación y evolución de la especie para con el medio y podría justificar la generalizada difusión de *L. glaber* en la Depresión del Salado.

## Materiales y Métodos

### *Suelos y poblaciones*

Se seleccionaron dos comunidades de la Depresión del Río Salado situadas en Chascomús (CH) y en Samborombón (SB). Ambas comunidades vegetales corresponden a las definidas por León (1975) como B y C, respectivamente, o eventualmente a dos variantes de la comunidad B. En cada comunidad (CH y SB) se recolectaron ocho muestras de suelo del horizonte superficial para formar una muestra compuesta por comunidad, que posteriormente se homogeneizó, se tamizó por malla de 2 mm para realizar los análisis de laboratorio, y de 4 mm para su empleo en el ensayo de invernáculo. Luego del tamizado, se realizó una nueva homogeneización de las muestras de suelo antes de disponerlas en las macetas para el ensayo de invernáculo. Los suelos elegidos no han sido fertilizados y han sido utilizados en varios experimentos relacionados con la disponibilidad de P, por ello sabemos que CH y SB difieren en esa variable. La cantidad de P disponible fue medida con distintos métodos: extractantes ácidos, alcalinos, soluciones de baja fuerza iónica y curvas de retención de P. En nuestros estudios, los análisis químicos fueron realizados por duplicado en las muestras tamizadas y homogeneizadas (Jackson 1958) y confirmaron las diferencias observadas anteriormente. Además mostraron diferencias en: pH, contenido de sales, Na de intercambio, CRA (capacidad relativa de adsorción de P) y textura (Tabla 1). El P disponible se determinó por: Bray 1 (Bray y Kurtz 1945), Olsen (Olsen et al. 1954) y P en solución de  $\text{CaCl}_2$  0.01 M (Mendoza 1986). La CRA se midió a partir de la obtención de las curvas de adsorción de P del suelo (Mendoza 1986), como la cantidad de P adsorbido por el suelo a una concentración de P en la solución de  $1 \text{ mg.l}^{-1}$  (Tabla 1). Asimismo, a partir de las curvas de adsorción se midió la capacidad reguladora de fosfato de los suelos (CRF), como el valor de la pendiente de la ecuación de Freundlich a una concentración de P en la solución de  $1 \text{ mg.l}^{-1}$  (Mendoza 1991).

En cada uno de los dos sitios, se seleccionaron y recolectaron cinco individuos (genotipos) de *L. glaber* que se plantaron en macetas con su pan de tierra y se transfirieron a invernáculo en donde se mantuvieron durante un período apropiado para su recuperación y adaptación. La selección de las plantas a campo se realizó sobre la base de la existencia de una homogeneidad del terreno y de la morfología y aspecto general de las plantas representativas de la población del lugar. Durante el

**Tabla 1.** Características de los suelos (CH y SB) donde crecían las dos comunidades de *Lotus glaber* (CH y SB) a campo.

**Table 1.** Characteristics of the soils (CH and SB) where the two communities of *Lotus glaber* grown at field.

Variable <sup>(a)</sup>	Suelo	
	CH	SB
pH (agua, 1:2.5)	5.6	6.7
pH (CaCl <sub>2</sub> 0.01 M, 1:2.5)	5.0	5.5
C.E. (pasta, ds.m <sup>-1</sup> )	0.46	0.66
N total (Kjeldahl, %)	0.262	0.257
P disponible (mgP.kg <sup>-1</sup> )		
Bray I	6.1	9.4
Olsen	4.5	8.3
CaCl <sub>2</sub> 0.01 M	0.75	2.66
CRA (mgP.kg <sup>-1</sup> )	54.9	22.1
CRF (mL.g <sup>-1</sup> )	26.8	21.4
C.I.C. (cmol.kg <sup>-1</sup> )	20.06	20.47
Ca (cmol.kg <sup>-1</sup> )	9.4	7.3
Mg (cmol.kg <sup>-1</sup> )	2.3	5.4
Na (cmol.kg <sup>-1</sup> )	5.3	7.4
K (cmol.kg <sup>-1</sup> )	1.6	1.5
Textura	Franco-arcillo-limoso	Franco-limoso
Arena (%)	15.7	13.1
Limo (%)	51.1	60.2
Arcilla (%)	33.2	26.7

(a) Mediciones por duplicado con un coeficiente de variabilidad inferior al 10%.

período de adaptación, se eliminaron las plantas existentes en el pan de tierra que acompañaban a las de *Lotus* en el pastizal natural, y estas últimas se podaron para homogeneizar el crecimiento y el rebrote.

A partir de los vástagos de cada genotipo, se cortaron estacas de dos yemas que se dispusieron en vasos plásticos de 250 ml de capacidad que contenían una mezcla estéril de suelo y vermiculita (50% y 50%) para su enraizamiento. Las estacas se mantuvieron en cámara húmeda con luz y temperatura controlada durante quince días. Luego de ese período se transfirieron a macetas de mayor capacidad para el ensayo de invernáculo.

