

Capítulo 9

Biosensores de la resistencia mecánica: aspecto de las raíces en los suelos compactados

Biosensors of the mechanical resistance: roots appearance in compacted soils

Julio Ramos¹⁻²

^{*}
Miguel Angel Pilatti¹
mpilatti@fca.unl.edu.ar

Oswaldo Felli¹

Silvia Imoff¹⁻²

** Autor de contacto*

¹ Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral. Kreder 2805, Esperanza (Santa Fe).

² CONICET. Kreder 2805, Esperanza (Santa Fe).

ÍNDICE CAPÍTULO 9

■ RESUMEN	307
■ ABSTRACT	308
■ INTRODUCCIÓN	309
■ LAS RAÍCES, LOS SISTEMAS RADICALES Y LA OCUPACIÓN DE LA TRAMA POROSA DEL SUELO	309
■ CARACTERÍSTICAS DE LA MATRIZ EDÁFICA QUE CONDICIONAN LA ELONGACIÓN RADICAL	313
Velocidad, uniformidad de desecación y resistencia mecánica	313
■ EXPRESIÓN MORFOLÓGICA DE LAS RAÍCES Y LOS SISTEMAS RADICALES FORMADOS EN HORIZONTES COMPACTADOS	314
Consistencia de los horizontes y respuesta de las raíces	314
■ LAS RAÍCES, BIOSENSORES EN TIEMPO REAL DE RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN	315
■ MANCHONES EN ALFALFA POR COMPACTACIÓN	320
■ BIBLIOGRAFÍA	323

■ RESUMEN

¿Cómo reaccionan las raíces ante elevadas resistencias mecánicas en el suelo? En este trabajo se explica y muestra con numerosas imágenes los cambios que se producen por ese motivo en el patrón de crecimiento normal de las raíces prestándose especial atención a 3 características: (a) el cambio de forma: engrosamiento, afinamiento y acintamiento; (b) el cambio de dirección y (c) el grado de ramificación. Se destaca que los horizontes pueden presentar matrices: rígidas, plásticas o deformables y expansivas; así como distinta velocidad y uniformidad de desecación: cada combinación influye diferente en las raíces. También es analizado el efecto del límite abrupto entre horizontes. Para analizar el aspecto de las raíces e interpretar qué le puede ocurrir para manifestarse de un modo u otro se propone una secuencia de pasos a seguir.

Especial atención se presta a los manchones que hay en lotes con alfalfa mostrándose los cambios en las raíces entre los sectores normales con respecto a los manchones.

Por fin se propone una explicación acerca de cómo responde el cultivo cuando las raíces están sometidas a elevadas resistencias mecánicas.

Palabras clave

resistencia mecánica,
ápice radical,
elongación radial,
engrosamiento radical.

■ ABSTRACT

How do roots react to high soil mechanical resistance? Root changes due to this constriction are presented with numerous illustrations. Special attention is paid to three root traits: a) the change in the transverse form: thickening, tinkering and flattening; b) change of the root growth and c) alteration of root branching. It is highlighted that soil horizons can have rigid, plastic or deformable and expansive matrixes, and have different speed and uniformity of drying. So each combination affects roots in different forms. The effect of the rugged limit between soil horizons on roots is also presented. A frequent edaphic situation in the center zone of Santa Fe province, like patched soils in Lucerne fields, is shown. We suggest a set of observations to analyze roots like organs and systems, detect the occurrence of compacted soils and elaborate hypothesis about its effects on crops.

Keywords | mechanical resistance,
root apex,
root elongation,
root thickening.

■ INTRODUCCIÓN

Los suelos con alta resistencia mecánica representan un problema serio para la agricultura dado que reducen el volumen de suelo explorado lo que restringe el acceso de las raíces al agua y los nutrientes, y así disminuye la producción de los cultivos (Taylor & Brar, 1991; Ousssible *et al.*, 1992; Wolfe, *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 2003). Tales restricciones modifican atributos de la parte aérea de la planta que inciden sobre los componentes de su rendimiento (Ousssible *et al.*, 1992).

Cuando se estudia a las raíces, se debe tener en cuenta que la forma, geometría y arquitectura de estas muestran la interacción del genoma con el ambiente durante toda la ontogenia radical. Todo está allí, bajo tierra, esperando a ser interpretado. Para ello es necesario comprender cómo crece una raíz, cómo crecen los sistemas radicales y de qué manera un suelo se convierte en un obstáculo para el crecimiento radical, en este caso elevadas resistencias mecánicas (RM).

■ LAS RAÍCES, LOS SISTEMAS RADICALES Y LA OCUPACIÓN DE LA TRAMA POROSA DEL SUELO

Las raíces ocupan el espacio poroso del suelo, el cual incluye macro y microporos, grietas, huecos y bioporos (Whiteley & Dexter, 1983). Cuando las raíces encuentran canales más pequeños que su diámetro ejercen presión para agrandarlos y avanzar a través de ellos (Clark *et al.*, 2003), cambian su dirección de crecimiento para rodear los agregados del suelo o se desforman para atravesarlos (Logsdon *et al.*, 1987).

El crecimiento en longitud de una raíz ocurre porque el meristema apical genera continuamente células por división las que luego, por diferenciación celular se expanden primero radialmente y luego longitudinalmente. Para que el fenómeno de expansión celular suceda, es necesaria la entrada de agua a la raíz y que se genere una presión positiva, lo que ocurre por diferencia de potenciales hídricos entre la solución del suelo y los tejidos vegetales. Cuando las raíces deben atravesar los agregados, la resistencia mecánica de la matriz del suelo condiciona directamente su crecimiento y su morfología (Letey, 1985; Glinski & Lipiec, 1990; Lynch, 1995; Bengough, 2003). Si bien se toma como referencia valores limitantes entre 2 y 6 MPa, la resistencia mecánica de los suelos es un factor que influye en la arquitectura radical en todo su rango **Figura 1**

Los resultados de las investigaciones acerca de los efectos de la RM sobre el crecimiento radical coinciden en tres respuestas generalizadas de las raíces: a) una reducción en la tasa de elongación radical, b) un incremento en el diámetro de las raíces justo por encima de la zona de elongación de las raíces y c) un cambio en la forma de la sección transversal de las raíces de circular a oval (Glinski & Lipiec, 1990; Bengough, 2003; Gregory, 2006; Ramos *et al.*, 2010).

La disminución en la tasa de elongación radical trae como consecuencia que los sistemas radicales sean, en términos geométricos, de menor longitud aunque el diámetro de las raíces aumenta (Atwell, 1993; Materechera *et al.*, 1991). El engrosamiento de las raíces es causado primariamente por la mayor expansión radial de las células del parénquima cortical (Atwell, 1989) antes que por la aparición de nuevas filas de células en el córtex **Figura 2** .

