

Saltillo, Coahuila a 23 de marzo de 2020

Programa de Maestría en Ciencias en Agroplasticultura

Coordinación de Posgrado

PRESENTE

Por este conducto nos permitimos informar a esta coordinación que, el documento de tesis preparado por **JOSÉ ANDRÉS ARREDONDO QUIJADA** titulado "**Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate tratadas con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón**" el cual fue presentado el día 23 de marzo de 2020, ha sido modificado de acuerdo a las observaciones, comentarios y sugerencias, realizadas por el Comité Evaluador asignado. Por tal motivo, avalamos que el documento corresponde a la versión final del documento de tesis.

Atentamente,

SINODALES



Dr. Ricardo Hugo Lira Saldivar
Presidente



Dra. Mona Kassem
Secretario



Dra. Jeana Vera Reyes
Vocal

Vo. Bo. de los Asesores



Dr. Antonio Cárdenas Flores



Dra. Claudia Anahí Pérez Torres

TESIS CON CARACTER ABIERTO

PROGRAMA: MAESTRÍA EN CIENCIAS EN AGROPLASTICULTURA

AUTOR: JOSÉ ANDRÉS ARREDONDO QUIJADA FIRMA _____

TITULO: Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate tratadas con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón.

ASESORES: Dr. Antonio Cárdenas Flores

FIRMA



Dra. Claudia Anahí Pérez Torres

FIRMA



El Centro de Investigación en Química Aplicada clasifica el presente documento de tesis como ABIERTO.

Un documento clasificado como Abierto se expone en los estantes del Centro de Información para su consulta. Dicho documento no puede ser copiado en ninguna modalidad sin autorización por escrito del Titular del Centro de Información o del Director General del CIQA.

Saltillo, Coahuila, a 23 de Marzo de 2020

Sello de la Institución



Dr. Oliverio Santiago Rodríguez Fernández
Director General del CIQA



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN QUÍMICA APLICADA
Programa de Maestría en Ciencias en Agroplasticultura

TESIS

**Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate
tratadas con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón**

Presentada por:

JOSÉ ANDRÉS ARREDONDO QUIJADA

Para obtener el grado de:

Maestro en Ciencia en Agroplasticultura

Asesorado por:

Dr. Antonio Cárdenas Flores
Dra. Claudia Anahí Pérez Torres

Saltillo, Coahuila

Marzo, 2020

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN QUÍMICA APLICADA
Programa de Maestría en Ciencias en Agroplasticultura

TESIS

**Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate tratadas
con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón**

Presentada por:

JOSÉ ANDRÉS ARREDONDO QUIJADA

Para obtener el grado de:

Maestro en Ciencias en Agroplasticultura

Asesorado por:

Dr. Antonio Cárdenas Flores
Dra. Claudia Anahí Pérez Torres


SINODALES



Dr. Ricardo Hugo Lira Saldivar
Presidente



Dra. Mona Kassem
Secretario



Dra. Heana Vera Reyes
Vocal

DECLARACIÓN

Declaro que la información contenida en la Parte Experimental así como en la Parte de Resultados y Discusiones de este documento y que forman parte de las actividades de investigación y desarrollo realizadas durante el período que se me asignó para llevar a cabo mi trabajo de tesis, será propiedad del Centro de Investigación en Química Aplicada.

Saltillo, Coahuila a 23 de marzo de 2020



JOSÉ ANDRÉS ARREDONDO QUIJADA

Nombre y Firma

Centro de Investigación en Química Aplicada



PROGRAMA DE POSGRADO EN AGROPLASTICULTURA

Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate tratadas con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón.

TESIS

Presentada por:

José Andrés Arredondo Quijada

Para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS DE LA AGROPLASTICULTURA

Saltillo, Coahuila, México

Centro de Investigación en Química Aplicada



PROGRAMA DE POSGRADO EN AGROPLASTICULTURA

Establecimiento de simbiosis micorrízico-arbuscular en plantas de tomate tratadas con fertilizante fosfatado microencapsulado con almidón.

Presentada por:

José Andrés Arredondo Quijada

Para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS DE LA AGROPLASTICULTURA

Asesores:

Dr. Antonio Cárdenas Flores (CIQA), Dra. Claudia Anahí Pérez Torres (INECOL)

Saltillo, Coahuila, México

ÍNDICE

CONTENIDO DE CUADROS	V
CONTENIDO DE FIGURAS	VII
RESUMEN.....	X
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 El fósforo en las plantas	2
1.2 Deficiencia de fósforo en las plantas	3
1.3 Factores que afectan la disponibilidad del fósforo para las plantas	5
1.4 Estrategias de las plantas para adquirir P en condiciones deficitarias	8
1.5 Hongos micorrízicos arbusculares	10
1.6 Ciclo de vida de los hongos micorrízicos.....	12
1.7 Señales de reconocimiento entre plantas y hongos	15
1.8 Hongos micorrízicos y los beneficios en plantas	17
1.9 Roca fosfórica.....	21
1.10 Fertilizantes inorgánicos fosforados	22
1.11 Fertilizantes orgánicos con contenido de P	25
1.12 Contaminación por el uso de fertilizantes fosforados	26
1.13 Fertilizantes encapsulados como opción sustentable	28
1.14 Almidón de maíz como matriz de encapsulados	29
II. JUSTIFICACIÓN	31
III. HIPÓTESIS.....	31
IV. OBJETIVOS	31
4.1 Objetivos particulares	31

V. MATERIALES Y MÉTODOS	32
5.1 Primera etapa: impacto del fertilizante encapsulado en la nutrición de los cultivos.	33
5.2 Segunda etapa: impacto del fertilizante encapsulado sobre el establecimiento de la simbiosis micorrízica.	35
5.3 Determinaciones analíticas.....	35
VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	41
6.1 Primera etapa: impacto del fertilizante encapsulado en la nutrición de los cultivos	41
6.1.1 Primer muestreo (45 días después de siembra).....	41
6.1.2 Segundo muestreo (60 días después de siembra).....	50
6.1.3 Determinación de NPK en sustrato y tejido vegetal en plantas de tomate.....	57
6.2 Segunda etapa: impacto del fertilizante encapsulado sobre el establecimiento de la simbiosis micorrízica.	60
6.2.1 Primer muestreo (30 días después de siembra).....	61
6.2.2 Segundo muestreo (42 días después de siembra).....	67
6.2.3 Tercer muestreo (54 días después de siembra)	72
6.2.4 Cuarto muestreo (66 días después de siembra).....	78
6.2.5 Determinación de NPK en sustrato y tejido vegetal en plantas de tomate.....	80
6.3 Colonización de plantas de tomate por HMA	82
6.3.1 Primer muestreo HMA	83
6.3.2 Segundo muestreo HMA	84
6.3.3 Tercer muestreo HMA.....	86
6.3.4 Cuarto muestreo HMA	87
VII. CONCLUSIÓN	90
VIII. PERSPECTIVAS.....	91
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92
X. ANEXOS	112

CONTENIDO DE CUADROS

Cuadro 1. Fertilizantes fosforados y algunas características (Tomado de Finck, 1988).....	24
Cuadro 2. Contenido de nutrientes en abonos orgánicos (Tomado de López-Mtz et al., 2001).	25
Cuadro 3. Clasificación de abonos orgánicos (Tomado de Ramos Agüero y Terry Alfonso, 2014).....	26
Cuadro 4. Descripción de los tratamientos para la primera etapa de crecimiento de plantas de tomate sometidas a diferentes formas de fertilización fosforada y diferente pH.	34
Cuadro 5. Descripción de los tratamientos para la segunda etapa en plantas de tomate sometidas a diferentes formas de fertilización fosforada e inoculación con HMA.....	35
Cuadro 6. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa). ...	42
Cuadro 7. Biomasa de plantas de tomate en 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).....	43
Cuadro 8. Tasa de asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).....	47
Cuadro 9. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa). ..	51
Cuadro 10. Biomasa de plantas de tomate en 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).	52
Cuadro 11. Asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).....	54
Cuadro 12. Porcentaje total de P en sustrato y NPK de tejido foliar en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización de P y pH en la solución de fertirriego (primera etapa).....	58
Cuadro 13. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).	62
Cuadro 14. Biomasa de plantas de tomate en 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).....	63
Cuadro 15. Asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).	64
Cuadro 16. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 42 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).	67
Cuadro 17. Biomasa de plantas de tomate en 42 días después de la siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).....	68
Cuadro 18. Asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 42 días después de la siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).	69
Cuadro 19. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).	73

Cuadro 20. Biomasa de plantas de tomate en 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).	74
Cuadro 21. Asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y transpiración por factores en plantas de tomate a 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).	75
Cuadro 22. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 66 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).	78
Cuadro 23. Biomasa de plantas de tomate en 66 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).	79
Cuadro 24. Porcentaje total de P en sustrato y NPK de tejido foliar en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización de P y la inoculación de HMA (segunda etapa).	81
Cuadro 25. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Primer muestreo a 30 dds (segunda etapa).	84
Cuadro 26. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Segundo muestreo a 42 dds (segunda etapa).	85
Cuadro 27. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Tercer muestreo a 54 dds (segunda etapa).	86
Cuadro 28. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Cuarto muestreo a 66 dds (segunda etapa).	88
Cuadro 29. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P en diferente pH de la solución de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).	112
Cuadro 30. Biomasa de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P, con diferente pH de la solución de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).	112
Cuadro 31. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 66 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).	113
Cuadro 32. Biomasa de plántulas de tomate en 66 días después de siembra, tratadas microencapsulado y MKP como fuente de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).	113
Cuadro 33. Acomodo espacial de las plantas de tomate en invernadero (primera etapa).	114
Cuadro 34. Acomodo espacial de las plantas de tomate en invernadero (segunda etapa).	115

CONTENIDO DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de disponibilidad del fósforo para las plantas de acuerdo al pH del suelo (Tomado de Bhardwaj et al., 2014).	7
Figura 2. Morfología de los HMA. (A) Muestra esporas transmitidas por suelo; (B): vesículas; (C): Arbusculos; (D): desarrollo extraradical del hongo; E y F: señala la esporulación del hongo (Tomado de de Bago et al., 2000).	11
Figura 3. Ciclo de micorrización. Presimbiosis. BF: Factor planta, señalización derivado de las raíces; MF: Factor micorriza, señalización derivado del hongo; Interfaz célula vegetal/célula fúngica. PHT: Transportador de fosfato; FPM: Membrana plasmática de hongos; PPM: Membrana plasmática de la planta; FCW: Pared celular fúngica; IM: Matriz interracial (Tomado de Bucher, 2007).	14
Figura 4. A: Micrografías del fosfato encapsulado en matriz de almidón. Se muestra estructura amorfa del encapsulado con medidas promedio de 2 a 20 micrómetros. B: Apariencia a simple vista del fertilizante encapsulado	32
Figura 5. Aplicación del encapsulado con fósforo en plantas de tomate establecidas en macetas con sustrato y regadas con un sistema de riego por goteo.	34
Figura 6. Representación del montaje de raíces y de la dirección de observación sugeridas para el método Mcgonigle et al. (1990). Las raíces se ensamblan de forma paralela al eje más largo de la laminilla y las observaciones se hacen perpendicularmente a dicho eje (flecha discontinua punteada).	37
Figura 7. Micrografía de hongos micorrícicos arbusculares (Rhizophagus intraradices) en raíces de tomate. Tomadas a microscopio (objetivo 10x). A: Arbusculos; B: Hifas; C: Vesículas.	38
Figura 8. Vesículas e hifas de hongos micorrícicos arbusculares (Rhizophagus intraradices) en raíces de tomate. Tomadas a microscopio (objetivo 40x).	39
Figura 9. Tasa de asimilación de CO ₂ (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.	48
Figura 10. Conductancia estomática (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.	48
Figura 11. Transpiración (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.	49
Figura 12. Tasa de asimilación de CO ₂ (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μ mol m ⁻² s ⁻¹ ; B: 500 μ mol m ⁻² s ⁻¹ ; C: 750 μ mol m ⁻² s ⁻¹) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas	

de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR..... 55

Figura 13. Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR..... 55

Figura 14. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR..... 56

Figura 15. Tasa de asimilación de CO_2 ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR. 65

Figura 16. Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR. 65

Figura 17. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR. 66

Figura 18. Tasa de asimilación de CO_2 ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR. 70

Figura 19. Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de

HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.	70
Figura 20. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.	71
Figura 21. Tasa de asimilación de CO_2 ($\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.	76
Figura 22. Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.	76
Figura 23. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.	77
Figura 24. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Primer muestreo a 30 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).	84
Figura 25. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Segundo muestreo a 42 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).	85
Figura 26. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Tercer muestreo a 54 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).	87
Figura 27. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Cuarto muestreo a 66 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).	88