#### Ensayo de invernáculo

A partir de las estacas enraizadas de cada población (CH y SB), se eligieron plantas homogéneas, y con su pan de tierra y vermiculita, se plantaron en macetas de 1.6 l que contenían su suelo de origen, equivalente a un peso seco de 0.75 kg. Además, estacas de los cinco genotipos de la población SB también se plantaron en el suelo (CH), de manera tal que se obtuvieron tres tratamientos correspondientes cada uno a una determinada combinación población-suelo. Las relaciones población-suelo estudiadas se denominaron de la siguiente manera: CH-CH, para la combinación entre la población CH en su suelo CH; SB-SB, para la población SB en su suelo SB; y SB-CH para la población SB en el suelo CH. Si existen diferencias entre caracteres de plantas de distintas poblaciones asociados al nutriente P, esas deberían manifestarse en situaciones de deficiencia de ese nutriente más que en situaciones de mayor fertilidad. Por esta razón, cuando se compararon las dos poblaciones ante una misma situación edáfica, se optó por elegir al suelo CH que había mostrado una mayor deficiencia en la fertilidad fosforada según los análisis correspondientes (Tabla 1).

Para las combinaciones población-suelo indicadas, se prepararon de cada genotipo cuatro macetas (repeticiones) que contenían una planta de *L. glaber* cada una. Las macetas se mantuvieron en invernáculo desde el 20/8 hasta el 3/1, en niveles cercanos a la capacidad de campo mediante pesadas y riegos frecuentes con agua destilada. Durante ese período, la variación de la temperatura mínima y máxima diaria estuvo entre  $20 \pm 3$  °C y  $34 \pm 4$  °C. Las macetas se distribuyeron al azar

y se rotaron permanentemente, a los efectos de disminuir al máximo las variaciones de humedad, luz y temperatura que pudieran haber existido dentro del invernáculo durante el experimento.

#### *Mediciones en suelo y planta*

Luego de 125 días de crecimiento en invernáculo, se cosecharon los vástagos, se secaron en estufa a 70 °C durante 48 horas y se pesaron. Las raíces también se cosecharon y se dividieron en dos porciones homogéneas. Una de ellas se utilizó para las determinaciones de peso seco y P en raíz, y la otra se mantuvo fresca para la medición de la infección con micorrizas arbusculares (AM). En los vástagos y raíces, se determinó P en una mezcla de ácido nítrico: perclórico (3:1) por el método del amarillo vanadomolibdofósforico (Jackson 1958).

#### *Descripción de la infección de las raíces con AM*

La porción de las raíces que se mantuvo en estado fresco se utilizó para la medición de la infección con AM (Giovannetti y Mosse 1980) y se tiñeron con azul-tripán para su posterior lectura. El largo de raíz infectada se determinó por la intercepción de la línea según el método de Newman (1966).

#### *Análisis estadístico*

*Comparación entre las combinaciones población-suelo.* El experimento comprende un estudio de submuestras (genotipos) dentro de muestras (poblaciones). Las diferencias a nivel de la combinación población-suelo y entre genotipos dentro de la combinación población-suelo, se compararon mediante un análisis de la varianza anidado (Nested ANOVA) y la comparación múltiple mediante el "test" de Tukey (Sokal y Rohlf 1969). Las variables estudiadas fueron: peso seco del vástago (psv) y de raíz (psr), concentración de P en vástago (%Pv) y en raíz (%Pr), relación entre el peso seco del tallo y de la raíz (psv/psr), largo de raíz específico (Lg/psr), y el porcentaje del largo de raíz infectado (% AM). También se calcularon medidas relacionadas con la eficiencia en la absorción de P. Se midió la absorción específica de P expresada como la cantidad de P total absorbido por unidad de peso seco de raíz (Pt/psr), la eficiencia de uso del P en la planta expresada como la cantidad de materia seca aérea producida en relación con el P total absorbido (psv/Pt) y la concentración media de P en la planta expresada como cantidad de P total absorbido por unidad de materia seca total producida (Pt/pst).

*Comparación entre genotipos de la misma población en distintos suelos.* Se realizó un estudio estadístico separado para comparar el comportamiento de los genotipos de la población SB en su suelo (SB-SB) y en el suelo CH (SB-CH), correspondiente a la otra población. De esta manera se pudo observar las diferencias existentes entre los genotipos de la misma población SB ante distintas condiciones edáficas y además el sentido y la magnitud de la interacción entre cada genotipo SB con la variable suelo.

## **Resultados**

La hipótesis planteada en primera instancia fue que existe diferencia entre poblaciones cuando las mismas crecen en sus respectivos suelos de origen. De no existir esta diferencia (CH-CH vs. SB-SB), se consideró menos probable que existan diferencias entre poblaciones cuando las mismas crecen sobre una misma condición edáfica. Para las variables % Pv, Lg/psr y % AM, las poblaciones no difirieron estadísticamente ( $P < 0.05$ ) cuando crecieron en sus respectivos suelos y tampoco con el trasplante de SB al suelo CH (Tabla 2).

Las variables restantes presentaron diferencias entre las dos poblaciones cuando crecieron en sus respectivos suelos de origen. En las variables psr, psv, psv/psr y psv/Pt, ocurrió que el trasplante de la población SB al suelo CH (SB-CH), no arrojó diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) respecto de CH-CH (Tabla 2). En estos casos, las diferencias observadas entre las poblaciones se atribuyeron a la plasticidad de la población SB para adaptarse a cambios del ambiente. En otras

**Tabla 2.** Valores medios de las diferentes variables medidos en plantas de *L. glaber* para las tres combinaciones población-suelo (CH-CH, SB-SB y SB-CH).