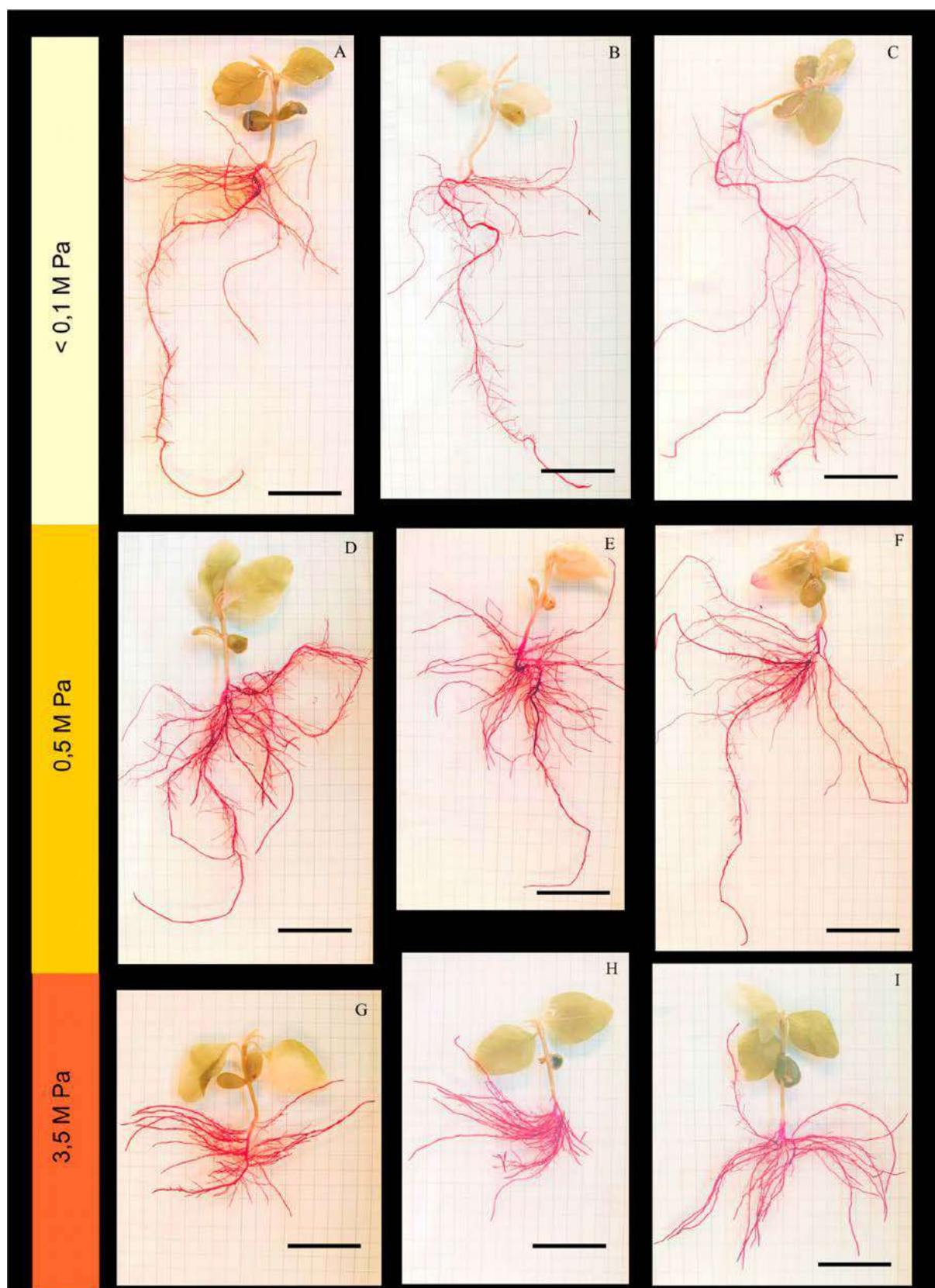


Figura 1: Sistemas radicales de soja de 20 días posteriores a la emergencia de la radícula cultivada en tres niveles de compactación del suelo, **A-C:** nulo: <0,1 MPa; **D-E:** bajo: 0,5 MPa; **G-I:** alto: 3,5 MPa. La barra equivale a 5 cm (Ramos *et al.*, 2010).

Figure 1: Root systems of soybean grown at three mechanical impedance levels. **A-C:** null: < 0,1 MPa; **D-F:** low: 0,5 MPa and **G-I:** high: 3,5 MPa. Scale bar 5 cm (Ramos *et al.*, 2010).

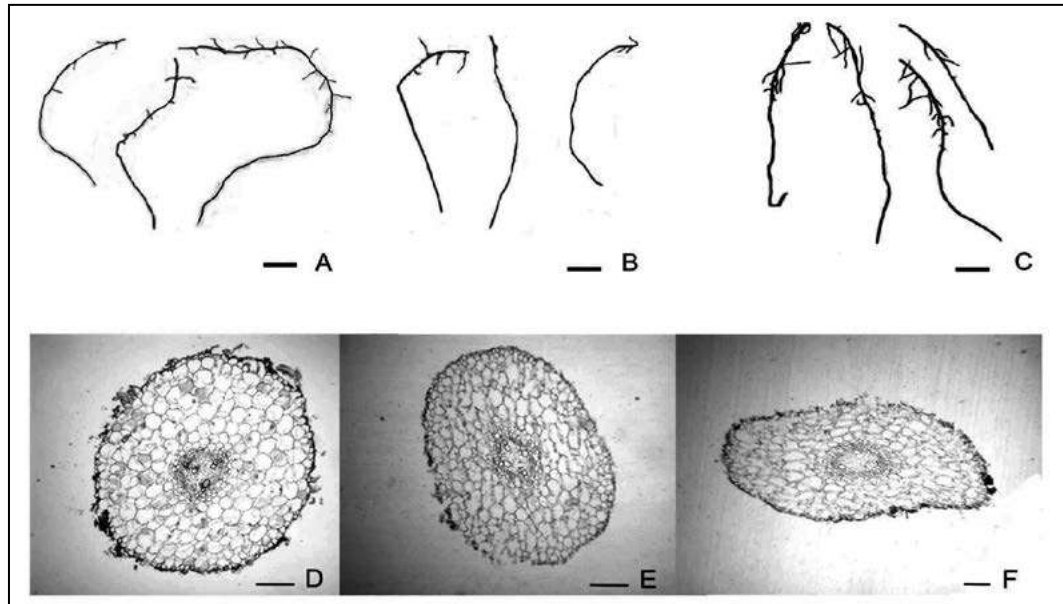



Figura 2: A-C: Raíces secundarias de soja. D-F: Cortes transversales de raíces de soja realizados a 15 mm del ápice radical para los tres niveles de compactación. A-D: nula: <0,1 MPa; B-E: baja: 0,5 Mpa; C-F: alta: 3,5 MPa. La barra equivale a 100 μ m (Ramos *et al.*, 2010).

Figure 2: A-C: Secondary roots. D-F: Transverse sections of soybean roots at 1.5 cm of the radical apex. A-D: < 0.1 MPa; B-E: 0.5 MPa and C-F: 3.5 MPa. For A-C bar is 1 cm. For D-F bar is 100 μ m (Ramos *et al.*, 2010).

En las raíces, los sitios de expansión celular están estrechamente asociados a los meristemas radicales (Silk *et al.*, 1989; Evert, 2006). Consecuentemente las zonas en las que se inician los cambios morfológicos, son aquellas que están próximas a los ápices radicales y a los meristemas secundarios (Evert, 2006). Por otra parte, la división celular es un evento menos afectado (Atwell, 1988, 1990). Por la forma en que las raíces avanzan entre las partículas del suelo, el ensanchamiento de las raíces en la región de expansión tiene un efecto de cuña que alivia el avance del ápice radical **Figura 3** . Cuanto mayor es el diámetro de la raíz en la zona de expansión, mayor es el espacio que se abre en el suelo delante del ápice (Abdalla *et al.*, 1969).