RESUMEN

El fósforo (P) es un macroelemento asimilado en forma mineral por las plantas a través de formas químicas muy específicas que dependen de las condiciones del suelo y de la interacción con ciertos microorganismos a través del establecimiento de una asociación simbiótica mutualista con la planta que permite hacer más eficiente el aprovechamiento de este nutriente. De entre estas asociaciones, se destaca el uso de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) como una alternativa útil para el aprovechamiento de este elemento. Por esta razón, el presente trabajo consistió en evaluar un prototipo fertilizante hecho a base de fosfato encapsulado con almidón para conocer su influencia sobre el establecimiento de la simbiosis micorrícico-arbuscular. Utilizando como modelo de estudio el tomate, el experimento consistió en dos etapas, en la primera etapa las plantas de tomate fueron tratadas con solución nutritiva Steiner modificada, sin P añadido, evaluando el efecto de diferentes niveles de pH (5.0, 6.5 y 8.0) en la solución de fertirriego; la aplicación del fertilizante encapsulado se realizó añadiendo éste al sustrato en diferentes tiempos, comparando su efecto con dos testigos sin P: uno absoluto y otro con la matriz de almidón pura. Durante la segunda etapa se establecieron las plantas de tomate, pero esta vez solo se utilizó pH 5.0, aplicando el encapsulado de manera similar a la primera etapa y añadiendo otro factor que consistió en la inoculación o no de HMA (*Rhizophagus intraradices*). Se evaluaron indicadores de crecimiento y biomasa de las plantas de tomate en diferentes muestreos, así como las propiedades foliares de intercambio gaseoso (fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración). Adicionalmente, se determinaron las concentraciones de nutrientes como N-P-K tanto en plantas como en el sustrato. La colonización intraradical se caracterizó mediante la técnica de clarificación-tinción y estimación de porcentaje de colonización. Los resultados mostraron que el encapsulado fue capaz de liberar P en el medio, mismo que influyó significativamente en las plantas, obteniéndose valores superiores en variables indicadoras de crecimiento y desarrollo comparadas con los testigos; además, se generaron mejores respuestas de intercambio gaseoso y contenido de P en planta y sustrato en los tratamientos relacionados con el encapsulado. En contraste, los diferentes valores de pH de fertirriego no mostraron diferencias. También se observó que la colonización de HMA en raíces de tomate fue mayor en carencia de P en el medio, obteniéndose mayor presencia de estos hongos cuando no hubo suministro de P, sin embargo la aplicación del encapsulado y de HMA mostraron mayor concentración de P en plantas de tomate, aunque esto no se reflejó en las plantas para variables fisiológicas y de producción de biomasa.

I. INTRODUCCIÓN

El fósforo (P) es un macroelemento absorbido por las plantas en formas minerales muy específicas, dichas formas asimilables tales como el anión fosfato (PO_4^{-3}) u ortofosfato (HPO_4^{-2} y $\text{H}_2\text{PO}_4^{-1}$), muestran complicaciones de disponibilidad dependiendo de las condiciones del suelo o sustrato (Hawkesford *et al.*, 2012). El P limita el crecimiento vegetal, a pesar de que es un elemento abundante en el suelo, ya sea en formas orgánicas (no aprovechables por las plantas) e inorgánicas. Debido a lo anterior, en la actualidad se emplean microorganismos (MOOS) biofertilizantes como los solubilizadores de P o HMA que favorecen la nutrición vegetal con P. Estos MOOS se encuentran en muchos tipos de suelos y desempeñan una función importante en el suministro de P a las plantas, sin provocar un impacto ambiental y de una manera sostenible (Grant *et al.*, 2001; Gyaneshwar, 2002).

Se estima que alrededor del 80% de las plantas son capaces de formar micorrizas arbusculares, lo que representa una asociación simbiótica, donde las plantas obtienen una mejora en la nutrición mineral (siendo también de gran importancia donde existe estrés por la baja disponibilidad o poca movilidad en el suelo de nutrientes), tolerancia al estrés abiótico y protección contra agentes patógenos evitando la acción de estos en la raíz, esto lo hacen las micorrizas a cambio de fotosintatos. Sin embargo, estas asociaciones han sufrido un impacto severo por perturbaciones en el medio causadas por la acción del hombre. El establecimiento de esta simbiosis implica una serie de etapas de reconocimiento, las cuales consecuentemente crean un cambio morfológico y fisiológico de los organismos que se encuentran interactuando, siendo esta simbiosis dependiente de varios factores del suelo, de la planta y de las características propias de los hongos que pueden ser influidas de manera antrópica (Barrer, 2009; Lovera, 2007).

Por otro lado, el aprovechamiento de los fertilizantes fosfóricos es muy bajo, oscilando entre 10 y el 30%, el cual se ve compensado con el aprovechamiento a largo plazo debido a que existe poca movilidad de los compuestos insolubles que permanecerán en la reserva del suelo (Navarro García *et al.*, 2014; Malhi *et al.*, 2002). El P es un elemento esencial e indispensable para la producción agrícola, además de ser un fertilizante que tiene un gran impacto ambiental y es económicamente estratégico (Hawkesford, 2012). Sin embargo, el mayor problema de su inmovilización lo constituye la alta tendencia a fijarse en la matriz del suelo; normalmente,

dependiendo de las características del suelo, el P tiene una alta fijación dependiente del pH, que al interactuar con Ca, Fe o Al, solamente un bajo porcentaje del P aplicado como fertilizante es asimilado por las plantas (Picone y Zamuner, 2002).

Es por eso que mundialmente se plantean algunas estrategias para incrementar la eficiencia del P fertilizante, entre ellas utilizar el recubrimiento de gránulos de fertilizante con algún biopolímero, provocando que la liberación del nutriente se retarde, además de protegerlos de la fijación causada por diferentes factores, de modo que la absorción por las plantas se optimiza manteniendo la disponibilidad del nutriente por más tiempo (Zhang *et al.*, 2000). El uso de fertilizantes encapsulados comienza a ser una opción que promete eficientar la aplicación de fertilizantes y reducir significativamente los impactos ambientales sin comprometer los rendimientos de los cultivos y la calidad de los mismos. Se ha señalado que “el conocimiento limitado de los beneficios potenciales que se obtendrían de los fertilizantes de liberación controlada son hasta ahora las principales razones de su consumo limitado” (Shaviv, 2001).

1.1 El fósforo en las plantas

Para optimizar la nutrición de los cultivos el P debe estar en cantidades adecuadas, ya que este elemento es necesario desde las primeras etapas de crecimiento debido a que es importante en todos los procesos que requieren energía (ATPs), en membranas celulares, en síntesis de ácidos nucleicos, etc., y por lo tanto su deficiencia puede impactar en gran medida en el crecimiento y producción de las plantas. Este elemento es parte esencial del material genético, por lo que la división y el crecimiento de células son dependientes de las cantidades en que se encuentre disponible, por consecuencia una acelerada división celular provoca el crecimiento de raíces y tallos; por el contrario, la carencia de este nutriente se manifiesta en un tamaño reducido, retraso en la maduración y poca producción de semillas (Grant *et al.*, 2001; Khouri, 2005).

El P en las plantas puede ser cuantificado con más precisión debido al avance en las técnicas que determinan la cantidad en la que se encuentra en los diferentes tejidos, pero resulta difícil ser muy específicos en la cantidad utilizada para cada función ya que es un proceso en el cual se ven involucradas diversas actividades celulares, incluyendo el que sea parte de la estructura de la célula, de procesos energéticos, así como el almacenamiento de información y transferencia de la misma (Blank, 2012).

El P se encuentra en forma variable en todos los tejidos de las plantas, se puede situar en un rango de 0.5 a 1.0 % de materia seca dependiendo la parte de la planta en el que se encuentre. Después de que el P es absorbido por las plantas, este se puede encontrar en su interior en formas inorgánicas (ortofosfato y en menor proporción pirofosfato) y orgánicas (de mayor importancia). Además, este elemento también es componente principal de moléculas energéticas como el adenosín difosfato (ADP) y adenosín trifosfato (ATP), moléculas involucradas en numerosas rutas metabólicas de vital importancia. Por otro lado, el P se encuentra en una gran variedad de combinaciones orgánicas como los fosfolípidos, fosfoprotidos y fosfoglicidos, además de ser constituyente esencial de varias coenzimas y de las fitinas, las cuales constituyen una reserva de P en granos, tubérculos y rizomas (Blaya y García, 2003; Bünemann y Condron, 2007; Kass, 1996).

Cuando las plantas sufren un estrés provocado por la falta de P emplean una variedad de estrategias para abastecerse de este elemento, como el extender su sistema radical en busca de contacto con P, algunas plantas pueden modificar el pH de la rizósfera, secretar ácidos orgánicos o crear asociaciones con MOOS como los HMA. El entender los mecanismos de absorción de P por las plantas permitirá el desarrollo de técnicas más eficientes de aplicación de fertilizantes o productos que ayuden a una mejor absorción de este macronutriente por las plantas (Grant *et al.*, 2001).

1.2 Deficiencia de fósforo en las plantas

La necesidad de P en las plantas genera la acumulación de azúcares y almidón en los tejidos, en casos de deficiencias importantes algunas especies expresan un color morado en el follaje, aunado a esto se genera una carga de sacarosa en el floema, propiciando que el carbono fijado se reubique en las raíces y así se inicie una cascada de señalizaciones de azúcares y metabolitos secundarios que modifican la expresión de genes y transportadores que permiten optimizar la adquisición de P a través de diferentes métodos como la secreción de ácidos (entre ellas fosfatasa acida y alcalina), así como la modificación de algunas estructuras, las cuales ayudarán a la planta para generar un equilibrio nutricional (Hammond y White, 2008).

Los costos energéticos que se generan por la absorción de P son mayores en suelos con bajas concentraciones del elemento, teniendo en cuenta los mecanismos que se activan para la absorción del P y los requisitos para que esos mecanismos se activen. De esta manera el gasto

energético o consumo de carbono en las plantas requerido para la absorción de P se puede dividir en dos partes; por un lado, aquellos mecanismos normales que se activan para la obtención de este nutriente, y por otro lado aquellos mecanismos que se activan con un mayor costo energético cuando hay una deficiencia de P en el medio como la formación de raíces largas o la exudación de compuestos que permiten hidrolizar o movilizar este elemento. “Las relaciones entre los costos energéticos y las concentraciones de diferentes sustancias sugieren algunas razones por las que diferentes modos de absorción de P coexisten, y el por qué la mezcla de modos de adquisición difiere entre los sitios” (Raven *et al.*, 2018).

Aunque no está claro la forma en la cual se transporta el P en las células vegetales, el cotransporte activado con desgaste energético con uno o más protones es una de las opciones más sugeridas para explicar el movimiento del P en condiciones normales. Debido a que la cantidad de P dentro de la célula es mayor en el citoplasma, la absorción de este elemento se realiza a través de gradientes de concentración que son menores en el exterior, lo cual explica la utilización de energía y que se cuente con inhibidores metabólicos para regular las diferentes concentraciones dentro y fuera de la célula, además de la distribución del elemento en los diferentes organelos de la célula vegetal para poder desarrollar sus funciones metabólicas (Schachtman *et al.*, 1998).

El proceso de adquisición de P por plantas se asocia con dos sistemas genéticos de transporte que se dividen en dos familias Pht1 y Pht2, las cuales involucran los procesos moleculares y bioquímicos de adquisición de este elemento. La absorción de P de la solución del suelo o del sustrato en que se encuentren las plantas está más relacionado a la familia Pht1, de las cuales se pueden mencionar dos importantes subfamilias, aquellas que se expresan en las raíces y los nuevos brotes, y aquellas que se relacionan con las expresiones específicas durante la privación de P. Por otro lado, las Pht2 son principalmente expresadas en los brotes o meristemas, que envuelven al crecimiento de órganos, especialmente hojas (Bucher *et al.*, 2001).

En *Arabidopsis thaliana* se pueden encontrar dos cDNA que tienen como función codificar los transportadores de fosfatos. Muchhal *et al.* (1996) describen que pequeños genes (AtPT1 y AtPT2) se expresan en las raíces, siendo proteínas integrales de la membrana separados por una gran región hidrofílica. La expresión de estos resulta más pronunciada cuando existe una inanición de fosfato, además de ser identificados en otros organismos como *Saccharomyces cerevisiae*, *Neurospora crassa* y el hongo micorrícico *Glomus versiforme*. En esta misma planta se han podido

identificar algunas especies de microRNA en el floema, la cual se expresa fuertemente cuando existe una privación de P, sugiriendo que las señales de regulación pueden derivarse de diversas distancias en la planta (Pant *et al.*, 2008).

Una vez obtenido el P por las células de las raíces, es transportado a diferentes regiones de la planta en la cuales la concentración del nutriente variara de acuerdo al tejido y a las funciones que se realicen. Las concentraciones de P absorbido serán distribuidas principalmente vía xilema de manera muy activa cuando se encuentra en condiciones normales, llegando hasta el apoplasto de las células en hojas y brotes. Se ha podido también verificar que existe una redistribución de P desde hojas viejas a nuevos brotes cuando existe una deficiencia del elemento (Mimura *et al.*, 1996).