**Table 2.** Mean values of the variables measured in plants of *L. glaber* for the three relationships population-soil (CH-CH, SB-SB and SB-CH).

Variabilidad	Población-suelo			Variabilidad
	CH-CH	SB-SB	SB-CH	
%P en raíz (%Pr)	0.080 a	0.103 b	0.109 b	Genética
Peso de raíz (psr)	2.355 a	1.641 b	2.200 a	Plástica
%P en vástago (%Pv)	0.084 a	0.090 a	0.085 a	Sin variabilidad
Peso de vástago (psv)	3.547 a	4.366 b	4.005 ab	Plástica
Peso tallo/peso raíz (psv/psr)	1.554 a	2.749 b	1.856 a	Plástica
Largo raíz/peso raíz (Lg/psr)	8.579 a	10.068 a	8.642 a	Sin variabilidad
Raíz infectada (%AM)	92.3 a	89.5 a	93.2 a	Sin variabilidad
P total/peso raíz (Pt/psr)	2.096 a	3.509 b	2.660 c	Plástica-genética
Peso vástago/P total (psv/Pt)	0.744 a	0.805 b	0.700 a	Plástica
P total/peso total (Pt/pst)	0.819 a	0.915 b	0.934 b	Genética

Distintas letras en sentido horizontal y para cada variable en particular determinan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) a nivel de población-suelo mediante el "test" de Tukey.

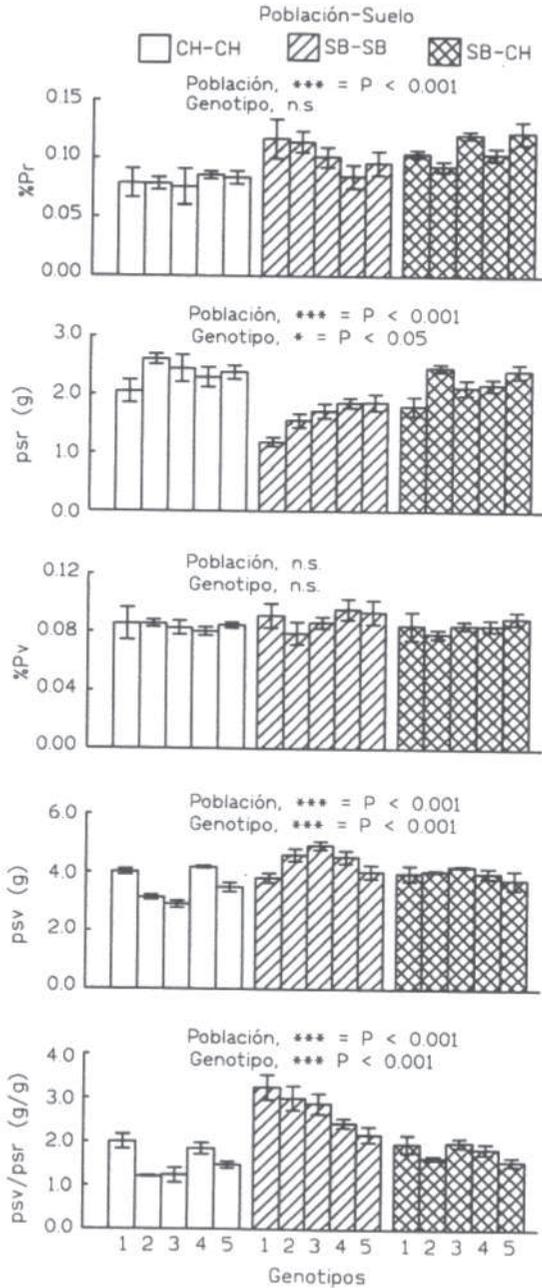
variables, % Pr y Pt/pst, ocurrió que SB-CH fue diferente ( $P < 0.05$ ), de CH-CH pero a su vez no difirió con SB-SB (Tabla 2). En estos casos, la diferencia entre poblaciones se mantuvo y se atribuyó a una característica genética de la población SB, que no varía a pesar del trasplante a una condición edáfica distinta de la suya propia (Tabla 2). En el caso de la relación Pt/psr, SB-CH difirió ( $P < 0.05$ ) de CH-CH pero también de SB-SB (Tabla 2). Nosotros interpretamos que la población SB mostró plasticidad debido a que fue significativamente diferente ( $P < 0.05$ ), en dos situaciones edáficas, y además mostró una diferencia genética ( $P < 0.05$ ), con la otra población debido a que también difirió ante una misma situación edáfica.

La segunda hipótesis que consideramos fue que en las variables estudiadas, existen diferencias entre los genotipos dentro de una misma combinación población-suelo (Figuras 1 y 2). A nivel de raíz observamos que el % Pr difirió entre poblaciones ( $P < 0.001$ ) pero no entre los genotipos dentro de una misma población ( $P < 0.05$ ); mientras que el psr fue diferente entre poblaciones y entre genotipos dentro de la unidad población-suelo (Figura 1). La relación entre el %Pr y el psr mostró que la distribución de los genotipos de las poblaciones, fue diferente cuando crecieron en sus respectivos suelos de origen. Los cinco genotipos CH-CH produjeron un mayor psr ( $P < 0.001$ ), con un menor % Pr ( $P < 0.001$ ), que los cinco genotipos SB-SB (Figura 3). Sin embargo, los genotipos SB-CH, no difirieron en el psr respecto de los genotipos CH-CH, pero sí mantuvieron su característica de poseer una mayor concentración de P en raíz (Figura 3). Este resultado sugiere que psr es una variable plástica, mientras que % Pr podría ser una característica genética que no se modifica con el trasplante (Tabla 2).