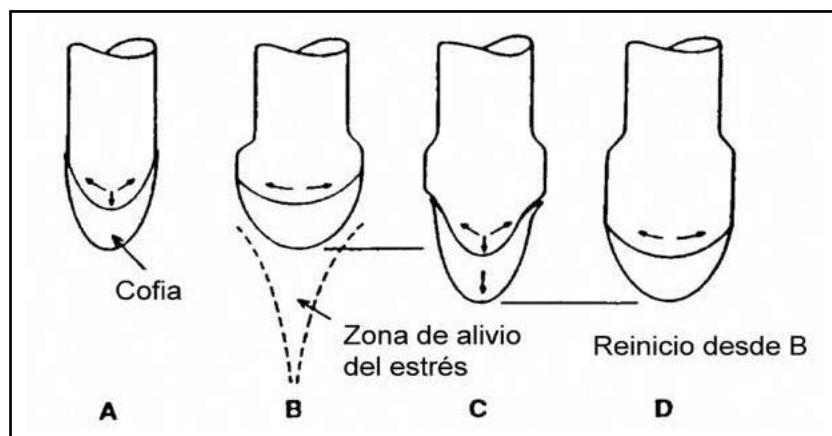



Figura 3: Cambio de patrón de crecimiento causado por una elevada resistencia mecánica. A: raíz normal. B: Comienzo de engrosamiento como respuesta a la resistencia mecánica y fracturación del suelo por el efecto cuña de la raíz. C-D: Crecimiento dentro de la grieta y nuevo engrosamiento dentro de ella hasta que la resistencia mecánica disminuya.

Figure 3: Change of the growth pattern brought about by high soil mechanical resistance. A: Normal root. B: The soil near to apex is cracked by the thickness of the root. C-D: The crack is filled by root elongation and a new root thickening extends the crack again.

Si observamos a las raíces como parte de un sistema superior, veremos a las raíces como una estructura ramificada con capacidad de distribuir y/o captar recursos en el medio que las rodea (Brentson, 1995), entonces emerge el término sistema radical, diferente al de raíz/raíces. La diferenciación de nuevas raíces laterales en el periciclo agrega nuevos puntos de crecimiento, por ello el crecimiento en extensión de los sistemas radicales está dado principalmente por la variación temporal del número de raíces laterales y adventicias.

Los cambios en las raíces de las plantas por condiciones del ambiente muestran cambios de manera coordinada; actuando como una unidad (como un todo = sistema) para compensar los efectos de condiciones edáficas desfavorables y, por lo tanto, refuerzan la idea del concepto sistema radical. En horizontes descompactados, es común observar que el crecimiento radical es estimulado en los estratos superiores, sobre todo si el nivel de fertilidad es bajo **Figura 4** .

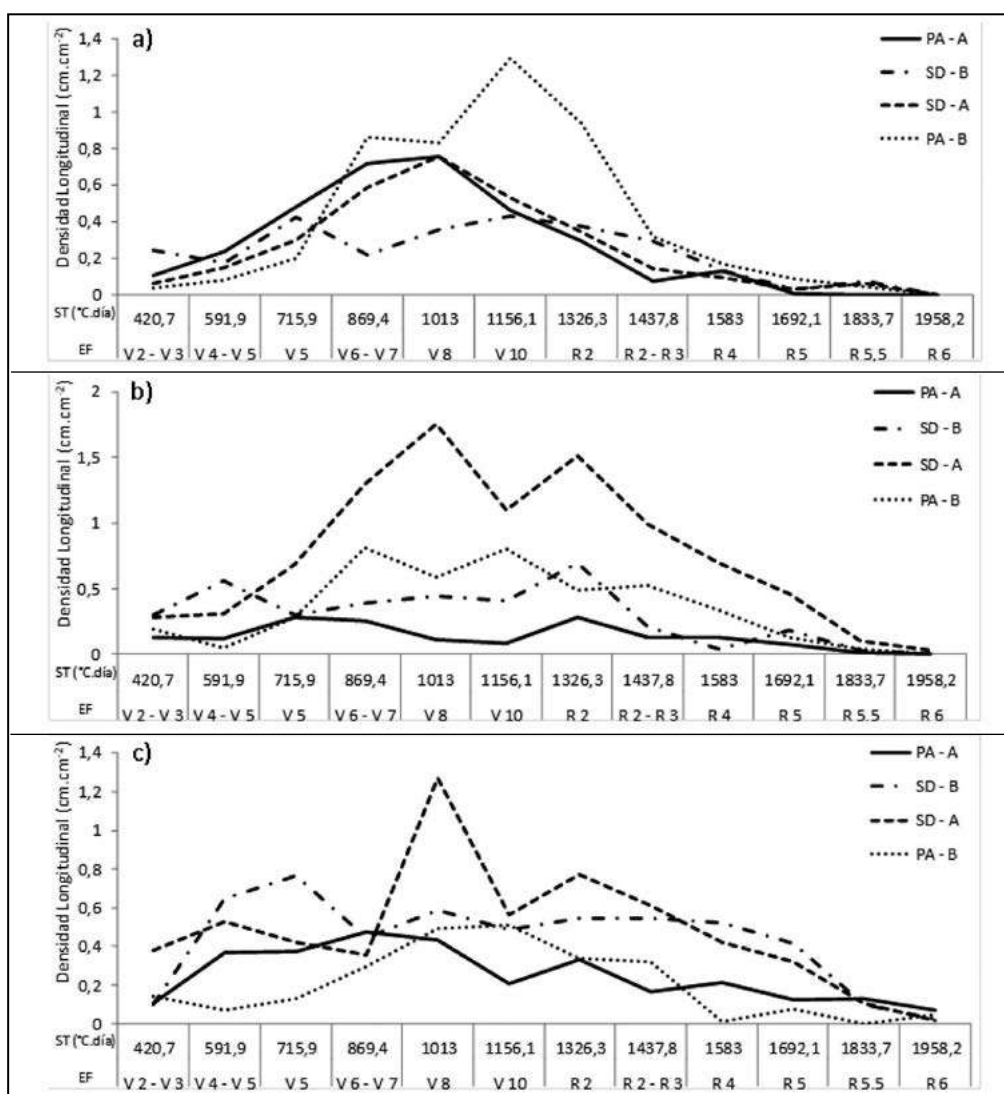


Figura 4: Efecto de la descompactación del suelo (Argiudol típico Serie Esperanza) con paratill y el nivel de fertilidad en la densidad longitudinal radical de un cultivo de soja. Paratill - Alta fertilidad (PA-A), Paratill - Baja fertilidad (PA-B), Siembra directa - Alta fertilidad (SD-A) y Siembra directa - Baja fertilidad (SD-B); **A:** 15 cm de profundidad, **B:** 25 cm de profundidad y **C:** 35 cm de profundidad. ST: Sumas térmicas de la temperatura del suelo considerando una temperatura base de 8 °C. EF: Estados fenológicos.

Figure 4: Effect of the soil loosening (Typyc Argiudoll Esperanza soil series) with Paratill and soil fertility on root length density of soybean at different soil deep: **A:** 15 cm; **B:** 25 cm and **C:** 35 cm. PA-A: paratill-high fertility; PA-B: paratill-low fertility; SD-A: no tillage system-high fertility; SD-B: no tillage-low fertility. ST: degree days, base temperature 8 °C; EF: phenologic states.

Cuando plantas de poroto crecieron en macetas con diferente concentración de fósforo en función de la profundidad, la densidad de raíces fue mayor en las partes donde se presentaba la mayor cantidad de este nutrimento (Ho *et al.*, 2004).

En plantas de cebada y trigo (Bingham & Bengough, 2003) se observó que la parte de las raíces de una planta que no crecieron en un suelo densificado aumentaron su longitud contrarrestando la disminución en longitud experimentada en aquellas que crecieron en suelos compactado.