1.3 Factores que afectan la disponibilidad del fósforo para las plantas

La concentración de P en la solución del suelo para un óptimo crecimiento de las plantas se encuentra en valores mayores a 0.2 mg kg^{-1} , aunque en la mayoría de los suelos está en valores menores a 0.1 mg kg^{-1} , debido a que este elemento se encuentra relacionado a procesos como la disolución-precipitación, sorción-desorción, mineralización-inmovilización y reducción-oxidación. La extracción de este elemento del suelo es realizada principalmente por las plantas y los MOOS, sin embargo, la erosión, el escurrimiento y la lixiviación, son otros procesos que afectan la disponibilidad de P en el medio de crecimiento (Grant *et al.*, 2001; Kleinman *et al.*, 2002).

Cuando una fuente de P es añadida al suelo este se ve afectado por diferentes propiedades del medio, el tiempo, y la cantidad fertilizante aplicado, además de las características de la fuente aplicada y del cultivo que se establezca (Shigaki y Sharpley, 2011). Al estar el P en suelo puede ser atrapado en las micelas de las arcillas donde no puede estar disponible para las plantas; este proceso puede inmovilizar el P en el suelo, quedando gran porcentaje de los fertilizantes fosforados casi retenidos por completo acumulándose en la reserva del suelo o algunos compuestos pueden tender a la lixiviación y llegar hasta los mantos freáticos (Gliessman, 2002).

De acuerdo a Holford (1997), la porción de P que puede ser absorbida por las plantas desde el suelo es solo una parte del total existente, también es conocido con el término “P lábil”, el cual puede quedar atrapado en las micelas de las arcillas, relacionado este término a otro denominado

“capacidad de amortiguación”, término que hace relación entre la fase sólida de P y la concentración que existe en solución. Esta capacidad amortiguadora de los suelos tiene efectos importantes en la absorción del P lábil en las arcillas, por lo tanto, también en la desorción del elemento y su difusión en el medio, el cual se reporta como un proceso lento. De lo anterior podemos deducir que la cantidad de P disponible estará en función de la cantidad del P lábil y de la capacidad de almacenamiento del suelo, además de otros factores ya mencionados anteriormente (Bahl y Singh, 1986).

La disponibilidad de P para la plantas puede ser consecuencia de la reacción de este con óxidos hidratados, complejos cristalinos, materia orgánica y otros elementos en el medio; a estos procesos se agregan otros factores como el manejo del suelo y las características fisicoquímicas del mismo que determinan su comportamiento. La dinámica de movimiento de P que influirá en la disponibilidad de P para las plantas y su desarrollo, dependerá en gran medida de la insolubilización del elemento, las pérdidas por eutrofización y la adición o no de abonos (Sharpley, 1995).

Una vez que se encuentre el P en el suelo obtenido por la adición de abonos o descomposición de materiales, este mineral se mueve por un proceso de difusión, que puede aumentar o disminuir de acuerdo al tipo de suelo y a las reacciones que se tengan dentro del mismo como la absorción y procesos relacionados con la humedad. La difusión consiste en el movimiento de nutrientes por diferencia de gradientes (Degryse y McLaughlin, 2014). Las excreciones de la raíz de las plantas en el suelo también pueden afectar en gran medida el coeficiente de difusión y la cantidad de fosfatos difusibles (Schilling *et al.*, 1998).

El movimiento de difusión de P es lento, lo cual genera una deficiencia en las zonas próximas a la raíz; este agotamiento dependerá de la absorción generada por la actividad de la planta, la capacidad que tenga el suelo para reponer el elemento y la movilidad del mismo, además de la influencia de MOOS como los HMA. Este movimiento generado por un gradiente de concentración, también llamado coeficiente de difusión, varía de acuerdo a características del suelo como la aireación o el tipo de poros predominantes, lo cual los hace medios no uniformes con diferente capacidad de difusión. Se estima que el coeficiente de difusión en agua del H_2PO_4^- es de $0.9 \times 10^{-9} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$, que pueden ser similares a medios porosos llenos de agua y bastante homogéneos, mientras que en suelos no homogéneos se obtienen valores menores como 10^{-12} a $10^{-15} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ debido

a las interacciones físicas y químicas con la fase sólida del suelo, por lo cual también se da un valor de movimiento de P en el suelo de 0.13 mm día^{-1} (Marschner y Rengel, 2012).

El P inorgánico es extremadamente reactivo y existe en la litosfera en más de 250 formas minerales diferentes. Otros factores que influye en la solubilidad del P mineral es el pH, las concentraciones de Al, Fe, Ca y Mg (creando ligandos inorgánicos a pH neutros y alcalinos con Ca y Mg, y en pH neutros y ácidos con Fe y Al), así como el comportamiento y el área de interfaz de las partículas del suelo, la humedad del medio y la temperatura (Kleinman *et al.*, 2002; Hinsinger, 2001).

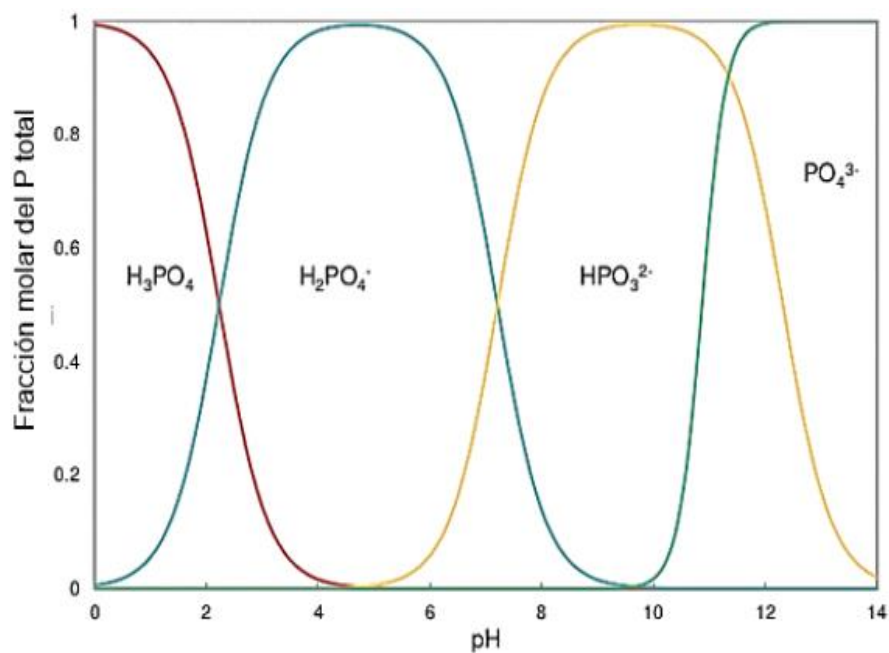


Figura 1. Esquema de disponibilidad del fósforo para las plantas de acuerdo al pH del suelo (Tomado de Bhardwaj *et al.*, 2014).

Por otra parte, la interacción que tenga el P con otros nutrientes es importante en la adquisición de las plantas, ya que pueden existir relaciones de translocación, interferencias metabólicas/energéticas, reacciones del suelo y las concentraciones que existan en el medio, además de las formulaciones fertilizantes que pueden resultar en formación de productos poco solubles. Un ejemplo de ello es la ya mencionada interacción del P con Ca, Mg, Fe y Al, la cual por efectos de pH se insolubilizan los elementos, mientras que se ha demostrado una mejora en la absorción de Mn, Mo y B por la adición de P (Murphy *et al.*, 1981). Los efectos variarán de acuerdo a las condiciones y la especie de planta, Adriano *et al.* (1971) mencionan que en plantas de maíz

se favoreció la nutrición de P con niveles óptimos de N y K, mientras que el Ca antagonizó al P, Zn y Fe. También encontraron que el Fe y Zn antagonizaron la translocación de P que se encontraba en condiciones elevadas, y que el Cu y el Mn antagonizaron las concentraciones de P en el brote.

En experimentos realizados por Shukla y Singh (1979) expone que 50 ppm de Cu perjudica la concentración de P en trigo y que 250 ppm de P afectan negativamente la concentración de Cu. Asimismo los efectos adversos son contrarrestados cuando se aplica el nutriente afectado, siendo indispensable un equilibrio entre nutrientes para una adecuada nutrición. De la misma manera la interacción del P y las hormonas es de gran relevancia, ejemplo de ello es la investigación de Nagarajan *et al.* (2011), los cuales proporcionan evidencia de que existe un gran vínculo entre las vías de señalización de P y el etileno. Es importante mencionar que los mecanismos que modifican la arquitectura de la raíz debido a concentraciones bajas de P dependen de varios cambios que involucran a reguladores de crecimiento como los azúcares, auxinas, etileno, citoquininas, óxido nítrico, especies reactivas al oxígeno y el ácido abscísico, en adición a los genes que son activados en el proceso que generan cambios moleculares, fisiológicos y celulares (Niu *et al.*, 2012).

1.4 Estrategias de las plantas para adquirir P en condiciones deficitarias

Dentro de los factores que afectan la disponibilidad de los nutrientes están las acciones que realizan las plantas para obtener P del medio, tales como la liberación de protones o bicarbonatos, los intercambios gaseosos (O_2 y CO_2), la liberación de exudados radicales, que varían considerablemente de acuerdo a la especie vegetal, estado nutricional de las plantas y condiciones ambientales del suelo (Hinsinger, 2001). También se puede añadir a esto la cantidad de pelos radicales que la raíz de las plantas genera con un efecto importante en la absorción de P; de acuerdo a Bates y Lynch (2001) la cantidad de P en las plantas es mayor cuando hay mayor presencia de pelos radicales.

La arquitectura de la raíz resulta muy importante para la exploración del medio la adquisición de nutrientes, por lo cual los rasgos arquitectónicos controlados genéticamente por cada especie serán vitales. Estos rasgos arquitectónicos incluyen gravitropismo de la raíz, formación de raíces adventicias y la ramificación lateral, los cuales a su vez influyen en el flujo de protones, ácidos orgánicos y enzimas importantes para la movilización de nutrientes tales como el P y algunos metales (Lynch, 2007). Las estrategias de la planta para mejorar la adquisición de P se

pueden dividir en dos, la adquisición de P por una mayor exploración de suelo, y la solubilización de fosfatos donde hay poca disponibilidad. El despliegue de raíces controlado por el fenotipo de cada planta es de gran importancia ya que de ello se puede obtener una mayor presencia de exudados y la creación de simbiosis en dominios de suelo mayores, teniendo como consecuencia un mayor beneficio funcional para la planta (Lynch, 2011).

Sas *et al.*, (2001) reportan que en leguminosas se creó una acidificación de la rizófora debido a una mayor liberación de protones H^+ ante la carencia de P, aunque no es parte de la acidificación total; aunado a esto la liberación de ácidos orgánicos también se genera por una mayor deficiencia de P, siendo estos ácidos principalmente citrato (90 %) y una menor cantidad de malato (10 %), además de que la liberación de H^+ es de 2 a 3 veces mayor en promedio que la exudación de ácidos orgánicos.

Otros autores que reportan cambios metabólicos en las plantas debido a deficiencia de P son Neumann y Römheld (1999), quienes sostienen que existe una liberación neta de protones en raíces de tomate, garbanzo, lupino blanco y en menor medida en trigo, cuando estas son expuestas a dosis bajas de P, además de ser más pronunciado en raíces la acumulación de ácido cítrico y una disminución de aconitasa, la cual está implicada en la degradación del ácido. También sugieren que la exudación de ácidos carboxílicos que es inducida por la deficiencia de P dependerá de la capacidad de estos de ser acumulados en los tejidos radiculares y ser sintetizados en brotes y raíces.

Para que las plantas se adapten al ambiente es fundamental que respondan apropiadamente a la disponibilidad de nutrientes como nitratos, fosfatos, sulfatos y microelementos entre otros, los cuales se perciben como señales que disparan mecanismos que modifican la división y los procesos de diferenciación celular que impactan la arquitectura de las raíces, viéndose una modificación en hormonas reguladoras de crecimiento como auxinas, citoquininas y etileno, sugiriendo que el control en el desarrollo radicular podría ser regulado por la síntesis y transporte de estas hormonas (López-Bucio *et al.*, 2003).

Un componente importante en cuanto a la adquisición de P en sitios con baja disponibilidad son los costos metabólicos asociados con las estrategias que desarrollan las plantas en situaciones de estrés. Algunas especies muestran estrategias con bajos costos de carbono como una reducción en la respiración al expandir su sistema radical, dando una mayor importancia en el crecimiento de

raíces que tienen algún costo menor para su formación, algunos ejemplos son la formación de pelos y raíces adventicias, o la formación de aerénquima cortical para reducir la respiración radicular. Algunas estrategias como la formación de micorrizas, la producción de exudados o el incremento de biomasa radical, son muy significativos para la adquisición de P, pero tienen un elevado costo relativo de carbono energético empleado (Lynch y Ho, 2005; Wang *et al.*, 2010).