En los genotipos de la población SB se observó que el genotipo SB5 tuvo un % Pr de 0.088 cuando creció en su suelo (SB5-SB), y al ser trasplantado al suelo CH (SB5-CH) aumentó a 0.123. Sin embargo, el genotipo SB2 al ser trasplantado al suelo CH disminuyó el % Pr de 0.114 en su suelo (SB2-SB), a 0.094 (SB2-CH), en el suelo CH (Figura 3). Este resultado sugiere la existencia de una interacción entre el genotipo SB y el suelo.

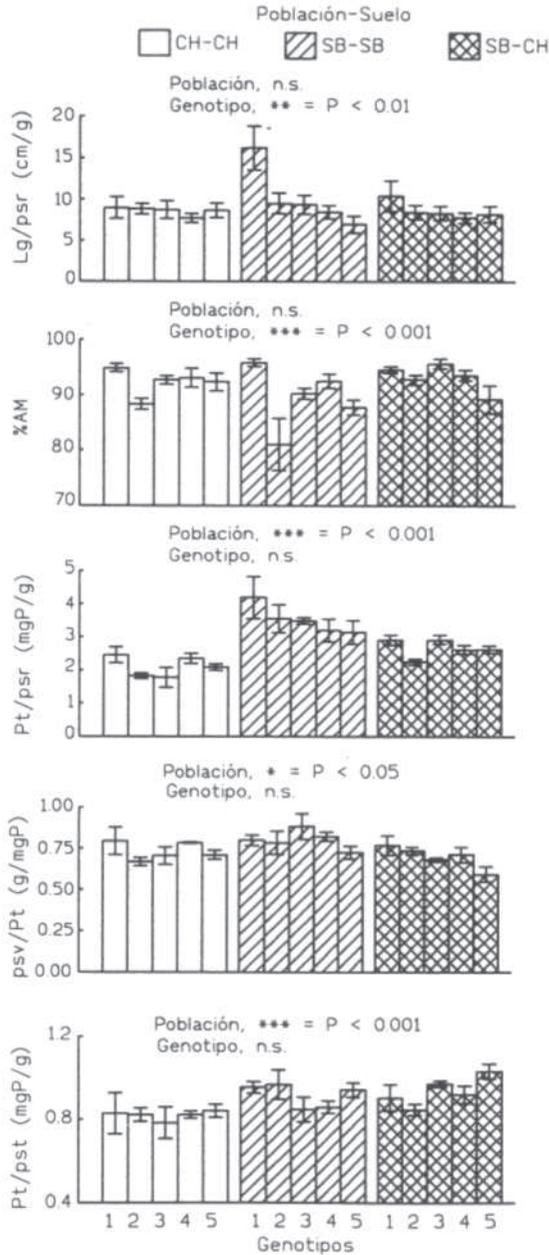
A nivel de vástago, sólo se observaron diferencias entre poblaciones y genotipos para psv ( $P < 0.001$ ), pero no para el % Pv que no difirió ( $P < 0.05$ ) estadísticamente (Figura 1). La relación entre el % Pv y el psv muestra que la distribución de todos los genotipos para la variable % Pv no tuvo ninguna tendencia definida, mientras que para psv se observaron diferencias ( $P < 0.001$ ) entre genotipos y entre poblaciones (Figura 4). En este caso, los genotipos SB-SB tuvieron mayor psv que los CH-CH, pero no difirieron significativamente de los SB-CH (Figura 4).

La relación tallo-raíz (psv/psr), el largo de raíz específico (Lg/psr) y el porcentaje de raíz infectada (%AM), fueron significativamente diferentes entre los genotipos dentro de la misma población-suelo (Figuras 1 y 2). En todos estos casos, el genotipo SB1, observó los mayores valores para las tres variables.



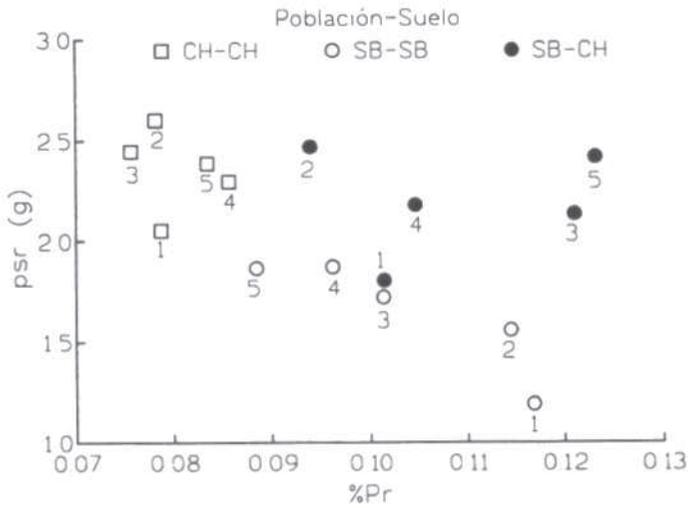
**Figura 1.** Valores medios de los cinco genotipos de *Lotus glaber* pertenecientes a dos poblaciones CH y SB que crecieron en los suelos indicados. Las variables medidas son: el porcentaje del P en raíz (% Pr), el peso seco de raíz (psr), el porcentaje del P en vástago (% Pv), el peso seco del vástago (psv) y la relación tallo/raíz (psv/psr). Las barras indican el error estándar de la media de cuatro repeticiones. Se indican las diferencias estadísticas entre las relaciones población-suelo y entre genotipos dentro de cada población a la probabilidad indicada. (\*\*\*) P<0.001, \*\* P<0.01, \* P<0.05, ns: no significativo).