■ CARACTERÍSTICAS DE LA MATRIZ EDÁFICA QUE CONDICIONAN LA ELONGACIÓN RADICAL

Que la matriz sea rígida o bien plástica (deformable), es importante porque, en la primera, la única forma de penetrarla es por poros grandes, si no hay o son discontinuos deben hendir la matriz rígida; es como hincar un clavo en una pared. En cambio si la matriz es plástica es posible horadarla cuando está húmeda (deformarla, moldearla sin que se rompa) pudiendo explorar tanto horizontes más profundos como el que ya están. Al secarse se forman grietas por donde también pueden pasar las raíces. Considerado así es peor un horizonte E con poca arcilla (menos del 18 %, no plástico) o un A francoarenoso compacto que un BA con 25 o más % de arcilla.

Velocidad, uniformidad de desecación y resistencia mecánica

En el perfil de un suelo se pueden encontrar distintas zonas en las que la velocidad y uniformidad de desecamiento de la masa de suelo difiere notoriamente. Podemos diferenciar 3 casos:

- (a) En superficie, primeros 15 cm (aproximadamente) por evaporación y transpiración se seca rápida y uniformemente: esto no favorece a que se generen altas RM. Pero, en ese mismo espesor puede ocurrir que durante un período sin vegetación no haya transpiración y la evaporación sea uniforme pero lenta ya sea porque la demanda atmosférica es baja: fin de otoño, invierno e inicio de primavera en Santa Fe y/o porque haya una capa espesa y uniforme de rastrojos que reduce drásticamente la pérdida de agua por evaporación. Si en estas condiciones ese espesor inicialmente húmedo se seca lentamente, después de algunos meses, probablemente se generarán altas RM. Pero por estar próximo a la superficie lluvias poco cuantiosas lo rehumectarán y la RM se reducirá.
- (b) Entre los 15 y 30 cm ocurre lo mismo que antes pero siempre más lentamente y para humedecerlo hacen faltan lluvias mayores: en este espesor es más probable que se generen altas RM por desecamiento lento y uniforme, e incluso densificación por reacomodamiento de las partículas. También debe añadirse que los niveles de materia orgánica son menores que en superficie. Éste, es el espesor más problemático de todo el perfil debido a la acción antrópica, ya que hasta allí se transmiten las presiones que se ejercen en superficie por ganado y/o maquinaria.
- (c) Por debajo de los 30 cm no se pierde agua por evaporación sino sólo por transpiración: la desecación es más o menos lenta pero desuniforme ya que se secan primero las zonas próximas a las raíces generándose sectores con mayores y menores resistencias mecánicas (las más húmedas).

Es importante advertir que por evaporación directa se secan uniformemente sólo los primeros 30 cm del suelo; cuando más lento sea esto y más ciclos de humectación y secado sucedan, mayor será la

compactación por reacomodamiento de partículas en matriz rígida. Además, puede empeorar por amasado al aplicarse fuerzas externas si es plástico.

Por debajo de los 30 cm el secado es por absorción, no es uniforme en todo el horizonte: contracción diferencial si la masa es expansiva, más exploración por grietas. Si la matriz es rígida y está seca no hay ramificación y puede que tampoco penetración.

■ EXPRESIÓN MORFOLÓGICA DE LAS RAÍCES Y LOS SISTEMAS RADICALES FORMADOS EN HORIZONTES COMPACTADOS

Muchos de los detalles que se muestran a continuación han sido indicados o sugeridos por el trabajo pionero de Cerana (1978). Al mirar directamente a las raíces en el suelo o por medio de imágenes digitalizadas (rizotrón, minirizotrón, trinchera), se debe prestar especial atención a 4 tipos de cambios característicos:

- (a) cambio de forma: engrosamiento, afinamiento y acintamiento;
- (b) de dirección;
- (c) del grado de ramificación;
- (d) de color: el cambio de color suele estar relacionado no con RM sino con la edad de las raíces, anaerobiosis, toxicidad o enfermedades. El color blanco indica activas y el negro: muerte, anaerobiosis. Todo lo que pueda observarse es una expresión morfológica condicionada por el genotipo y las condiciones del suelo sucedidas en el momento que fue recorrido por los ápices radicales.

Consistencia de los horizontes y respuesta de las raíces

- 1) **No plástico o rígido:** debe hendir como si fuera una cuña (vencer la resistencia al corte no a la penetración) o pasar por poros grandes: mayores a 100 μm de diámetro para raíz principal de gramíneas o 300 μm para leguminosas. La respuesta de la raíz a la RM es el incremento del diámetro la presión radial genera fisuras en zonas de menor resistencia mecánicas ubicadas delante de la cofia y favorece que la raíz siga profundizando.

Antiguamente se consideraba que las raíces no reducían su diámetro para introducirse en poro más estrechos que ellas (Gill & Miller, 1956; Wiersum, 1957; Barley, 1962; 1963; Abdalla *et al.*, 1969; Greacen & Oh, 1972), posteriormente se encontró afinamientos hasta la mitad o un tercio de su valor normal (Scholefield & Hall, 1985). Así queda que como mínimo gramíneas y leguminosas necesitan diámetros de poros entre 30 y 100 μm respectivamente. Corresponde al tamaño mínimo de la cofia más la estela.

Esto aclara el hecho de que los agregados edáficos que no impiden la exploración radical deben tener entre 100 y 300 μm de diámetro o más (se considera que esferas apiladas dejan entre sí huecos que son 1/3 de su diámetro) es el tamaño de mesoagregados o arenas entre medias y gruesas.

Poros de 300 μm de diámetro se ven a ojo desnudo, en cambio los de 100 μm sólo se perciben con ayuda de lupa x 10 o más. Como regla empírica se acepta que la densidad mínima de poros grandes para una buena distribución de las raíces debería ser de al menos 5 poros por 25 cm^2 (mayores a 300 μm).

Para hendir al suelo la raíz se engrosa generando una fisura por delante y penetra. Pueden incrementar su diámetro entre el doble (Glinski & J Lipiec, 1990) y hasta 4 a 5 veces (Veen & Boone, 1981) inmediatamente por encima del sitio de mayor resistencia. Los canales así hendidos permanecen por algún tiempo y son usados por otras raíces (Ehlers *et al.*, 1983; Wang *et al.*, 1986). Con sólo 2% de bioporos alcanza para explorar el suelo. Las raíces pocas veces ocupan más del 5% del volumen de suelo (Russell, 1977).


En estos horizontes las raíces no ramifican lateralmente, excepto que el tamaño de poros lo permita.

- 2) **Plástico no expansivo:** La raíz en húmedo horada y compacta lateralmente esto hace que se estrangule (menor diámetro) sin poder engrosar. No ramifica, dan la apariencia de alambres clavados verticalmente. Es común observar raíces en huecos pre-existentes, a veces más de una.
- 3) **Plástico y expansivo:** baja por grietas, ramificación horizontal, desecamiento diferencial y agrietamiento. Es común observar raíces acintadas.
- 4) **Límite abrupto entre horizontes.** Se presentan varios casos:
 - Adventicias que se enfrentan a una costra en superficie: pueden no penetrar y no hay anclaje.
 - Si hay un horizonte o una zona con RM mucho mayor ubicada entre 10 a 30 cm: arriba falta anclaje y las raíces crecen horizontalmente o ascienden un poco.
 - Ubicado entre un horizonte no expansivo y otro expansivo: crecimiento horizontal y luego vertical por grieta. Ejemplos: A Bt o E Bt.
 - Las raíces pasan de un horizonte expansivo a otro que no es expansivo ni plástico (rígido) según estado de humedad puede haber alta RM: si no encuentra poros grandes deja de elongar, engrosa y luego –si se hace una fisura- crece verticalmente, no ramifica. Ejemplo: Bt a BC o C.
 - La raíz ramifica cuando se dan una o más de estas condiciones:
 - (a) Poros grandes en distintas direcciones (matriz rígida, gránulos mayores a 100 a 300 μm).
 - (b) Baja resistencia mecánica por humedad (plástico),
 - (c) Expansivo con estructuras no muy grandes (prismas o bloques medios o menores,) y muchas grietas.
 - (d) Huecos preexistentes.