1.5 Hongos micorrícicos arbusculares

Se ha encontrado que las micorrizas establecen simbiosis con las plantas desde hace más de 400 millones de años, teniendo como evidencia la existencia de la planta *Aglaophyton* que data desde la época del Devónico temprano, mostrándose arbusculos en las raíces de la plantas y estructuras con características parecidas a los hongos conocidos como HMA; indicando que la transferencia en cuanto a nutrientes y los beneficios que ellos conlleva pudo interferir en la invasión de plantas en el suelo (Remy *et al.*, 1994).

La convivencia de los MOOS y la rizosfera es determinante para el crecimiento y desarrollo de las plantas, así como de la fertilidad del suelo. Los HMA forman una simbiosis con las raíces siendo muy importante en la absorción de P y otros elementos en condiciones limitantes, relaciones hídricas, aumento de la producción, etc. Esta asociación que data desde hace millones de años vuelve a tomar importancia no solo en la nutrición de plantas, ya que también se obtienen beneficios como la regeneración del paisaje, reducción de la desertificación y la biorremediación de suelos contaminados, encontrando productos en el mercado para la aplicación de estos MOOS de manera antrópica y no depender solo de aquellos que se encuentran naturalmente en el suelo (Jeffries *et al.*, 2003).

La asociación hongo-planta se sitúa como una estrategia que responde a una necesidad o estrés por la falta de P, que aunque pueden existir en cantidades suficientes en el medio para abastecer la vida vegetal o cultivos en específico, se encuentra de una manera insoluble de la cual las plantas no se pueden nutrir. La modificación de la estructura de las raíces, el metabolismo de carbono, la expresión de genes, y todas aquellas estrategias que la planta pueda generar con el fin de abastecer su necesidad de P pueden no ser tan importantes cuando existe la asociación simbiótica, encaminando esta situación a que la micorrización es tan importante que puede ser

suficiente para mejorar la adquisición de elementos nutricionales, reflejándose esto en una menor expresión de estrategias por deficiencia de P (Vance *et al.*, 2003).

La región en la que se establecen los HMA en la raíz de las plantas sufre un cambio morfológico por infección del hongo, el cual creara micelio e hifas intrarradicales y extrarradicales, además de estructuras especializadas como las vesículas (en algunos casos), los arbúsculos que son comparados con arbustos debido a su forma y esporas que crecen en el micelio intrarradical o extrarradical con la cual se multiplican y formaran nuevas simbiosis; el control de crecimiento se dará de acuerdo a la identidad del hongo y los controles ejercidos por la planta por señalización metabólica (Cavagnaro *et al.*, 2001; Remy *et al.*, 1994).

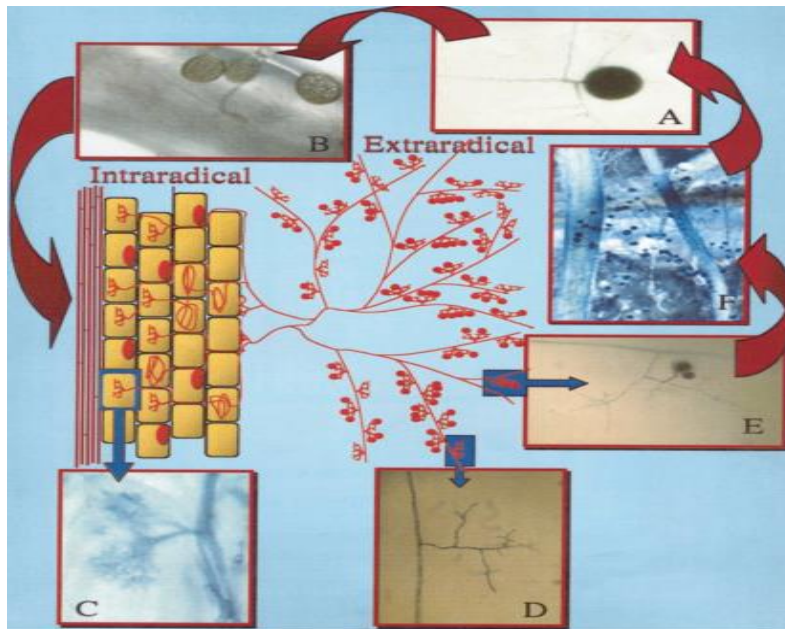


Figura 2. Morfología de los HMA. (A) Muestra esporas transmitidas por suelo; (B): vesículas; (C): Arbúsculos; (D): desarrollo extrarradical del hongo; E y F: señala la esporulación del hongo (Tomado de de Bago *et al.*, 2000).

El desarrollo de la simbiosis se sitúa principalmente dentro de las células corticales, donde el hongo desarrolla hifas diferenciadas llamadas arbúsculos. “Dichas estructuras liberan el fósforo a las células de la planta a través de una membrana simbiótica llamada membrana periarbuscular”. Dentro de la raíz el hongo absorbe el C para su crecimiento y extiende su micelio hacia el exterior de la raíz (micelio extrarradical) explorando el suelo y absorbiendo P. El P absorbido por las hifas

extrarradicales es luego transportado hacia el interior de la planta intercambiado principalmente en los arbúsculos (Harrison *et al.*, 2002).

La transferencia de carbono hacia el hongo puede llegar hasta en un 20% del total fijado por las plantas, proceso que es regulado a través de membranas y estructuras simbióticas que se ubican dentro de las células de la raíz. Es de vital importancia el intercambio de moléculas de señalización que permiten el intercambio de productos, (Parniske, 2008). El uso de marcadores para identificar el destino de algunos sustratos es cada vez más común; en el caso de zanahorias inoculadas con *R. intraradices* (sistema *in vitro*) y expuestas a sustratos marcados isotópicamente, se puede notar que compuestos de carbono que el hongo obtiene de la planta como glucosa y fructosa son metabolizadas para la producción de carbohidratos y lípidos, los cuales son transportados al micelio extraradical, siendo este incapaz de producirlo a partir de azúcares exógenos (Pfeffer *et al.*, 1999).

En el experimento realizado por Koide y Kabir (2000) también en raíces de zanahoria inoculadas con micorrizas *in vitro*, se puede evidenciar como hifas extraradicales de *R. intraradices* hidrolizan compuestos como 5-bromo-4cloro-3-indolil fosfato, transfiriendo más P significativamente a las raíces de zanahoria cuando tenían acceso a fitato, dejando evidencia de la capacidad de los HMA de solubilizar compuestos P desde compuestos orgánicos.

Son muchos los beneficios que se han reportado en los ecosistemas donde existen este tipo de asociaciones, incluso se hace mención de beneficios en la estructura del suelo involucrando sustancias como la “glomalina”; dicha sustancia se ve correlacionada positivamente cuando hay estabilidad de agua, siendo de importancia en la estabilidad de agregados que pueden mantener un suelo de calidad para el crecimiento de plantas (Rillig, 2004).

1.6 Ciclo de vida de los hongos micorrícicos

Si se puede establecer un punto de partida en el ciclo que se desarrolla en la micorrización, sería puntualizado a través de los propágulos encontrados en el suelo y las raíces de otras plantas ya colonizadas, que pueden ser esporas o fragmentos de raíces. Estos hongos son simbioses obligados que mantienen en pausa su germinación y crecimiento cuando existe ausencia de plantas hospederas, llevando consigo funciones asimbióticas por parte del hongo como retraer su

citoplasma hacia esporas multinucleadas, las cuales en condiciones adecuadas podrán desarrollarse junto con su hospedero (Marschner, 2012).

Para que pueda iniciar la interacción del hongo y la planta se deben vencer algunas expresiones genéticas desplegadas por la planta al activar sistemas de defensa que controlen el crecimiento y desarrollo de micorrizas y que también son relacionadas con invasión de patógenos. Lambais y Mehdy (1995) observaron que existían un grupo de mRNAs relacionados con un sistema de defensa expresado por las plantas los cuales son suprimidos sistemáticamente por la formación de micorrizas. Algunos mRNAs son capaces de codificar endocitinasas y endoglucanasas a las cuales se les atribuyen funciones como reguladores de respuestas defensivas activadas por la planta.

Otros reportes muestran la inhibición de genes relacionados con la defensa en plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L. cv Moncalm) en simbiosis con *R. intraradices* y en donde algunas proteínas tales como la fenilalanina amoniaco-liasa, la chalcona sintasa, quitinasa, glucanasa y glicoproteínas, mismos que la planta exhibe cuando activa su defensa contra patógenos, son regulados por mRNAs, los cuales son acumulados cuando hay inoculación del hongo (Blee y Anderson, 1996), los autores también resaltan que las concentraciones de dichas proteínas y sus mRNAs que las codifican varían de acuerdo a la edad del hongo, lo cual es importante para la regulación de la colonización en las células de la raíz.

Una vez que se reconocen los simbiosites comenzará la colonización del hongo en las células de la raíz, siendo diferente la capacidad de desarrollarse creando estrategias y señales que permiten el desarrollo de la micorriza (Klironomos y Hart, 2002). El crecimiento morfológico de las estructuras del hongo dentro de las células de la raíz y las distinciones que se desarrollan en el establecimiento de la simbiosis hongo-planta diferirán de acuerdo a controles que se establecen a partir de la planta y aquellos que establece el hongo (Cavagnaro *et al.*, 2001).

La señalización durante la simbiosis es importante en todas las etapas, regulando el reconocimiento, colonización e intercambio de nutrientes, liberándose así la expresión de genes que permitirán algunos cambios como la formación de apresorios en la etapa inicial de colonización (aparatos de pre-penetración por parte del hongo) y la membrana periarbuscular por parte de las células de la raíz que permitirán el intercambio de productos (Gómez y Villate, 2010).

En la Figura 3 se muestra de manera sencilla el ciclo que se realiza por la simbiosis micorrícica arbuscular, en la cual se muestran las etapas de desarrollo, incluyendo una fase pre-simbiótica, además de ejemplificar el desarrollo de una “simbiosoma”, la cual es definida como una zona de interfaz entre las células corticales de la raíz que son colonizadas.

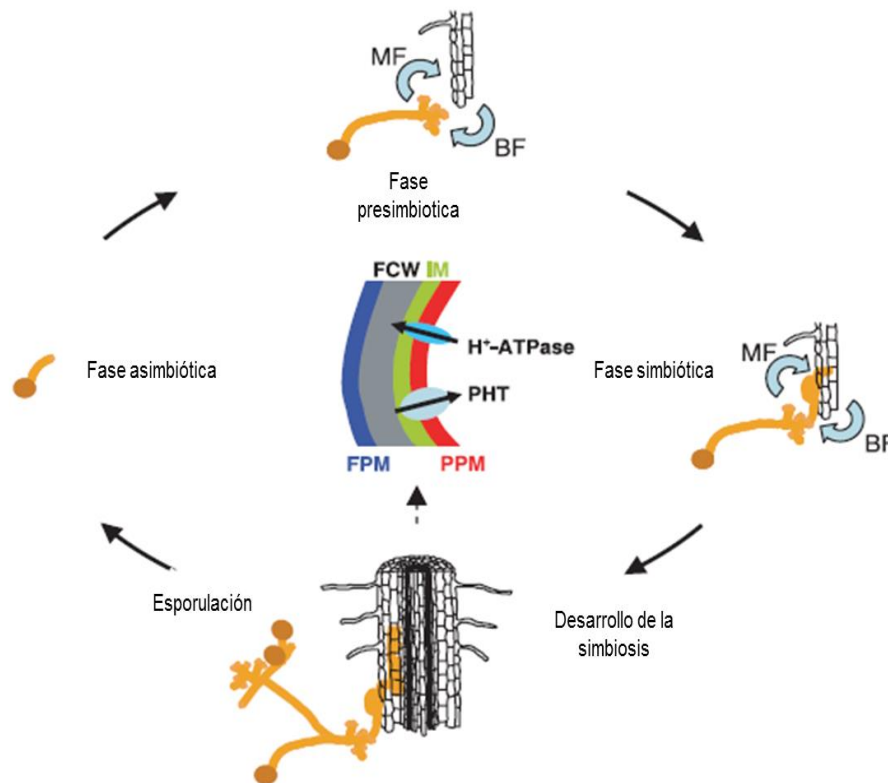


Figura 3. Ciclo de micorrización. *Presimbiosis*. BF: Factor planta, señalización derivado de las raíces; MF: Factor micorriza, señalización derivado del hongo; *Interfaz célula vegetal/célula fúngica*. PHT: Transportador de fosfato; FPM: Membrana plasmática de hongos; PPM: Membrana plasmática de la planta; FCW: Pared celular fúngica; IM: Matriz interraccional (Tomado de Bucher, 2007).

La dinámica de esporulación en los HMA se diferenciará de acuerdo al ecosistema donde se encuentre, además la especie responderá en diferentes tiempos en su crecimiento y reproducción. Mediante un experimento que involucró plantas pastizales como *Lolium perenne*, *Trifolium pratense* y *Plantago lanceolata*, se pudo establecer una comparación de diferentes suelos con características diferentes de composición y uso, incluyendo diferentes especies de HMA. La dinámica de esporulación que se pudo observar incluye diferencias en tiempos y sucesiones, que se pueden relacionar a las estrategias de la especie de acondicionarse en el sistema que se encuentra,

lo cual determinó diferentes tiempos en la esporulación o supresión de esta en los diferentes tipos de suelo (Oehl *et al.*, 2009).