**Figure 1.** Mean values of the five genotypes of *Lotus glaber* from the two populations CH and SB growing on the indicated soil. The variables measured are: percentage of P in roots (%Pr), dry weight of roots (psr), percentage of P in shoots (%Pv), dry weight of shoots (psv) and the relationship shoot/root. Bars indicate the standard error of mean of four replicates. Statistical differences for Population-Soil and Genotypes within each population are indicated. (\*\*\*) P < 0.001, \*\* P < 0.01, \* P < 0.05, ns: no significativo).



**Figura 2.** Valores medios de los cinco genotipos de *Lotus glaber* pertenecientes a dos poblaciones CH y SB que crecieron en los suelos indicados. Las variables medidas son: el largo de raíz específico (Lg/psr), el porcentaje del largo de raíz infectado (% AM), el P total absorbido por unidad de peso seco de raíz (Pt/psr), el peso seco del vástago por unidad de P total absorbido (psv/Pt), y la concentración media de P en planta (Pt/pst). Las barras indican el Error Estándar de la media de cuatro repeticiones. Se indican las diferencias estadísticas entre las relaciones población-suelo y entre genotipos dentro de cada población a la probabilidad indicada. (\*\*\*) P<0.001, \*\* P<0.01, \* P<0.05, ns: no significativo).

**Figure 2.** Mean values of the five genotypes of *Lotus glaber* from the two populations CH and SB growing on the indicated soil. The variables measured are: specific root length (Lg/psr), percentage of root length infected (% AM), total P absorbed per unit of roots dry weight (Pt/psr), dry weight of shoot per unit of total P absorbed (psv/Pt), and mean concentration of P in plant (Pt/pst). Bars indicate the standard error of mean of four replicates. Statistical differences for Population-Soil and Genotypes within each population are indicated. (\*\*\*) P<0.001, \*\* P<0.01, \* P<0.05, ns: no significativo).



**Figura 3.** Relación entre el peso seco de raíz (psr) y la concentración de P en la raíz (%Pr) para los cinco genotipos de las dos poblaciones CH y SB en los suelos indicados. El número al lado del símbolo indica el genotipo correspondiente.

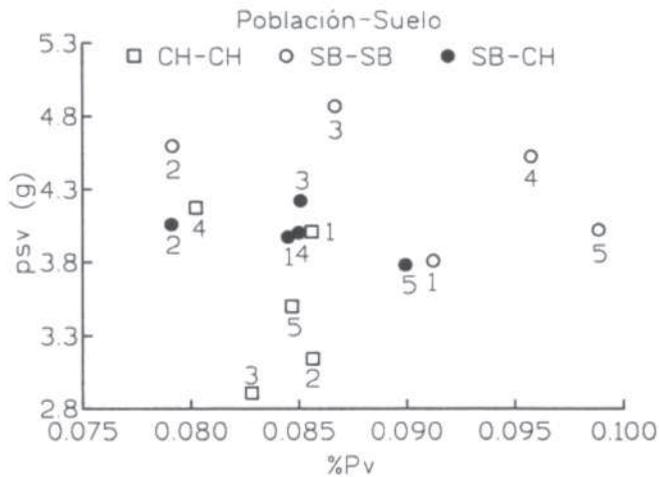
**Figure 3.** Relationship between the dry weight of root (psr) and the concentration of P in root (%Pr) for the five genotypes of the two populations CH and SB on the two soils. The number near the symbol identifies the genotype.

Las variables relacionadas con la eficiencia de absorción y utilización de P en *L. glaber* (Pt/psr, psv/Pt, Pt/pst), mostraron sólo diferencias a nivel de población-suelo (Tabla 2), pero no entre genotipos dentro de una misma unidad población-suelo (Figura 2). La absorción específica de P (Pt/psr), la eficiencia de uso del P (psv/Pt), y la concentración media de P en la planta (Pt/pst), fueron siempre mayores en SB-SB que en CH-CH (Tabla 2). Con el trasplante, en dos casos (Pt/psr y Pt/pst) las diferencias se mantuvieron, mientras que en el otro caso (psv/Pt) no difirieron (Tabla 2).