■ LAS RAÍCES, BIOSENSORES EN TIEMPO REAL DE RESISTENCIA A LA PENETRACIÓN

Los caracteres morfológicos de las raíces pueden ser utilizados como indicadores en tiempo real de zonas compactadas en el suelo debido a que: a) son los sitios de percepción y respuesta al factor edáfico; b) pueden ocupar todo el perfil del suelo; c) una vez que ocupan un espacio, no cambian de lugar, solamente transcurre su ciclo de vida y d) representan una estructura morfológica y fisiológica común a todas las raíces.

Secuencia sugerida para analizar raíces:

- 1) Mirar si en algún lugar engrosó notoriamente difiriendo del diámetro de más arriba y abajo, a veces parece como un nudo **Figura 5A** . Se interpreta que la raíz principal al llegar a esa profundidad se encontró con alta RM y diámetro de poros pequeños: engrosa para realizar el efecto de “cuña”

y hendir el suelo para pasar. Es frecuente que se produzcan ramificaciones porque la zona con menor RM no se encuentra debajo del ápice de la raíz principal sino a un costado **Figura 5B** ©. No confundir el engrosamiento típico, normal, que se da –por ejemplo- en las dicotiledóneas con el ocasionado por altas RM. También en este caso se puede ver mayor ramificación que lo usual para el cultivo analizado. Esta situación se da también cuando en profundidad, en vez de que haya alta RM hay anaerobiosis y se estimula la ramificación lateral en horizontes ya explorados. Para diferenciar uno de otro caso se observa si la raíz principal se ha engrosado (alta RM, **Figura 6** ©) o sólo ha detenido su elongación (anaerobiosis) compensando con abundantes ramificaciones en el horizonte ya explorado.

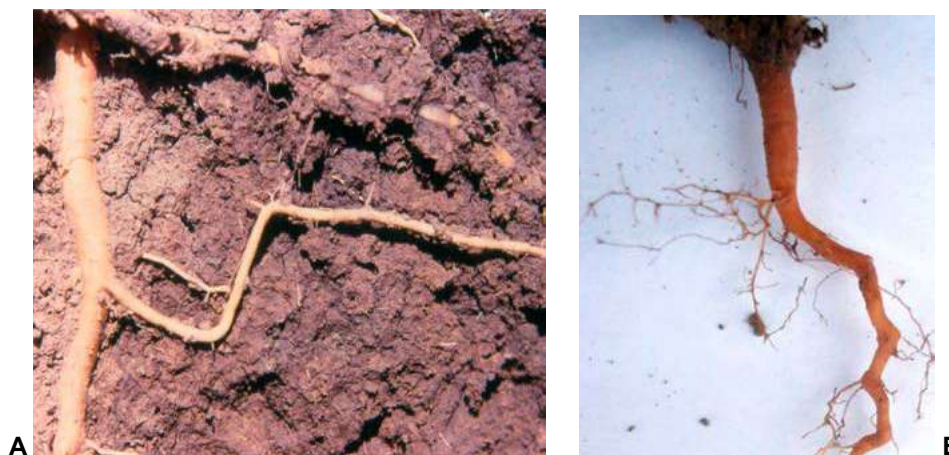


Figura 5A: Engrosamiento de la raíz de alfalfa por alta resistencia mecánica y cambios de dirección.

B: Ramificación lateral -siguiendo zona de menor resistencia mecánica- y cambios de dirección de la raíz secundaria en alfalfa.

Figure 5A: Thickening of lucerne root and change of growth direction in soil mechanic constriction conditions.

B: Lateral root of first order explores zones whit low mechanic resistance.



Figura 6: Repetidos cambios de grosor y dirección de la raíz principal en alfalfa: indica las dificultades y demoras que tuvo durante los primeros estadios del desarrollo estimulando una mayor ramificación en superficie.

Se observa que en profundidad la raíz principal se detuvo dando lugar a ramificaciones que tampoco profundizan más que la principal: probablemente por anaerobiosis a más de 30 cm.

Figure 6: Sucessives changes of diameter and growth direction of the lucerne primary root. It is possible to appreciate the constrictions and delay of the root growth in the early states of development.

It is show in the deeper soil layers that the primary root stopped its growth and developmented lateral roots, maybe for anaerobic conditions to 30 cm.

- 2) En vez de engrosar reduce el diámetro (a) manteniendo la forma cilíndrica **Figura 7** y **8** esto suele ocurrir cuando encuentra bioporos de menor tamaño, o bien (b) cambiando la forma, usualmente se parece a una cinta, es frecuente cuando sólo encuentra grietas en horizontes expansivos con elevado contenido de arcilla **Figura 9**.



Figura 7: Gran reducción del diámetro de la raíz principal de alfalfa para atravesar por poros o huecos de mayor tamaño, con abundante ramificación.

Figure 7: Important thinering of the lucerne primary root to through pass pores with minor size than its diameter.



Figura 8: Cambios en la apariencia de las raíces de alfalfa por impedimento mecánicos a 10 cm de profundidad observándose que 1º) Detiene su elongación y engrosa. 2º) con esa sola acción no es suficiente entonces disminuye su grosor para seguir avanzando 3º) pero encuentra lateralmente poros grandes, grietas, o menores RM lo que favorece su ramificación. 4º) Más abajo en varios sitios la principal cambia de dirección, también las secundarias.

Figure 8: Effects of the soil compaction on the root system when the constriction appears to 10 cm. It is possible observe change in the roots growth direction and thinning of the primary root.

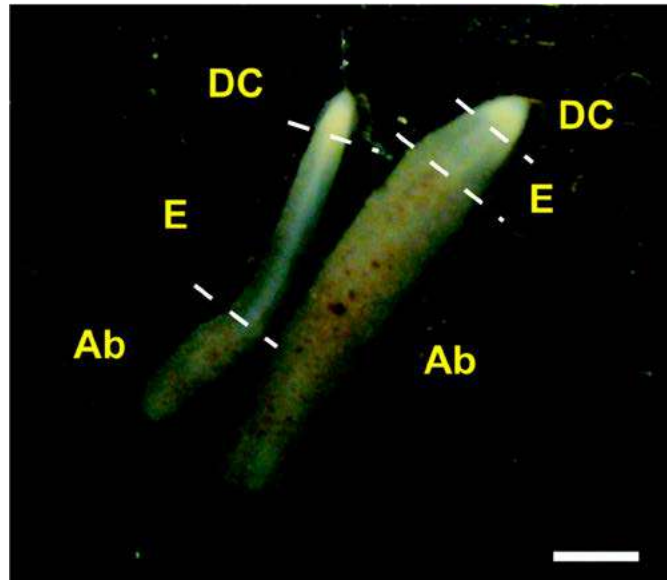


Figura 9: Efecto de la resistencia mecánica del suelo en la zona apical no ramificada de las raíces secundarias de soja. La raíz de la izquierda creció en un suelo con 0,5 MPa de resistencia mecánica y la raíz de la derecha en un suelo con 3,5 MPa. Ab: zona de absorción; DC: zona de división celular y E: zona de elongación radical. La barra equivale a 50 micrones.

Figure 9: Effect of the soil mechanic resistance on the unbranched apical zone of first order lateral roots in soybean. Root at the left was grown in soil whit 0.5 Mpa and at the root at right was grown in soil whit 3.5 MPa. Ab: absortion zone; DE: root division zone and E: root elongation zone. Bar is 50 microns.