1.7 Señales de reconocimiento entre plantas y hongos

Para que pueda darse la simbiosis hongo-planta el proceso se rige por una serie de señales y etapas de reconocimiento espacio-temporales. Las defensas de la planta se expresan cuando los órganos son invadidos por microorganismos patógenos, sin embargo, estas acciones son débiles cuando se trata de la colonización por HMA. Cuando el hongo recibe la señal emitida por la raíz, este comienza a tener cambios morfológicos que tendrá como respuesta el crecimiento de las estructuras que permitirán la penetración, tomando importancia la creación de apresorios que permitirán la entrada a la célula y los arbusculos, junto con la membrana periarbuscular que estarán intercambiando productos del hongo a la célula y viceversa (Ramírez-Gómez y Rodríguez-Villate, 2010).

Se reconoce que algunos exudados de la raíz contienen fitohormonas como las estrigolactonas que estimulan el crecimiento del hongo, inclusive el de plantas parásitas (Parniske, 2008). En plantas de *Lotus japonicus* se identificaron algunas estrigolactonas como 5-deoxiestrigol, sorgolactona y estrigol, relacionadas con señales que permiten la ramificación de hifas desarrolladas a partir de esporas encontradas en el medio, siendo estas señales vitales para las primeras etapas de reconocimiento y que permiten la expansión de hifas; teniendo en cuenta que las esporas pueden germinar sin su huésped; es importante mencionar que estas no tienen un desarrollo completo si no existe la estimulación adecuada, siendo de gran importancia la liberación de señales de manera óptima que permita el crecimiento del hongo para el establecimiento de la simbiosis (Akiyama *et al.*, 2005).

Strack *et al.* (2003) describen que el proceso además de involucrar fitohormonas, también se ve influenciado por metabolitos secundarios como los jasmonatos los cuales se producen a gran nivel, y otros como los apocarotenoides que son acumulados de acuerdo a evidencias en las raíces micorrizadas. Los mismos autores mencionan que la colonización de células radicales induce cambios dramáticos en la organización citoplasmática y en las vacuolas, lleva consigo la transformación de la membrana plasmática en una membrana periarbuscular que cubre el arbusculo, aumento del volumen del citoplasma y número de orgánulos celulares, así como el movimiento del

núcleo en una posición central. Bécard *et al.* (1992) mencionan que la quercetina (un flavonoide) pudo estimular el crecimiento de hifas en cultivos *in vitro* de esporas germinadas del hongo *R. etunicatum* y *R. margarita*.

La presencia de ácido abscísico también se ha evidenciado en raíces colonizadas, el cual alcanza mayores niveles en plantas, como en el caso de maíz colonizado con HMA en diferentes etapas de crecimiento, el cual obtiene niveles más altos de la fitohormona en comparación con aquellas que no fueron inoculadas, y que probablemente pueda estar relacionado con la mejor adquisición de P para las plantas por acción del hongo (Danneberg *et al.*, 1993). En casos con *R. intraradices* en simbiosis con *Medicago truncatula* se pudo verificar otro compuesto como el de H₂O₂, el cual fue mayormente encontrado en las células que contenían arbusculos, verificando su existencia también en puntas de hifas que penetrarían posteriormente en las células de la planta, por lo que se pudo sugerir que existe un proceso oxidativo que regula la colonización intracelular (Salzer *et al.*, 1999).

También en tomate (*Lycopersicon esculentum*) se demostró que el ácido abscísico contribuye en la colonización de HMA, además de jugar un papel importante en el crecimiento completo de arbusculos y su funcionamiento, mientras que el etileno puede funcionar como regulador en cuanto al deterioro de desarrollo de la micorriza (Herrera-Medina *et al.*, 2007). En técnicas de tinción con azul de tripano para evidenciar la cantidad de tejido fúngico encontrado en las raíces se pudo revelar que la infección de HMA en raíces de *Allium porrum* y *Platanus acerifolia* llegó a un máximo después de 6 semanas mostrándose a la par un aumento en la actividad de fosfatasas alcalinas y succinato deshidrogenasa, de los cuales también se evidenció una menor presencia cuando la infección envejeció (Tisserant *et al.*, 1993).

La cascada de señalizaciones y la mecánica de movimiento de sustancias son acompañadas de un enriquecimiento de calcio en el núcleo celular como mensajero; este mecanismo es desencadenado por quitoooligosacáridos emitidos por los hongos micorrícicos, siendo comunes estos enriquecimientos en células que están predispuestas a la colonización. Es importante resaltar que la asociación de HMA se da en monocotiledóneas y dicotiledóneas, que aunque difieren en la estructura radicular, la colonización del hongo es similar, estableciéndose el calcio como un vital mensajero en el establecimiento de la micorrización y el desarrollo de las estructuras que le permitirán convivir con la célula de la rizosfera. (Gutjahr *et al.*, 2008; Gutjahr y Parniske, 2013).

En casos como *R. intraradices* se sostiene que estos pueden secretar señales diversas como los “lipoquitooligosacáridos” así nombrados por Maillet *et al.* (2011), los cuales pueden estar sulfatados o no, y que pueden estimular algunas funciones como el crecimiento y ramificación de las raíces con las cuales convive.

El mencionar algunos casos deriva de dar una idea general de como se establece la simbiosis, sin embargo, la asociación del hongo y el cómo se dé el ciclo de desarrollo del mismo, dependerá de la diversidad de combinaciones que puedan existir entre plantas y hongos que puedan formar esta simbiosis, dándose diferentes impactos morfológicos, diferencias en estados nutricionales, diversas respuestas en la eficacia simbiótica y por consecuencia diferentes expresiones génicas entre los simbiosiontes, lo cual puede sugerir una variabilidad fenotípica que diferirá de acuerdo a los organismos involucrados y el sistema ecológico en el que se encuentren (Feddermann *et al.*, 2010).

En cuanto a la regulación de las señales que están involucradas en la simbiosis se puede decir que son suprimidas cuando la planta pueda obtener P sin ayuda del hongo, misma estrategia que puede deberse a un mecanismo que permite limitar el consumo de carbohidratos que produce a través de la fotosíntesis y son transferidos al hongo, infiriendo que la presencia de fosfatos reprimen la expresión de genes que regulan la simbiosis, principalmente aquellos mecanismos que codifican enzimas como carotenoides y estrigolactonas, además de los transportadores y demás procesos involucrados (Breuillin *et al.*, 2010).

1.8 Hongos micorrícicos y los beneficios en plantas

“Se reconoce que la mayoría de las plantas captan nutrientes por medio de interacciones que establecen con los microorganismos que viven en la rizosfera, especialmente con aquellos con los que se realiza una simbiosis” (Sierra, 2008). Alrededor de 80% de las especies vegetales pueden intercambiar beneficios con HMA, estos glomeromicetos son un grupo de biótrofos obligados los cuales proporcionan agua, nutrientes y protección contra patógenos a cambio de productos fotosintéticos, por lo cual los podemos definir como componentes primarios del suelo, y el afectar las colonias de estos negativamente puede tener como consecuencia tener ecosistemas menos eficientes y diversos (Berruti *et al.*, 2015).

Los HMA son componentes biológicos del suelo agrícola o no agrícola, la diversidad de dichos hongos depende de las características del mismo suelo y del uso que se le dé, pudiendo ser “específica” (que se encuentran en uno o pocos tipos de suelo) o “generalista” (presentes en una gran cantidad de tipos de suelo). La diferencia en la composición de especies de HMA afecta los procesos importantes del ecosistema en diferentes suelos, y la pérdida de grupos específicos de hongos puede afectar la calidad del suelo (Hempel *et al.*, 2007; Oehl *et al.*, 2010).

Los HMA se pueden definir como simbioses obligados que se encuentran en casi todos los ecosistemas terrestres y que se encuentran dentro y cerca de las raíces de las plantas; además desempeñan importantes funciones como intervenir en la nutrición mineral de las plantas, el ciclo del carbono e interacciones biológicas (Öpik *et al.*, 2006). La composición y la diversidad de especies de plantas que se encuentran en cada macrocosmos afectarán la diversidad con la que se encuentren los HMA, notándose una correlación positiva con el movimiento de nutrientes en el medio cuando se encuentra mayor diversidad de estos hongos (Johnson *et al.*, 2004).

En estudios agrícolas, después de que plantas de maíz fueran inoculadas con HMA se concluyó que la simbiosis con estos puede proteger a las células vegetales de ser heridas por sustancias reguladoras relacionadas con el ajuste osmótico, mejorar el estado hídrico de la planta, aumento de la clorofila, además de aumentar la eficiencia de utilización de luz (Xu *et al.*, 2016; Sheng *et al.*, 2008).

También en plantas de maíz, Chen *et al.* (2014) encontraron que la inoculación de HMA a bajas temperaturas disminuye la colonización en las plantas en comparación con temperaturas óptimas, mientras que aquellas que tuvieron una mayor colonización mostraron niveles más altos de prolina, mayor actividad de la catalasa y la peroxidasa, además de mejorar la tolerancia de las plántulas de maíz a estrés por bajas temperaturas. Jeffries *et al.* (2003) mencionan que es de vital importancia que agricultores e investigadores del suelo presten la debida atención a la gestión de HMA en cualquier programa orientado a aumentar, restaurar o mantener la fertilidad del suelo.

La interacción entre salinidad, fósforo y HMA son significativas en cuanto al área foliar, raíz y masa seca de brotes en plantas; en el cultivo de pimiento las plantas con colonización de HMA acumulan menos sodio, y adicionalmente más fósforo y potasio que en plantas no colonizadas, además pueden mantener la estabilidad de las membranas y aliviar el daño causado

por las condiciones de estrés salino (Beltrano *et al.*, 2013). Otros resultados en cultivos de tomate y pimiento inoculados con el HMA *R. intraradices* muestran un incremento en los contenidos foliares de N, P, Fe y Zn, mostrando mejoras en la calidad del fruto alcanzando un incremento de 30 % en peso (Díaz-Franco *et al.*, 2013a; Alvarado-Carrillo *et al.*, 2014). Algunos resultados respaldan que los HMA pueden incrementarse de manera considerable bajo un régimen de CO₂ elevado, y por el contrario puede declinar su colonización con la adición de P y N, aunque las respuestas varían de acuerdo a las condiciones y tipo de planta estudiada (Treseder, 2004).

En un experimento factorial Quiñones-Aguilar *et al.* (2012) muestran la interacción de la aplicación de P y la aplicación de HMA en plántulas de papaya. Los resultados muestran que hay una mejora en las variables de crecimiento cuando hay un incremento de fertilización con P con dosis máximas de 90 mg kg⁻¹, mientras que en plantas no inoculadas con HMA la fertilización con P fue poco efectiva. Por otro lado, González-Cañizares *et al.* (2015) observaron que la inoculación de HMA en plantas de *Brachiaria ducumbens* aumentaba la colonización micorrícica, densidad visual de estas y el número de esporas en la rizosfera, aunque los valores de estas variables disminuían con dosis más altas de P₂O₅ que fluctuaron de 30 a 90 kg ha⁻¹.

La relación simbiótica de los HMA y las plantas dependerá de la efectividad de la cepa en el entorno en que se encuentra, así como su adopción con las prácticas y maquinarias existentes. Sin embargo, la respuesta de promoción en el crecimiento de plantas son consistentes cuando las plantas son inoculadas con el hongo en comparación con aquellas que no lo están, a pesar de la variabilidad de genotipos, suelos, fertilización, prácticas agronómicas y ambientes (Díaz-Franco *et al.*, 2013b). Por su parte, Faggioli y Freytes (2008) exponen que las diferentes formas de labranza y fertilización afectan significativamente los niveles de infección inicial de HMA, obteniendo resultados cuando se expone un bajo porcentaje de micorrización y se tiene una práctica de remoción de suelo, revelando esto que tienen una función importante en la absorción de P durante el ciclo productivo y en suelos con elevada disponibilidad de P.

La aplicación de dosis superiores a las óptimas disminuye la colonización de HMA, afectando los rendimientos, ya que el mecanismo de comportamiento de la simbiosis permite a las plantas garantizar una buena nutrición para alcanzar rendimientos potenciales de acuerdo a la variedad, clima y prácticas culturales; en este sentido resaltan las investigaciones en las cuales se exponen menor cantidad de señales que establezcan la colonización. Las plantas que se encuentran

micorrizadas no solo presentan una mayor absorción de nutrientes y de fertilizantes en algunos casos, sino que toleran más un déficit hídrico, presentándose efectos directos en la absorción de macroelementos, aunque se debe señalar que un manejo adecuado de nutrientes permite que la inoculación sea eficiente, dejando en claro que el uso de HMA no es exclusivo en condiciones de marginalidad, sino que también puede ser utilizada en sistemas intensivos con adecuada fertilización (Rivera *et al.*, 2006).