Las normas de reacción para los genotipos de la población SB cuando crecen en su suelo y en el de la otra población (CH), dependieron de la variable considerada. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre SB-SB y SB-CH para las variables: psr, psv, Pt/psr, %AM, psv/Pt, y psv/psr (Figura 5). En líneas generales y en tres de estos casos (psr, Pt/psr, y psv/psr), los cambios de los genotipos SB al ser trasplantados al otro suelo CH, tuvieron una marcada pendiente, que sugiere una amplia diferencia ( $P < 0.001$ ) en la magnitud de la plasticidad (Figura 5). En los tres casos restantes (psv/Pt, psv y % AM), los cambios fueron menos marcados ( $P < 0.01$ ) y sugieren una menor diferencia en la magnitud de la plasticidad (Figura 5).

También se observaron en cuatro de las variables (psr, psv, % AM, Lg/psr), diferencias significativas entre uno o más genotipos dentro de un mismo suelo (Figura 5). En líneas generales, se observa que la variabilidad entre los genotipos fue mayor cuando crecieron en su propio suelo respecto a cuando lo hicieron en el suelo CH, en donde los valores tienden a agruparse (Figura 5). En este sentido y con excepción de una sola variable (Pt/pst), todas las restantes variables mostraron diferencias similares o mayores entre los cinco genotipos cuando crecieron en su propio suelo (SB) que cuando lo hicieron en el CH (Figura 5). Este resultado sugiere la existencia de algún factor o combinación de factores en el suelo CH que interaccionan con la población SB y disminuye la variabilidad entre los genotipos.

Las variables % Pr, Pt/pst, % AM y psv/psr, mostraron una interacción significativa ( $P < 0.05$ ), entre uno o más genotipos y la variable suelo (Figura 5). Para los genotipos SB1 y SB2 en las variables % Pr y Pt/pst, los valores del suelo SB al CH disminuyeron y para los genotipos SB3, SB4 y SB5 aumentaron. En las variables % AM y psv/psr, los valores del suelo SB al CH aumentaron para todos los genotipos (Figura 5). Específicamente en el caso de %AM, solo se observó un cambio importante en el genotipo SB2 que aumentó la infección de manera marcada cuando creció en el suelo CH respecto a cuando lo hizo en su propio suelo SB.

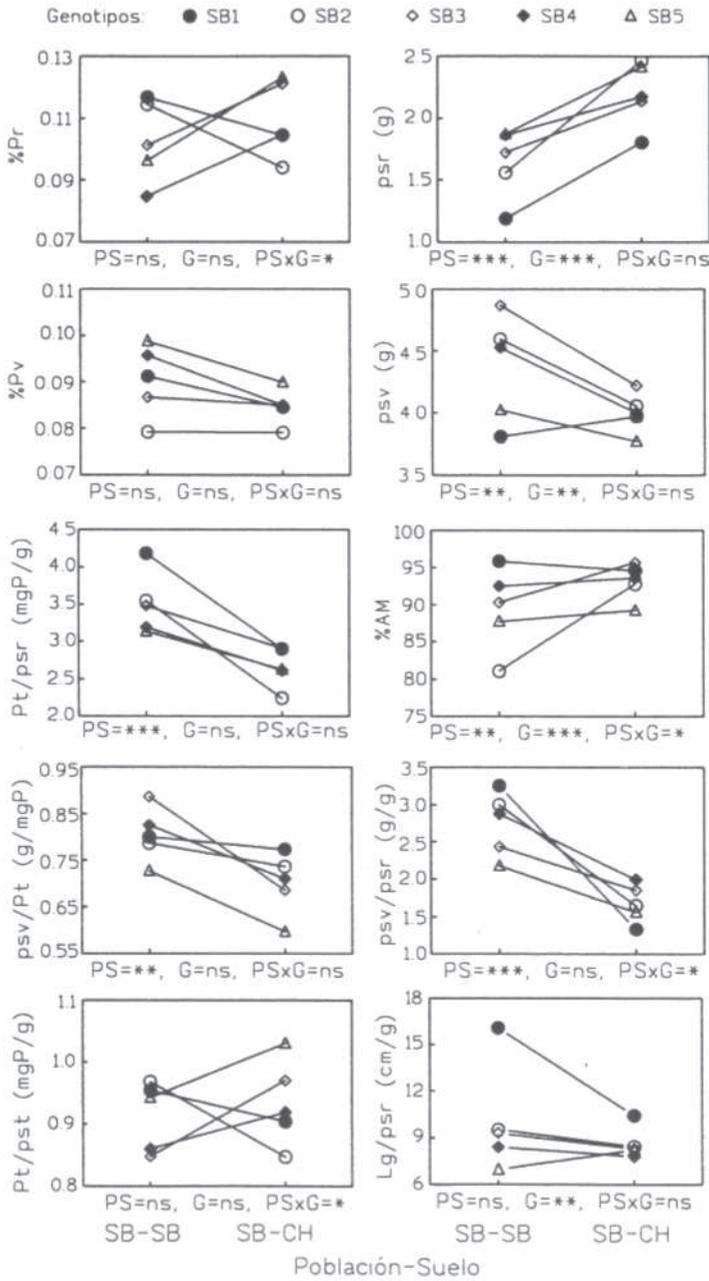


**Figura 4.** Relación entre el peso seco del vástago (psv) y la concentración de P en el vástago (%Pv) para los cinco genotipos de las dos poblaciones CH y SB en los suelos indicados. El número al lado del símbolo indica el genotipo correspondiente.