- 3) Cambio de dirección: Hacia abajo no encuentra poros grandes ni fisuras en una estructura masiva, aunque sí hacia los costados o hacia arriba (bucle), entonces elonga cambiando la dirección durante una distancia no muy grande (unos pocos cm) para retomar la dirección vertical al encontrar una fisura **Figura 10A** ☉. O bien se extiende lateralmente varios centímetros esto indica que no sólo debe eludir una estructura masiva sino todo un estrato que presenta un límite muy abrupto con respecto al de arriba **Figura 10B** ☉.



Figura 10A: Respuesta de las raíces de alfalfa ante una estructura masificada: Cambio de dirección, grosor, escasa o nula ramificación sin penetrar él. **B:** Cambio abrupto de dirección de raíz principal de alfalfa por límite abrupto entre horizontes y poca ramificación más arriba y en el tramo horizontal por alta RM entorno a la raíz.

Figure 10A: Morphological changes of lucerne roots in conditions of compacted soil: change of growth direction, root thickening and inhibition of root branching. **B:** Abrupt change of the growth direction in lucerne primary root induced by horizontes whit different mechanical resistance.

- 4) No se observan ramificaciones en 5 o más cm: ocurre en horizontes con matriz rígida que no tienen poros grandes; o en horizontes con matriz plástica observándose además que -si se saca la raíz- se ve que el hueco donde estaba presenta las caras alisadas (más densas) lo que impide la ramificación lateral.

En la **Figura 11** se presenta un caso llamativo. Nótese cómo en un sector del suelo la raíz se engrosó y ramificó a la vez, pero una ramificación encontró bajas RM hacia el costado y arriba yendo por un camino sinuoso que la condujo a estrangular a la principal. En realidad creció alrededor de la principal y ésta cuando tenía que engrosar más no lo hizo porque estaba la ramificación.



Figura 11: Llamativo cambios de dirección de una raíz secundaria de alfalfa aprovechando zonas con menor resistencia mecánicas o huecos grandes que la hicieron ascender y luego pasar alrededor de la principal.

Figure 11: Curious change of the growth direction of a secondary lucerne root. The tip root take advantage of the zones whit lower mechanic resistant to explore the soil.

- 5) Finalmente, se propone usar un índice construido en base a características morfológicas de los ápices radicales para reconocer zonas con RM mecánica.

Los caracteres con mayor sensibilidad a las zonas compactadas del suelo son aquellos directamente ligados al tiempo de vida de las raíces y a la expansión celular como ser, la forma de la sección transversal de las raíces, el diámetro de las raíces en la zona de expansión radical, la relación que hay entre este y la longitud desde el ápice radical al punto en que emerge una raíz lateral (Ramos *et al.*, 2010).

Cuando se analizó la longitud y el diámetro de los ápices de las raíces secundarias, se encontró que las dimensiones geométricas en soja cambiaron significativamente con la RM. Las raíces crecidas con alta RM (3,5 MPa) fueron más cortas (**l**) y más anchas (**d**) respecto de aquellas crecidas en bajos niveles de RM (<0,1 y 0,5 MPa). Como consecuencia de estos cambios, el cociente entre estas dos

variables (**Nd1**) tuvo una relación lineal negativa con el nivel de resistencia del suelo y a la vez fue la variable que mejor discriminó a las raíces crecidas afectadas por el nivel de resistencia **Figura 12** ②.

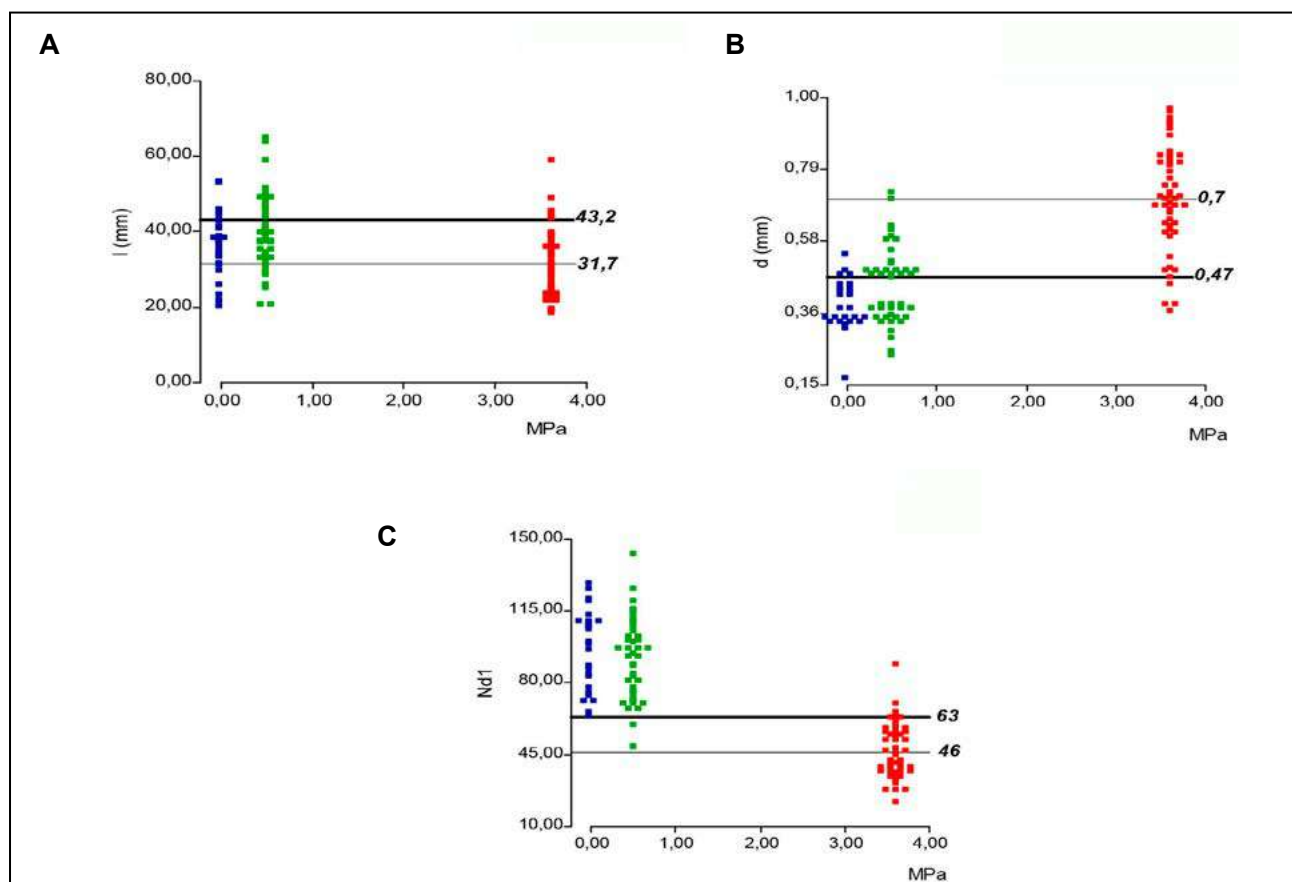


Figura 12: A-C: Diagrama de densidad de puntos para observar la dispersión de los caracteres morfológicos de los ápices de las raíces secundarias de soja en función de la resistencia mecánica del suelo, nula (azul): <0,1 MPa; baja (verde): 0,5 MPa y alta (rojo): 3,5 MPa. Distancia del ápice a la primera raíz terciaria (l), diámetro a 15 mm del ápice (d) y cociente de ambas variables (Nd1). Las líneas de corte indican para el tratamiento de 3,5 MPa el valor medio significativo de las variables (—) y el valor que corresponde al percentilo 90 (—) para l y Nd1, y el percentilo 10 para d (Ramos *et al.*, 2010).