En cuanto a la cantidad de P obtenido por las plantas a través de la simbiosis micorrícica puede diferir de acuerdo a las características de las especies; en algunos casos como en la investigación de Li *et al.* (2006) se pudo calcular hasta un 50% de aporte de P mediante el establecimiento de la simbiosis en *Triticum aestivum* y *R. intraradices*, siendo también de gran importancia que este aporte era constante en diferentes concentraciones de P.

En cuanto a la adquisición de P a través de simbiosis con HMA Harrison *et al.* (2002) mencionan que en *Medicago truncatula* (planta que es utilizada ampliamente como modelo de estudio para en investigaciones de simbiosis en las raíces) los transportadores de fosfatos que intervienen en la absorción de este nutriente directamente de la interface del suelo por raíces de plantas, no necesariamente participan en el transporte de fosfato por simbiosis con HMA, aunque pueden ser muy similares. La absorción de P por parte del micelio extracelular de los HMA difirió con la absorción realizada por las plantas en condiciones asimbióticas; los transportadores identificados con la simbiosis en cuanto al movimiento de P se relacionaron con la familia Pht1 (subfamilia I), identificándose el transportador MtPT4 como crítico no solo para la adquisición de P sino como un requisito fundamental para la simbiosis (Javot *et al.*, 2007).

Se tienen evidencias de que la absorción de P mediante las hifas del hongo y que será entregada a la planta es mucho más efectiva que la absorción llevada directamente desde las raíces. Se sugiere que las hifas pueden adquirir P directamente desde la solución del suelo o incluso solubilizar algunos compuestos orgánicos y transportarlos (ya sea de manera orgánica o inorgánica como los polifosfatos) mediante transmisión citoplasmática o por un flujo continuo, el cual concluirá con la entrega de P en forma de fosfato; esto a su vez podría sugerir que existen diferencias en la regulación que activa los genes que permitirán la obtención de P en sus diferentes formas para luego ser entregados a través de los arbusculos a la planta de una manera que permita que las células vegetales puedan obtenerlo (Jayachandran *et al.*, 1992; Schachtman *et al.*, 1998).

En una asociación simbiótica con el hongo *R. intraradices* en raíces de zanahoria y *Medicago truncatula* revelaron que la expresión del transportador GiPT está implicado en la adquisición de P por las hifas extraradicales del hongo, además de que es regulado de acuerdo a la concentración de P que rodea las hifas y el estado general de fosfatos dentro del hongo en general, por lo cual se puede sugerir la presencia de mecanismos internos capaces de detectar el P (Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001). Otro transportador identificado como LjPT3 fue encontrado en células de raíces colonizadas por *R. mosseae*, el cual se caracteriza por tener secuencias de aminoácidos parecidos a algunos miembros que se encuentran en la familia Pht1; se documenta además que este transportador se ve inhibido cuando existe una presencia mayor de P (Breuillin *et al.*, 2010; Maeda *et al.*, 2006).

1.9 Roca fosfórica

El término de roca fosfórica se utiliza para agrupar a los minerales de fosfato crudos (no consolidados), aunque también el término es utilizado para minerales con alto contenido de fósforo; estos se producen en depósitos sedimentarios principalmente (80 a 90 %), y se obtienen por técnicas de tajo abierto y en algunos países como China y Rusia se extraen de minas subterráneas (Van Kauwenbergh *et al.*, 2013). La concentración de P en la roca fosfórica se encuentra alrededor del 18.5%, también puede contener algunos metales pesados como cobalto, cobre, hierro, manganeso, níquel, plomo, zinc, entre otros elementos; esto dependerá del tipo y origen de roca fosfórica utilizada (Aydin *et al.*, 2010).

Esta roca es un recurso no renovable, por lo cual su agotamiento genera incertidumbre que amenaza la producción de alimentos debido a la importancia del P en los cultivos. Actualmente se tienen algunas opciones para poder reducir la demanda actual de los recursos donde se obtiene el P, entre ellos se puede mencionar el limitar el consumo de P para usos esenciales, aumentar la eficiencia del uso agrícola y aumentar el reciclado de P (Reijnders, 2014). La población mundial va en aumento, mientras que la degradación del suelo y explotación de estas minas incrementa debido a la producción de alimentos que utiliza técnicas insostenibles para el ambiente, además de un aumento en los costos de los fertilizantes ocasionada por el agotamiento de recursos agrava el problema, haciendo necesaria una segunda “Revolución Verde” que nos permita producir

alimentos necesarios de una manera responsable con el medio ambiente (Lynch, 2007; Oelkers y Valsami-Jones, 2008).

Aunque la aplicación de roca fosfórica en campos agronómicos se ha probado como alternativa para abastecer a los cultivos con necesidades de P, la aplicación de fertilizantes obtenidos de esta roca como el superfosfato simple, superfosfato triple, fosfato monopotásico, entre otros, son más comunes en los cultivos debido a la concentración de P que contienen y la solubilidad que es de gran importancia para que las plantas lo puedan obtener (Chien y Menon, 1995). Es importante mencionar que la aplicación directa de roca fosfórica podría tener algunos beneficios como la lenta liberación de nutrientes para cultivos de ciclos largos, además de ejercer un menor impacto ambiental debido a su poco procesamiento para su obtención (también con algunas desventajas). La aplicación de roca fosfórica en los cultivos debe ser investigada en cuanto a la solubilidad, concentración de nutrientes y reacción ante los diferentes tipos de suelo, además de evaluarse los rendimientos agronómicos y económicos que se puedan obtener de tal actividad (Rajan *et al.*, 1996).

Se estima que 93 % de la roca fosfórica extraída es utilizada principalmente para la producción de fertilizantes fosforados, mientras que el restante está relacionado con la producción de P elemental y otros fosfatos industriales. En cuanto a la producción de la roca se estima que el 64 % del total proviene de China, Marruecos y Estados Unidos, obteniéndose el resto en diferentes regiones como Australia, Canadá, México, Rusia y Senegal (Jasinski, 2011).

1.10 Fertilizantes inorgánicos fosforados

Cerca de medio billón de toneladas de P ha sido movilizadas por la intervención del hombre, por lo cual se prevé una futura escasez del elemento siendo esto un motivo de preocupación para la seguridad alimentaria en el mundo (Cordell *et al.*, 2011). La agricultura moderna depende en grandes proporciones del P que se obtiene de roca fosfórica, un recurso no renovable del cual se estima un agotamiento dentro de 50 a 100 años, teniendo un pico de producción en el año 2030, en el cual varios autores difieren, pero los productores están de acuerdo en que la disminución del recurso y el costo del mismo va en aumento (Cordell *et al.*, 2009; Vance *et al.*, 2003).

De acuerdo a Giaconi (1995) los abonos fosfatados se pueden clasificar en tres tipos: aquellos que son solubles en agua, aquellos que son solubles en ácido cítrico, y aquellos fosfatos naturales de baja solubilidad. El fertilizante inorgánico con contenido de P es encontrado principalmente en combinaciones con nitrógeno y potasio (NPK), pudiendo obtener diferentes concentraciones del elemento (Jasinski, 2011). En el Cuadro 1 se muestran algunos fertilizantes fosforados y algunas de sus características, incluyendo la concentración de P aprovechable. Es importante mencionar que la comercialización de los fertilizantes fosforados está valorada de acuerdo a la riqueza de P asimilable en forma de anión fosfatos o que se puede producir por transformación.

El uso de ácido fosfórico en forma líquida también es común en la agricultura, siendo este obtenido principalmente por vía húmeda, en el cual la roca fosfórica que está compuesta en su mayoría por fosfatos cálcicos entra en reacción con un ácido como el sulfúrico, el cual es separado por otros métodos; se puede encontrar principalmente en forma diluida, variando sus concentraciones de P. Otro fertilizante común que podemos encontrar en el mercado es el fosfato monopotásico (MKP), el cual tiene como características una alta concentración de P y K, alta solubilidad en agua y puede incluirse en gran variedad de soluciones fertilizantes, siendo ampliamente utilizado por productores agrícolas incluso como fungicida; esta sal puede llegar a tener un mínimo de 34 % de P (García, 2014).

También podemos encontrar otro tipo de fertilizantes fosforados muy complejos como los son los fosfatos de amonio, los cuales son solubles en agua y con buena disponibilidad de los elementos, con una tendencia ácida. El fosfato monoamónico y diamónico pueden llegar a tener formulaciones variables dependiendo el método de obtención; mientras que el fosfato monoamónico puede obtener hasta un 48 % de P_2O_5 , el fosfato diamónico puede llegar a tener hasta 53 % de P_2O_5 siendo empleados ambos extensamente en mezclas a granel u otras mezclas debido a su alto contenido de P y N (Morel, 1971).

Nombre comercial	Fórmula de la fracción P (riqueza del abono)	La fracción P es soluble en:	Contenido en P aprovechable (%)
Superfosfato	Ca(H ₂ PO ₄) ₂ (30%)	Agua (al menos 93 %), el resto en citrato	8
Fosfato triple (superfosfato triple)	Ca(H ₂ PO ₄) ₂ (85%)	amónical neutro	22
Fosfato de Renania	3CaNaPO ₄ ·(Ca ₂ SiO ₄) (90%)	Citrato amónical alcalino	11
Fosfato (escorias) Thomas	Ca ₃ (PO ₄) ₂ ·x(Ca ₂ SiO ₄) (75%)	Ácido cítrico	7
Novafos (fosfato natural parcialmente descompuesto)	Ca(H ₂ PO ₄) ₂ (40%)+Apatito	Agua (hasta al menos 40%); ácido cítrico (30% aprox.); ácido concentrado (30% aprox.)	7
Hiperfos (fosfato natural pulverizado)	Apatito	Ácido fórmico (hasta el 80%)	11
Fosfatos naturales pulverizados (de utilización limitada)	Apatito	Acido fórmico (hasta 40-55%); ácido concentrado (hasta 60 %)	13

Cuadro 1. Fertilizantes fosforados y algunas características (Tomado de Finck, 1988).

Ulrich y Frossard (2014) mencionan que las recomendaciones de conservación del recurso del cual se obtiene el P debido a su futura escasez han sido tomadas de una manera inconsciente, ya que son muy pocas las acciones adoptadas para contrarrestar el problema. La utilización de fertilizantes fosforados ha mejorado la producción durante los últimos 50 años, y aunque se ha usado para para aumentar la fertilidad de suelos para una mejora de la producción, también ha encaminado a la población a utilizar P directamente obtenido desde minas disminuyendo prácticas alternativas que ayuden a la disminución del impacto ambiental (Schröder *et al.*, 2011).

1.11 Fertilizantes orgánicos con contenido de P

Debido a los escasos futuros del elemento fósforo como fertilizante se buscan diferentes formas de abastecer a los cultivos de este nutriente indispensable, apareciendo como una opción los fertilizantes, abonos o enmiendas orgánicas que pueden tener altas concentraciones relativas de P total, aunque está presente en diversas formas orgánicas e inorgánicas (Mackay *et al.*, 2017). Los materiales que se utilizan para la producción de estos fertilizantes orgánicos o que se utilizan para poder abastecer a los cultivos de algunos nutrientes pueden ser diversos, tales como estiércoles de diferente procedencia (vacuno, porcino, ovino, caprino, equino, etc.), compostas de origen vegetal, algas y restos vegetales, los cuales tendrán diferentes concentraciones de P y otros nutrientes (González y Pomares, 2008).

Es importante tener en cuenta que los minerales que la planta obtiene son similares sin importar si es de una fuente orgánica o inorgánica, la diferencia radica en que los fertilizantes orgánicos liberan de forma gradual los minerales, además de tener concentraciones muy por debajo de las que se obtienen con los fertilizantes inorgánicos (Campbell, 2001). En el Cuadro 2 se muestran algunos fertilizantes orgánicos y su concentración porcentual de algunos nutrientes:

ABONO ORGÁNICO	Contenido del nutriente (%)		
	Nitrógeno	Fósforo	Calcio
Bovino	1.8	0.14	2.5
Caprino	2.0	0.14	2.4
Composta	1.5	0.11	3.5
Gallinaza	2.8	0.90	5.2

Cuadro 2. Contenido de nutrientes en abonos orgánicos (Tomado de López-Mtz *et al.*, 2001).

El origen vegetal o en algunos casos depósitos naturales de roca de los cuales se obtienen los fertilizantes orgánicos define una gran variedad de nutrientes que tendrá el producto, de los cuales muchos se encuentran como compuestos orgánicos; estos al ser incorporados a los cultivos deben liberarse, normalmente por acción de MOOS del suelo o del mismo producto, proceso que es llamado mineralización, el cual variará en tiempo de acuerdo a diversos factores.

La composición de estos productos orgánicos también será de importancia para la mejora de la estructura del suelo debido a los residuos de carbono que se generan, los cuales mejorarán la retención de agua o drenaje de la misma en casos de alta humedad, por lo cual muchos procesos

estarán en juego debido a las reacciones de los elementos con el agua (Taiz y Zeiger, 2007). En la Figura 6 se muestra una clasificación de algunos fertilizantes orgánicos de acuerdo a algunas características.