**Figure 4.** Relationship between the dry weight of shoot (psv) and the concentration of P in shoot (%Pv) for the five genotypes of the two populations CH and SB on the two soils. The number near the symbol identifies the genotype.

## Discusión

Poblaciones y genotipos de *Lotus glaber* recolectadas de distintos ambientes de la Cuenca del Río Salado, difirieron en características morfológicas y fisiológicas que dependieron en su magnitud de la variable estudiada. Las diferencias entre poblaciones en las características estudiadas, pueden atribuirse en algunos casos, a la plasticidad de la especie para adaptarse a distintas condiciones del ambiente, mientras que en otros, a la presencia de una base genética inter e intra poblacional de los individuos recolectados. Existe escasa bibliografía debidamente documentada que relacione la diversidad genética de *L. glaber* con su gran expansión en la Cuenca del Salado. Cuando se introduce una especie en un ambiente inicialmente homogéneo, la población colonizadora suele presentar escasa variabilidad genética. Sin embargo, al expandir su distribución aumenta la heterogeneidad ambiental y por lo tanto es probable que se produzcan diferenciaciones genéticas dentro de la población original (Williams et al. 1995). La capacidad de expansión de una especie en distintos ambientes es mayor cuando la misma presenta una gran plasticidad (Rice y Mack 1991). En el caso de *L. glaber* se encontraron diferencias entre poblaciones en variables fenotípicas que además de ser atribuidas a plasticidad, también podrían deberse a la existencia de una base genética (Stoffella et al. 1998). Nuestro estudio reafirma este concepto y sustenta la idea de que existen caracteres morfofisiológicos diferentes entre poblaciones y que no se modifican ante una diferente condición edáfica. Gran parte de los suelos de la Cuenca del Río Salado en donde crece *L. glaber* de manera espontánea, son deficientes en P. Si bien los análisis de P en suelo a nivel de campo pueden diferir en el espacio y en el tiempo, determinaciones en las muestras homogeneizadas utilizadas en este trabajo mostraron que el suelo CH tuvo una mayor deficiencia de P en comparación con el suelo SB (Tabla 1). Todos los métodos de análisis indicaron esa clara tendencia, especialmente la extracción alcalina de Olsen y la solución de baja fuerza indica de  $\text{CaCl}_2$  0.01 M. Además, el suelo CH tuvo una CRA del doble de SB, pero una CRF similar a SB. Estos valores combinados con una oferta de P disponible (0.6, 1.8 y 3.5 veces menor en CH respecto de SB; para Bray 1, Olsen y  $\text{CaCl}_2$ , respectivamente) menor, reflejarían aún más la mayor deficiencia de P para el crecimiento vegetal



**Figura 5.** Normas de reacción para las variables indicadas (media de cuatro repeticiones) en los cinco genotipos de la población SB crecidos en su suelo de origen SB y en el de la población CH. La relación de igualdad entre población-suelo (PS), genotipo (G) y la interacción población-suelo y genotipo (PSxG) están indicadas debajo de cada gráfico. (\*\*\*)  $P < 0.001$ , (\*\*)  $P < 0.01$ , (\*)  $P < 0.05$ , ns: no significativo).

**Figure 5.** Reaction norms for the five genotypes of the population SB grown in the two soils (SB and CH). Statistical differences for Population-Soil (PS), Genotypes (G), and the interaction between Population-Soil and Genotype (PSxG) are given below each graph. (\*\*\*)  $P < 0.001$ , (\*\*)  $P < 0.01$ , (\*)  $P < 0.05$ , ns: no significativo).

de un suelo sobre otro. Un individuo que crece en condiciones de deficiencia de P puede particionar el P absorbido entre el vástago y la raíz de manera diferente respecto a otro individuo de su misma especie. Nuestros resultados señalan que existieron diferencias entre las poblaciones de *L. glaber* en algunas variables fisiológicas relacionadas con la absorción de P del suelo. La población SB absorbió más P que la CH cuando ambas crecieron en sus respectivos suelos de origen,

presumiblemente por un mayor nivel de P en el suelo SB (Tabla 1). Sin embargo también se encontró que al compararlas en una misma condición edáfica, la población SB también mantuvo su capacidad de absorber más P respecto de la población CH. Nosotros interpretamos que la población SB fue más eficiente en la absorción de P que la CH. El hecho de no contar con el trasplante recíproco de los genotipos CH en el suelo SB, no invalida la razón de concluir que la población SB absorbe más P que la CH ante una misma condición edáfica de baja fertilidad fosforada. En estos casos las diferencias se atribuyeron a la existencia de un componente propio, que caracteriza a cada población y que podría sostener una base genética.

El % AM pareció estar más asociado con la variable suelo que a una especificidad entre la población y las micorrizas presentes en cada suelo. Este concepto parece reafirmarse en razón que, la variable % AM no estuvo asociada con ninguna de las variables estudiadas. Por otra parte, el recuento de esporas de AM presentes en ambos suelos que fue similar (en CH estuvo alrededor de 96 esporas por gramo de suelo, y en SB 100 esporas por gramo) y permiten suponer que la cantidad de inóculo presente sería similar en ambos suelos (Escudero comunicación personal). No fue posible establecer alguna relación como para justificar una influencia de % AM sobre el P absorbido por la planta, como tampoco una disminución en la infección de las raíces asociada a una diferente disponibilidad de P en el suelo. El porcentaje del largo de raíz infectado no siempre está relacionado con el mayor o menor contenido de P en suelo y con la absorción de P por la planta (McGonigle y Fitter 1988), y posiblemente deberían estudiarse otras variables relacionadas con la morfología de la infección (Mendoza y Pagani 1997).