Figure 12: A-C: Dot plot showing dispersion of morphological characters of soybean secondary root apices as a function of soil mechanical impedance, null (blue): < 0.1 MPa; low (green): 0.5 Mpa; and high (red): 3.5 MPa. Distance from the apex to the first tertiary root (l), diameter at 15 mm from the apex (d) and quotient of both variables (Nd1). For the 3.5 MPa treatment, cut lines indicate the significant average value of variables (—) and the value corresponding to the percentile 90 (—) for l and Nd1, and the percentile 10 for d. (Ramos *et al.*, 2010).

Por lo anterior y por la facilidad de medición a campo de este parámetro, **Nd1** aparece como un atributo útil de las raíces en crecimiento con capacidad para indicar la ocurrencia de situaciones de estrés mecánico en el suelo en tiempo real.

■ MANCHONES EN ALFALFA POR COMPACTACIÓN

En el centro y norte de Santa Fe es frecuente encontrar lotes con cultivos de alfalfa que en sectores presentan menor crecimiento y/o densidad de plantas (manchones, **Figura 13** ②). Muchas pueden ser las causas: anegamiento, enfermedades, salinidad, sodicidad, entre otros y, el que aquí nos ocupa: la compactación que genera elevada RM y propicia también a la falta de una adecuada aireación.



Figura 13: Ejemplos de lotes con manchones en el cultivo de alfalfa en el centro y oeste de Santa Fe.

Figure 13: Examples of lucerne plots with patched soil in the middle and west of Santa Fe province.

Para estudiar los cambios que ocurren tanto en el suelo como en el cultivo se realizan trincheras como las que se muestran en la **Figura 14A** y **B** avanzando desde una zona con manchón en el alfalfar hasta otra “normal” en cuanto a densidad de plantas como vigor.




A


B

Figura 14 A: Aspecto de la trinchera que se realiza para estudiar el suelo y las raíces partiendo desde el manchón hasta llegar donde la alfalfa se presenta “normal” mayor densidad de plantas y vigor; característico de la mayor parte del lote. **B:** Alfalfa en manchón vs. no manchón o normal.

Figure 14 A: Trench to direct root and soil observations. The line goes from the patch soil zone (down) to normal soil zone (up). **B:** Lucerne plants in contrasting soil conditions, patch soil vs normal soil.

En la **Figura 15A** se ven dos sistemas radicales de alfalfas implantadas en la misma fecha y lote en el segundo año de vida, una ubicada en un sector denominado “manchón” donde no se destaca la raíz principal y sí muchas ramificaciones, otra extraída de un sector “normal” y puesta allí para comparar. Es evidente la diferencia de vigor de una y otra. Es probable que las raíces en el manchón se encontraran desde la emergencia con fuertes limitaciones mecánicas retrasando el crecimiento de toda la planta

y “deformando” el tradicional aspecto del sistema radical de ese cultivo. Se trata de un caso peor que el mostrado en la **Figura 10A** .

En **Figura 15B**  se muestran dos plantas en el mismo lote que las anteriores pero que crecen a pocos centímetros una de otra, no sólo hay anisotropía vertical con engrosamiento y cambios de dirección sino también una gran anisotropía horizontal. Esto destaca que si bien puede haber sectores de varias decenas de metros cuadrados con el cultivo más ralo, esto también ocurre a muy poca distancia aunque no tan drásticamente.

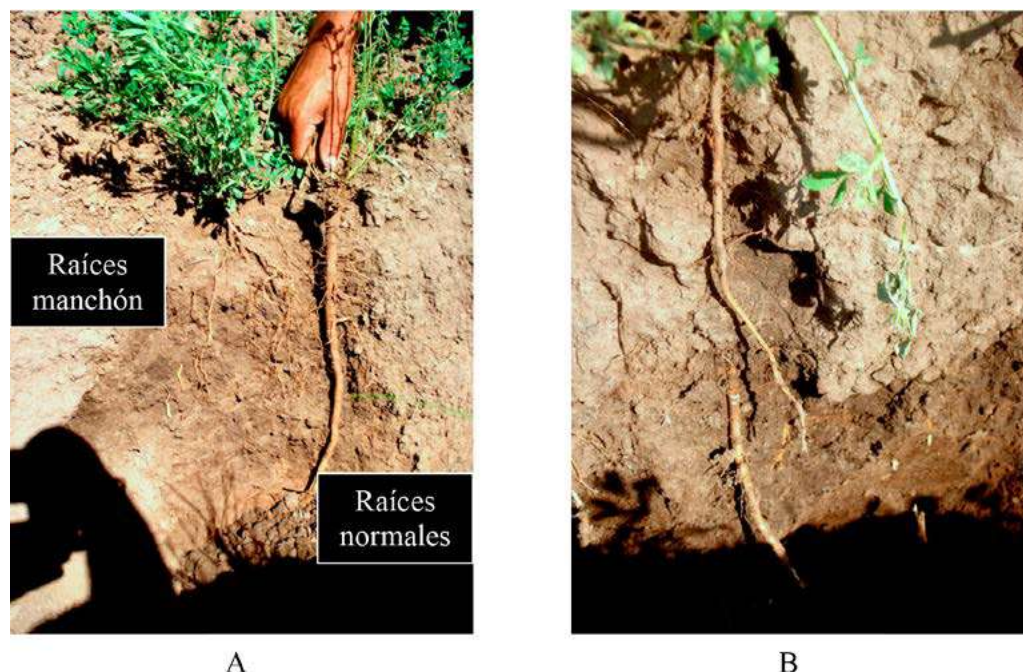


Figura 15A: Vista de dos sistemas radicales de alfalfas implantadas en el mismo año y lote, una ubicada en un sector denominado “manchón” donde no se destaca la raíz principal y sí muchas ramificaciones, otra extraída de un sector “normal” y puesta allí para comparar. **B:** Aquí se observa y evidencia no sólo una gran anisotropía vertical sino también horizontal. Dos plantas que crecen a pocos centímetros una de otra presentan sistemas radicales tan distintos.

Figure 15A: View of two lucerne root systems whit the same age, one was grown in a sector whit physical and chemical constrictions named “manchón” where the primary root has a poor develop and few lateral roots respect to the plants grown in the “normal” sector. **B:** It is show an example of anisotropy vertical and horizontal when roots grow in soil whit mechanical constrictions.

Para finalizar: Interpretación del efecto de elevada RM sobre el cultivo

Después de presentar las modificaciones que se producen en la raíces ante elevada RM se propone una explicación -a modo de hipótesis- acerca de cómo responde el cultivo a través de lo que experimentan las raíces en esa condición.

La RM en el suelo afecta por 4 vías al cultivo:

- 1) Reducción del número de plantas y despereja distribución en el terreno cuando durante la emergencia se forma una costra en superficie.
- 2) Menor o nula disponibilidad de agua y nutrientes almacenados en profundidad al demorar o impedir totalmente la exploración radical
- 3) Menor elongación de las raíces en un horizonte ya explorado y con esto:
Menor capacidad de absorción porque es baja la densidad de raíces.