Fuente de nutrientes	Grado de procesamiento	Sólido	Líquidos
Materia orgánica	Sin procesar	<i>Residuos vegetales</i>	Efluentes
		Residuo de cosecha	Pulpa de café
		Residuo de poda	Desechos de origen animal
		Residuo de postcosecha	Otros residuos líquidos
		<i>Residuos animales</i>	
		Estiércoles frescos	
		Residuos de mataderos y otros	
	Procesada	<i>Coberturas</i>	
		Abonos verdes y acolchado	
		Compost	Biofermentos
		Lombricompost	Té de compost
		Bocashi	Ácidos húmicos
		Ácidos húmicos	Té de estiércol
			Extracto de algas

Cuadro 3. Clasificación de abonos orgánicos (Tomado de Ramos Agüero y Terry Alfonso, 2014).

1.12 Contaminación por el uso de fertilizantes fosforados

La utilización de P en el mundo se ha triplicado comparándolo con las extracciones; el aumento de procesos como la erosión y escorrentía, el reciclaje de residuos y abonos, descargas de desechos urbanos con altos contenidos de P, la deforestación, y el alto uso de fertilizantes son algunas de las situaciones que modifican el ciclo geotectónico de este elemento. Dentro de la planta el P es un elemento muy móvil con una eficacia relativamente alta, cosa contraria al medio exterior en el que se encuentra, por lo cual este elemento se pierde por varios factores siendo este proceso indeseable debido a la contaminación de cuerpos de agua que es común en casi todo el mundo (Filippelli, 2008; Smil, 2000).

El P es un elemento químico indispensable para la vida, sin embargo, es un nutriente limitante para la producción de cultivos y el equilibrio de los ecosistemas. Las grandes aplicaciones de P y otros elementos en los cultivos con principios que vienen desde la “Revolución verde” han tenido como consecuencia que algunos elementos lleguen a los ríos, lagos y océanos donde se

aprecia la eutrofización (Elser, 2012). La eutrofización es un problema que tiene como consecuencia la proliferación de algas y la disminución de oxígeno en los cuerpos de agua debido a un enriquecimiento con nutrientes. El uso intensivo de fertilizantes tiene como consecuencia que el exceso de nutrientes limitantes como N y P termine en cuerpos de agua debido a diferentes procesos como la lixiviación, el escurrimiento, o la difusión, los cuales no son reversibles a menos que el manejo del suelo cambie drásticamente (Carpenter, 2005).

El rápido crecimiento y la intensificación como objetivo en cultivos ha causado el aumento del uso de fertilizantes fosforados, por lo cual se han incrementado las áreas con un desbalance regional con niveles excesivos de nutrientes solubles o insolubles que están vulnerables a diversos procesos, lo cual ha dado como resultado el enriquecimiento de nutrientes en cuerpos de agua fresca (Sharpley *et al.*, 2003; Vaccari, 2009). Este proceso de eutrofización conduce a diferentes problemas que van desde un cambio en la turbidez y características del agua, hasta un cambio en la biodiversidad en los cuerpos de agua; debido a esto podemos encontrar una alta densidad de organismos que crean un ambiente de competencia por obtener los recursos disponibles, por lo tanto la diversidad de especies se disminuye dejando solo aquellas especies con buena adaptación a condiciones poco aeróbicas.

Los cambios en la calidad del agua disminuyen el valor para usarlas en procesos industriales o recreativos, ya que estas tienden a ser espumosas, turbias, con colores verde pálido, y en algunos casos con malos olores (Ansari *et al.*, 2010). Por su parte, Liu *et al.* (2008) manifiestan que la aplicación de P orgánico e inorgánico en las tierras de cultivo no puede compensar las cosechas y pérdidas por procesos relacionados a este elemento, por lo cual se calcula una pérdida neta de P en el mundo por 10.5 millones de ton al año, si se compara con el que se extrae es casi la mitad del total.

Se ha reportado que la colonización de HMA puede ser suprimida por adición de algunos elementos en el suelo como N y P (Sylvia y Neal, 1990). De acuerdo con Kabir *et al.* (1997) la densidad de hifas activas y la colonización de HMA es afectada por los sistemas de labranza y la fertilización inorgánica en la cual se pudo verificar un menor desarrollo de la simbiosis cuando se aplicaban estas prácticas en comparación con labranzas reducidas y fertilizaciones orgánicas, aunque también pudieron demostrar que otros factores como el tipo de suelo pueden modificar la respuesta de los HMA a las prácticas culturales en los cultivos.

También Thompson (1987) mostró un menor desarrollo de HMA con una adición de P alta (50 ppm), y por el contrario se puede mostrar un aumento en la colonización de hongos, la absorción de P y el crecimiento de plantas cuando el suelo carecía de P y había un menor daño ocasionado por el barbecho. Jhonson (1993) menciona que la relación que se tiene entre la fertilización y el proceso de simbiosis podría explicarse por liberación de carbohidratos solubles a través de la raíz cuando se encuentran las plantas en condiciones de estrés de nutrientes. Raíces con mayor liberación de carbohidratos puede soportar más micorrizas que cuando se encuentra en condiciones abundantes en el medio.

1.13 Fertilizantes encapsulados como opción sustentable

De acuerdo a Malhi *et al.* (2002) para que un producto fertilizante recubierto pueda funcionar, debe reducir la fijación del nutriente a corto plazo estando en contacto con el suelo, además de proporcionar una liberación adecuada para una buena absorción por la planta. Jin *et al.*, (2010) evaluaron las propiedades de retención de agua, liberación lenta de P y la capacidad de adsorción de cationes de un fertilizante cubierto con un polímero a base de N, P y K; los resultados revelaron que el producto no sólo tenía una liberación lenta y excelente capacidad de retención de agua sino también mayor capacidad de adsorción de cationes en suelos salinos.

Factores como la humedad y temperatura pueden afectar directamente la disponibilidad de nutrientes a partir de un fertilizante encapsulado, siendo más fuerte la acción de la humedad, seguido de la temperatura en el cual existe un efecto, aunque no tan marcado como lo es con la humedad de acuerdo a Gore y Snape (2008). La velocidad de liberación de nutrientes también puede ser adaptable de acuerdo al grosor del revestimiento del fertilizante, además que puede ser biodegradado en el suelo, pudiendo ser una tecnología muy prometedora (Jia *et al.*, 2013).

Otro factor que puede impactar en gran medida la liberación de nutrientes por los fertilizantes recubiertos es la composición del material; Jamnongkan y Kaewpirom (2010) compararon un fertilizante a base de P recubierto o encapsulado con alcohol polivinílico o quitosano, y los resultados mostraron que la estructura química fue un factor muy importante que afectó el hinchamiento de los hidrogeles, obteniéndose un valor mayor de absorción de agua con la cubierta de alcohol polivinílico debido a su carácter hidrófilo.

Un fertilizante a base de P_2O_5 con una cubierta polimérica puede ser un método eficaz para aumentar los rendimientos. Los estudios de Dunn y Stevens (2008) mostraron que con 28 kg ha^{-1} de fertilizante P_2O_5 cubierto con un polímero pueden ser tan efectivos como 56 kg ha^{-1} de P_2O_5 sin la cubierta, al aplicarlo en cultivos de arroz, implicando que la ventaja del recubrimiento puede ser lo suficientemente grande como para pagar los costos de la tecnología utilizada.

1.14 Almidón de maíz como matriz de encapsulados

El almidón al ser un polisacárido de reserva, se acumula en gran medida en semillas y tubérculos principalmente, y de ellos se industrializa. Es un polímero de α -glucosa y puede estar hasta en 80 % en el grano de maíz, además está formado por dos tipos de moléculas: la amilosa y la amilopectina, la primera una molécula lineal y la otra ramificada respectivamente, estando en un granulo de almidón con diversos tamaños de molécula lo cual dificulta establecer un peso molecular promedio. El almidón se encuentra en gránulos dentro de las semillas, con un tamaño y forma característica de cada especie, rodeados por una matriz compuesta de proteínas. Se puede provocar su gelificación en calentamiento con agua debilitando las uniones por puentes de hidrógeno (Primo-Yúfera, 1995; Moya, 2001).

Aparte del sector alimentario el almidón es utilizado en con otros fines industriales: como aditivos en cemento, en la fabricación de papel, como recubrimiento de semillas y fertilizantes, en la extracción de petróleo, en los enlucidos de yeso, bioplásticos, envases, entre otros usos, que debido a su naturaleza tienen un gran potencial como sustitutos de materiales sintéticos, principalmente con fines medioambientales (Soto y Oliva, 2012). El almidón es uno de los polímeros que son prometedores en la elaboración de materiales biodegradables debido a que es económico, de alta disponibilidad y se obtiene de fuentes naturales, aunque también cuenta con algunas limitaciones como alta rigidez, alta permeabilidad al vapor de agua y retrogradación. (Enríquez *et al.*, 2012).

Han *et al.* (2009) probaron un fertilizante de liberación controlada el cual se constituía de un fertilizante granular soluble encapsulado con una mezcla de almidón y alcohol polivinílico (PVA) biodegradable; los resultados mostraron que cuando el PVA era mayor a 10% en la mezcla, la capacidad de absorción, la permeabilidad al agua y la permeabilidad de NH_4^+ aumentaban, mientras que la disminución del almidón en la mezcla afecta la compatibilidad de las películas. En

otro experimento hecho por Zhong *et al.* (2013) los cuales utilizaron una mezcla de almidón de maíz sulfonado, ácido acrílico mezclado con KOH y roca fosfórica para crear un fertilizante superabsorbente de liberación controlada, revelaron que el fertilizante elaborado tenía varias ventajas significativas como una liberación sostenida de P y K, una gran capacidad de absorción de agua, además de permitir una mejor liberación de P desde la roca fosfórica, concluyendo que puede ser un fertilizante altamente útil en los cultivos.

La adición de almidón en la solución formadora de una película para encapsular a base de polisulfona (un material no biodegradable) afecta la velocidad de degradación de la cubierta y por consecuencia la liberación de nutrientes N-P-K. Al agregar el almidón se aumentó la velocidad de liberación de nutrientes debido a una degradación más rápida de la cubierta, sin embargo, el espesor de la encapsulación tuvo un efecto significativo, mostrando que una sola capa del recubrimiento puede liberar más efectivamente iones de amonio, fosfatos y iones de potasio (Tomaszewska y Jarosiewicz, 2004).

Por otro lado, al comparar dos tipos de revestimiento de urea, una a base de etilcelulosa y otra de almidón superabsorbente, se obtiene que las partículas cubiertas con almidón presentan mejor comportamiento de liberación de nitrógeno en comparación con partículas no cubiertas o cubiertas con etilcelulosa (Qiao *et al.*, 2016).

II. JUSTIFICACIÓN

La fertilización con P en los cultivos es indispensable, por lo que es necesario desarrollar tecnologías que permitan aumentar su eficiencia para disminuir pérdidas, reducir costos y evitar contaminación, tal es el caso de los fertilizantes encapsulados. Sin embargo, es necesario saber si dichas tecnologías pueden ser compatibles con el establecimiento de la simbiosis micorrízico-arbúscular, la cual es benéfica y extendida en los agroecosistemas.

III. HIPÓTESIS

El fosfato microencapsulado en una matriz de almidón puede ser utilizado como fertilizante de liberación lenta sin afectar el establecimiento de micorrizas en tomate.

IV. OBJETIVOS

- Evaluar el comportamiento de un prototipo de fertilizante hecho de fosfato encapsulado con almidón y su impacto sobre el establecimiento de la simbiosis micorrízico-arbúscular.

4.1 Objetivos particulares

- Determinar la capacidad del fertilizante encapsulado con almidón de proporcionar P a plántulas de tomate en cultivo de maceta con sustrato.
- Evaluar el impacto de la fertilización con el fósforo encapsulado sobre el establecimiento de la simbiosis micorrízica en plantas de tomate.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico: se usó tomate (variedad Rio grande, FAX hortalizas, Jal.), mientras que como hongo formador de micorrizas arbusculares se empleó *Rhizophagus intraradices*, el cual se obtuvo de la empresa Biofábrica Siglo XXI; el producto utilizado fue MicorrizaFer®, que contenía 200 propágulos por gramo de producto.

Biofábrica Siglo XXI etiqueta al inóculo como *Glomus intraradices*, sin embargo, ese nombre específico es obsoleto. A partir de 2010, Schüßler y Walker renombraron a dicha especie ubicándola en el género *Rhizophagus*. Por lo tanto, el nombre científico apropiado es *Rhizophagus intraradices*, y es la denominación que se le da en este documento.

Cápsulas de fertilizante fosfórico: las microcápsulas fertilizantes fueron proporcionadas por el Dr. Carlos Espinoza González del Departamento de Materiales Avanzados del CIQA. Éstas fueron fabricadas utilizando como matriz al polisacárido almidón y formadas mediante un proceso de secado por aspersión (Spray dry jet) de una solución acuosa previamente formulada con almidón y una sal fertilizante fosfórica (fosfato monopotásico, KH_2PO_4 , ULTRASOL® MKP, NPK 0-52-34) con una relación de 30% de sal y 70% de almidón. Dichas partículas fueron previamente caracterizadas físicamente (tamaño) y químicamente (composición de almidón y contenido de fósforo).