Para establecer diferencias entre los genotipos de una misma población, es necesario realizar las comparaciones en dos ambientes distintos, puesto que la respuesta al ambiente puede no ser la misma en dirección, sentido y magnitud para todas las variables (Scheiner y Goodnight 1984). De esta manera se pudo evaluar la capacidad a la plasticidad de la población SB y de los genotipos pertenecientes a esa población ante cambios del ambiente. Los resultados de nuestro trabajo señalan que hubo una significativa plasticidad de la población SB, una significativa variabilidad entre los individuos de esa población, y además una interacción entre el individuo y el suelo. Los resultados permiten concluir que, la existencia de variabilidad poblacional, y dentro de la población, de variabilidad entre los individuos que la componen, pueden justificar la gran expansión de *Lotus glaber* en los últimos años en los distintos ambientes de la Cuenca del Río Salado. La variabilidad encontrada es propia de la capacidad de la especie a la plasticidad, pero también debida variabilidad genética propia del ecotipo. Consistentemente con el presente trabajo, se encontraron en Europa 14 ecotipos distintos de *Lotus corniculatus* (Grime et al. 1988).

## Bibliografía

- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Bray, R.H. y L.T. Kurtz. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39-45.
- Correa, O.S., A. Aranda y A.J. Barneix. 1995. Effect of pH on growth of *Medicago sativa* and *Lotus tenuis*. *Lotus Newsletter* 26:12-13.
- Darwich, N.A. 1983. Niveles de fósforo asimilable en suelos pampeanos. *IDIA* 1-5:409-412.
- Ginzo, H.D., M. Collantes y O. Caso. 1982. Fertilization of a native grassland in the "Depresión del Río Salado", province of Buenos Aires: Herbage dry matter accumulation and botanical composition. *Journal of Range Management* 1:35-39.
- Giovannetti, M. y B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84:489-500.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson y R. Hunt. 1988. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species *Lotus corniculatus*. Unwin Hyman Ltd., Londres, Reino Unido. 742 pp.
- Jackson, M.L. 1958. Method of soil analysis, part 2. Chemical and Microbiological Properties. Pp. 662. In: Black, C.A., D.D. Evans, J.R. White, G.E. Ensminger y F.E. Clarck (eds.). *Soil chemical analysis*. Prentice Hall, Inc., Nueva Jersey, EE.UU.

- León, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. En: Productividad Primaria Neta de Sistemas Herbáceos. Monografías 5: 75-107. C.I.C. La Plata, Argentina.
- Mazzanti, A., L. Montes, D. Miñon, H. Sarlangue y C. Cheppi. 1988. Utilización de *Lotus tenuis* en la Pampa Deprimida: resultado de una encuesta. *Revista Argentina de Producción Animal* 8:301-305.
- McGonigle, T.P. y A.H. Fitter. 1988. Growth and phosphorous inflows of *Trifolium repens* L. with a range of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal infection levels under field conditions. *New Phytologist* 108:59-65.
- Mendoza, R. E. 1981. Eficiencia en la utilización de fósforo de tres leguminosas forrajeras. *Phyton* 41:33-44. Mendoza, R.E. 1986. Isotermas de adsorción de P en suelos argentinos: II. Aplicabilidad de las isotermas e interrelación de sus parámetros con variables de suelo y planta. *Ciencia del Suelo* 2:117-124.
- Mendoza, R.E. 1991. Efecto del fósforo nativo adsorbido en el suelo sobre la medida de la capacidad "buffer" de fosfato. *Turrialba* 41:350-358.
- Mendoza, R.E. y E. Pagani. 1997. Influence of phosphorus nutrition on mycorrhizal growth response and morphology of micorrizae in *Lotus tenuis*. *Journal of Plant Nutrition* 20:625-639.
- Montes, L. 1988. *Lotus tenuis*. Revisión Bibliográfica. *Revista Argentina de Producción Animal* 8:367-376. Newman E.I. 1966. A method of estimating the total length of root in a sample. *Journal of Applied Ecology* 3:139-146.
- Olsen, S.R., C. Cole, F.S. Watanabe y L.A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *USDA Circ.* 939.
- Rice, K.J. y R.N. Mack. 1991. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88:91-101.
- Schemer, S. y C.J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38:845-855.
- Seaney, R.R. y P.R. Henson. 1970. Birdsfoot trefoil. *Advances in Agronomy* 22:119-157.
- Sokal R.R. y F.J. Rohlf. 1969. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* W.H. Freeman and Company, San Francisco, USA. 776 pp.
- Stoffella, S., G. Posse, y M. Collantes. 1998. Variabilidad fenotípica y genotípica de poblaciones de *Lotus tenuis* que habitan suelos con distinto pH. *Ecología Austral* 8:57-63.
- Williams D.G., R.N. Mack y R.A. Black. 1995. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology* 76:1569-1580.

*Recibido: Octubre 12, 1999*

*Aceptado: Febrero 2, 2000*