- 4) Estrés hídrico en los momentos de máxima demanda de agua. Las raíces crecen amontonadas en los sitios donde hay bajas RM, grietas o bioporos, no usando uniformemente el agua de todo el volumen del horizonte, sino que desecan más algunos sitios que otros.
- 5) Cambio en el reparto: se destina menos a biomasa aérea y más hacia raíces por 2 motivos:
 - (a) A mayor RM la respiración radical se incrementa de 3 a 5 veces. Aumentando así el consumo de hidratos de carbono.
 - (b) Al promoverse un mayor crecimiento radical “en búsqueda de agua” juntamente con una mayor tasa de respiración radical hace que el crecimiento aéreo prácticamente se detenga porque aumenta el consumo y el reparto es mayor hacia raíces para permitir su mayor crecimiento.
 - (c) Cuando la actividad respiratoria y meristemática es alta, se prioriza el reparto hacia ellas pero si las raíces no pueden extenderse en el suelo por la RM, la capacidad del “destino raíz” no es suficiente y en las horas picos de fotosíntesis se colman los cloroplastos porque no se consume todo lo producido y se detiene la fotosíntesis: sin embargo los estomas están abiertos y sale vapor de agua, al menos durante algunas horas. Todo esto conduce a un menor crecimiento diario.

Un hecho, poco advertido, es que no sólo se genera menor longitud de raíces sino que hay menos longitud de raíces que tienen gran capacidad absorbente. Es el tramo de activa elongación el que tiene una conductividad hidráulica radial 10 veces superior a la zona meristemática y a la de maduración que es por mucho la más extensa pero con menor conductividad. La zona de elongación en las raíces dura 3 o 4 días; luego pasa a la zona de maduración. Suponiendo que elonga -como máximo- 5 cm/día, una raíz podría lograr una longitud de 20 cm de máxima capacidad absorbente; pero si hay RM tal vez sólo avance 1 cm/día logrando penetrar sólo 4 cm, es decir, debido a la RM sólo hay un 20% de longitud de raíces con conductividad radical alta.

Si las raíces se amontonan, se superponen las zonas de provisión de agua de raíces vecinas, desecándose más intensamente una parte del volumen edáfico y el resto del horizonte queda sin raíces con más humedad. Durante la noche se equilibra el potencial hídrico en todo el estrato, pero durante las horas de mayor demanda las raíces experimentan deficiencia: alta tensión hídrica, pudiendo generar “mensajeros químicos” –ABA (ácido abscísico)- que provocan un cierre activo de los estomas. Si se cierran por este motivo, la apertura –una vez finalizado el estrés- no es inmediata; debe reducirse –metabólicamente- la concentración de ABA en hoja y recién en ese momento se reabren los estomas.

Así ocurre que en las horas de mayor demanda transpiratoria, las raíces están amontonadas y con poca longitud que tengan alta conductividad radical radial, la tensión hídrica en la superficie de la raíz es elevada y los mensajeros químicos “ordenan” cierre estomático, ese día el cultivo crecerá menos.

■ BIBLIOGRAFÍA

- Abdalla, AM; DRP Hettiarachi & AR Reece. 1969. The mechanics of root growth in granular media. *Journal of Agricultural Engineering Research* 14: 236-248.
- Atwell, BJ. 1989. Physiological responses of lupin roots to soil compaction. In: Loughman, BC; O Gasparikova & J Kolek (Ed). Structural and functional aspects of transport in roots. Academic Kluwer Publishers, p. 251-255.

- Atwell, BJ. 1990. The effect of soil compaction on wheat during early tillering I. Growth development and root structure. *New Phytologist* 115: 29-35.
- Atwell, BJ. 1988. Physiological responses of lupin roots to soil compaction. *Plant and Soil* 111: 277-288.
- Atwell, BJ. 1993. Response of root to mechanical impedance. *Environmental and Experimental Botany* 13: 27-40.
- Barley, KP, 1962. The effects of mechanical stress on the growth of roots. *J. Experim. Botany* 13: 95-100.
- Barley, KP, 1963. Influence of soil strength on growth of roots. *Soil Sci.* 96: 175-180.
- Bengough, AG. 2003. Root growth and function in relation to soil structure, composition and strength. In: Kroon, H & E Visser (Ed). *Root Ecology*. Springer Verlag, Berlin, p. 151-171.
- Bingham, IJ & AG Bengough. 2003. Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil* 250: 273-282.
- Brentson, GM. 1995. The characterization of topology: a comparison of four topological indices for rooted binary trees. *Journal of Theoretical Biology* 177: 271-281.
- Cerana, LA. 1978. La resistencia mecánica de los suelos y el crecimiento de los tallos subterráneos y raíces. Fac. de Edafología. Santa Fe. Argentina. 61 pp.
- Clark, LJ; WR Whalley & PB Barraclough. 2003. How do roots penetrate strong soil? *Plant and Soil* 255: 93-104.
- Ehlers, W, V Köyke, F Hesse & W Böhm, 1983. Penetration resistance and root growth oats in tilled and untilled loess soil. *Soil Tillage Res.* 3:261-275.
- Evert, RF. 2006. *Esau's Plant Anatomy*. New Jersey, Wiley, 601 p.
- Gill, WR & RD Miller, 1956: A method for study of the influence of mechanical impedance and aeration on the growth of seedling roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 20: 154-157.
- Glinski, J & J Lipiec. 1990. *Physical conditions and plant roots*. Florida, CRC Press, Inc. 250 p.
- Greacen, EL & JS Oh; 1972. Physics of root growth. *Nature* 235: 24-25.
- Gregory, P. 2006. *Plant Roots. Growth, activity and interactions with soils*. Oxford, Blackwell Publishing Ltd. 318 p.
- Ho, M; BC McCann & JP Lynch. 2004. Optimization modeling of plant root architecture for water and phosphorus acquisition. *Journal of Theoretical Biology* 226: 331-340.
- Hush, JM & RL Overall. 1996. Cortical microtubule reorientation in higher plants: dynamics and regulation. *Journal of Microscopy* 181: 129-139.
- Letey, J. 1985. Relationship between soil properties and crop production. *Advances in Soil Science* 1: 273-294.
- Logsdon, SD; JC Parker & RB Reneau. 1987. Root growth as influenced by aggregate size. *Plant and Soil* 99: 267-275.
- Lynch, J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology* 9:7-13.
- Materon, SA; AR Dexter & AM Alston. 1991. Penetration of very strong soils by seedlings roots of different plant species. *Plant Soil* 135: 31-41.
- Oussible, M; RK Crookston; & WE Larson. 1992. Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat. *Agronomy Journal* 84: 34-38.
- Ramos, JC; SC Imhoff; MA Pilatti & AC Vegetti. 2010. Morphological characters of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) root apex: indicators of edaphic compaction. *Scientia Agricola* 67: 707-712.
- Russell, R. S., 1977. *Plant Root Systems: Their Function and Interaction with Soil*. Londres, Mac Graw-Hill.
- Scholefield, D & D M Hall, 1985. Constricted growth of grass roots through rigid pores. *Plant and Soil* 85: 153-162.
- Silk, WF; EM Lord & K Eckard 1989. Growth Patterns Inferred from Anatomical Records. Empirical Tests Using Longisections of Roots of *Zea mays* L. *Plant Physiology* 90: pp. 1-7.
- Taylor, HM & GS Brar. 1991. Effects of soil compaction on root development. *Soil & Tillage Research* 19: 111-119.
- Veen, BW & FR Boone. 1981. The influence of mechanical resistance and phosphate supply on morphology and function corn roots. *Plant and Soil* 63: 77-81.
- Wang, J; JD Hesketh & J Woolley, 1986. Pre-existing channels and soybean rooting patterns. *Soil Sci.* 141: 432-437.

- Whiteley, GM & AR Dexter. 1983. Behavior of root in cracks between the soil peds. *Plant and Soil* 74: 153-162.
- Wiersum, LK. 1957. The relationship of the size and structural rigity of pores to their penetration by roots. *Plant and Soil* 9: 75 85.
- Wolfe, DW; DT Topolski; NA Gundersheim & BA Ingall. 1995. Growth and yield sensitivity of four vegetable crops to soil compaction. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120: 956-963.