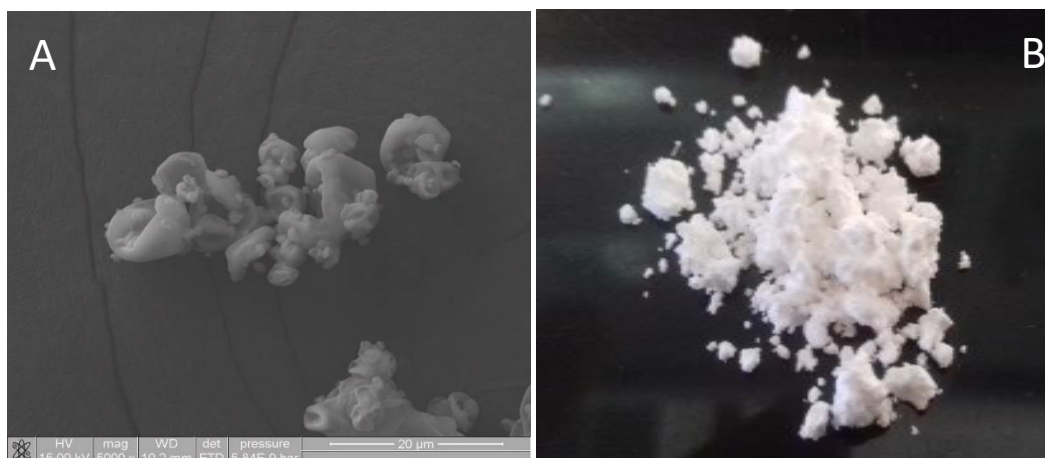


Figura 4. A: Micrografías del fosfato encapsulado en matriz de almidón. Se muestra estructura amorfa del encapsulado con medidas promedio de 2 a 20 micrómetros. B: Apariencia a simple vista del fertilizante encapsulado

El lugar donde se realizaron los experimentos fue el área de invernaderos del Centro de Investigación en Química Aplicada (CIQA) en dos etapas correspondientes dentro de un invernadero de tecnología media.

5.1 Primera etapa: impacto del fertilizante encapsulado en la nutrición de los cultivos.

Para evaluar el efecto del fertilizante encapsulado en plantas de tomate, los ensayos se realizaron en invernadero en estadio de desarrollo de plántula (esto es hasta principios de antesis). Partiendo de semillas establecidas de forma directa en macetas de un litro con sustrato turba (Sun Gro's Sunshine Peat Moss) al 70% y perlita (KBW Horticultural Supply) al 30% y tratadas con solución nutritiva en base a Steiner, (1961), modificando sin P añadido; además de establecer tres niveles de pH, los cuales fueron 5.0, 6.5 y 8.0. La exposición a diferente pH en la solución nutritiva se incluyó para conocer el comportamiento del encapsulado, y de los testigos, ante este factor ambiental determinante en la dinámica de disponibilidad de P para las raíces de las plantas

Dicha solución fue inyectada a través de un sistema de riego por goteo controlado con un temporizador para mantener un sustrato con buenas condiciones hídricas y proporcionar los nutrientes.

La aplicación del P fertilizante fue con el prototipo encapsulado, y se realizó añadiendo éste al sustrato en diferentes tiempos, comparando su efecto con dos testigos: uno sin P como testigo absoluto y otros sin P, pero añadiendo la matriz para verificar algún efecto individual de esta. Las cantidades utilizadas fueron proporcionadas a las macetas de acuerdo a una fertilización en campo de 100 kg ha⁻¹ de P (Quesada-Roldán y Bertsch-Hernández, 2012), ajustándolas de acuerdo a las necesidades de P en los días totales en el que se estableció el experimento (60 días para la primera etapa y 66 días para la segunda etapa); dichas cantidades determinaron la aplicación de 2 g por aplicación de encapsulado, por planta, aplicándose estas sobre el sustrato cada 12 días, además de una aplicación de fondo (mezclado con el sustrato que estaba contenido en la macetas correspondientes) en la misma cantidad.

El contenido de P residual al final de los experimentos en el sustrato, así como el contenido del elemento en la parte aérea (tallos y hojas) se determinó en los laboratorios del CENID RASPA

en Gómez Palacio; los cuales proporcionaron los resultados de P total en el sustrato, y N-P-K total en la parte aérea de cada una de las muestras.



Figura 5. Aplicación del encapsulado con fósforo en plantas de tomate establecidas en macetas con sustrato y regadas con un sistema de riego por goteo.

En el siguiente cuadro se muestran la descripción de los tratamientos correspondientes a la primera etapa de acuerdo al factor fertilización y el factor pH al que fueron sometidos los tratamientos:

Cuadro 4. Descripción de los tratamientos para la primera etapa de crecimiento de plantas de tomate sometidas a diferentes formas de fertilización fosforada y diferente pH.

Tratamiento	Descripción
TpH5	Solución Steiner sin P a pH 5
TpH6.5	Solución Steiner sin P a pH 6.5
TpH8	Solución Steiner sin P a pH 8
ApH5	Solución Steiner sin P a pH 5 + Matriz de almidón
ApH6.5	Solución Steiner sin P a pH 6.5 + Matriz de almidón
ApH8	Solución Steiner sin P a pH 8 + Matriz de almidón
EpH5	Solución Steiner sin P a pH 5 + Encapsulado
EpH6.5	Solución Steiner sin P a pH 6.5 + Encapsulado
EpH8	Solución Steiner sin P a pH 8 + Encapsulado

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización E: Encapsulado; A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto.

5.2 Segunda etapa: impacto del fertilizante encapsulado sobre el establecimiento de la simbiosis micorrícica.

Igualmente en invernadero, se estableció un experimento similar al que se describió anteriormente, incluyendo los testigos correspondientes, pero inoculando el sustrato de crecimiento con propágulos de *Rhizophagus intraradices* (200 propágulos por maceta), sin embargo, para este experimento solo se probó el establecimiento del cultivo y la simbiosis micorrícica empleando solución nutritiva a pH 5 debido a que bajo estas condiciones se observó un mejor comportamiento en las medias de variables durante la primera etapa.

En el siguiente cuadro se muestran la descripción de los tratamientos correspondientes a la segunda etapa de acuerdo al factor fertilización y el factor inoculación al que fueron sometidos los tratamientos:

Cuadro 5. Descripción de los tratamientos para la segunda etapa en plantas de tomate sometidas a diferentes formas de fertilización fosforada e inoculación con HMA.

Tratamiento	Descripción
TH+	Testigo absoluto + Inoculación de HMA
TH-	Testigo absoluto + Sin inoculación de HMA
AH+	Matriz de almidón + Inoculación de HMA
AH-	Matriz de almidón + Sin inoculación de HMA
EH+	Encapsulado + Inoculación de HMA
EH-	Encapsulado + Sin inoculación de HMA
MH+	Sal fertilizante + Inoculación de HMA
MH-	Sal fertilizante + Sin inoculación de HMA

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización. E: Encapsulado; A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; M: Sal fertilizante. *El tratamiento de la sal fertilizante solo para la obtención de colonización de HMA.

5.3 Determinaciones analíticas

Con el fin de evaluar el desarrollo de las plantas en ambos experimentos, se cuantificó el área foliar, altura de la planta, diámetro de tallo y biomasa de tallo, hoja y raíz (en fresco y en seco).

Además, la tasa de transpiración y la conductancia estomática (parámetros que indican la eficiencia en el uso del agua), así como la fijación de CO₂ (que nos indica la capacidad fotosintética) fueron monitoreadas también antes de los muestreos con el Analizador Infra Rojo de Gases (IRGA), LICOR 6400 (LICOR Inc. Lincoln, Nebraska, E. U.). Para la primera etapa se establecieron 2 muestreos que fueron a los 45 y 60 días después de siembra, y en la segunda etapa 4 muestreos cada 12 días comenzando el primero a los 30 días después de siembra. Las mediciones de los parámetros del IRGA en la segunda etapa fueron solo antes de los muestreos 1, 2 y 3.

En cuanto a la toma de datos del IRGA, estos se obtuvieron solo en el primer muestreo durante la primera etapa con la cámara que capta la radiación que se encuentra en el sitio en diferentes horas (10:00 a.m., 13:00 p.m. y 16:00 p.m.), mientras que en el posterior muestreo para aquellos que pertenecen a la segunda etapa se hicieron con la cámara que contaba con luz LED a intensidades PAR de 250, 500 y 750 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, esto para evitar exponerse a intensidades variables de luz natural (inyección de 300 $\mu\text{mol s}^{-1}$ de CO₂).

Para la obtención de biomasa de raíz estas se recuperaron y se lavaron para posteriormente secarlas y pesarlas; el peso seco se obtuvo después someter las muestras durante 72 h a 70°C, hasta corroborar que alcanzaron un peso constante. En cuanto al peso de tallo y hoja, se obtuvo el peso inmediatamente después de corte y de igual manera se secaron y pesaron como en el caso de las raíces. La altura se midió con un flexómetro teniendo en cuenta que son plantas con un tamaño relativamente pequeño, mientras que el diámetro de tallo se midió con un vernier, y por último, el área foliar se determinó con el integrador de área foliar (LAI) LI-3100 (LI-COR, Inc. Lincoln, Nebraska, E. U.).

Además, para caracterizar el avance de la simbiosis micorrícica se hicieron muestreos de las raíces de las plantas procedentes del experimento con inoculaciones; la colonización intraradical se caracterizó por la técnica de clarificación-tinción y estimación de porcentaje de colonización (García-Gutiérrez *et al.*, 2015). La cantidad de inóculo utilizado fue de 2 g por maceta (en los tratamientos que correspondían a la inoculación), con un total de 200 propágulos, en los cuales 1 g fue aplicado en el sitio próximo a donde se sembró la semilla y el restante se mezcló en todo el sustrato.

El método de clarificación-tinción específico del experimento fue el siguiente:

Para clarificar pigmentos solubles en álcali, se tomaron muestras de 5 g o más de raíces previamente lavadas para posteriormente añadir KOH 1M hasta 50% del volumen en tubos de ensayo (capacidad de 50 mL); dichas raíces con la solución permanecieron durante 24 h a temperatura ambiente. Después de haber pasado el tiempo establecido, las raíces se enjuagaron con agua corriente para remover el álcali (apoyándonos con un colador de cocina).

Una vez removido el álcali, las raíces se acidificaron con HCl al 1% con un volumen suficiente para sumergirlas, se agitaron levemente e inmediatamente se eliminó el HCl con ayuda del colador. Para la tinción de las raíces, estas fueron sumergidas en una solución de azul de tripano en concentración de 0.1 g L⁻¹ de HCl al 1%, a una capacidad del 75% del tubo de ensayo. Estas fueron colocadas en una autoclave por 10 min a 10 PSI para acelerar la reacción. Una vez teñidas fueron sumergidas en una solución de glicerol acidificado (50% de glicerol y 50% de HCl al 1%) para poder mantener las raíces frescas y posteriormente analizarlas.

Finalmente, los fragmentos de raíz se montaron sobre portaobjetos, agregando una o dos gotas de glicerol acidificado, se cubrieron con cubreobjetos para la posterior observación al microscopio. El método para estimar el porcentaje de colonización fue el propuesto por Mcgonigle *et al.*, (1990), con algunas modificaciones, el cual sugiere que las raíces deben ser colocadas paralelamente al eje más largo del portaobjetos como en la Figura 6.

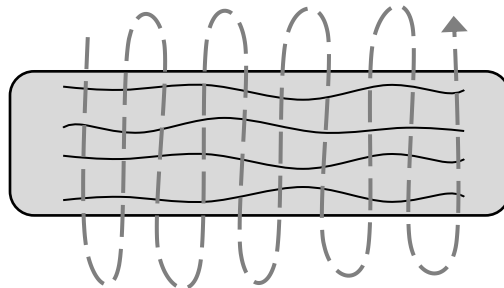


Figura 6. Representación del montaje de raíces y de la dirección de observación sugeridas para el método Mcgonigle *et al.* (1990). Las raíces se ensamblan de forma paralela al eje más largo de la laminilla y las observaciones se hacen perpendicularmente a dicho eje (flecha discontinua punteada).

Para examinar las intersecciones, el plano focal del microscopio se movió a través de las raíces de manera perpendicular y se registró si estas contaban con hifas, arbusculos, vesículas o ninguna de las estructuras mencionadas. Cada portaobjeto contaba con 4 raíces teñidas de las cuales

se obtuvieron 40 intersecciones; teniendo en cuenta que se montaron 3 portaobjetos por muestra la cantidad total de intersecciones por cada planta inoculada fue de 120.

Análisis de datos: Los datos obtenidos fueron evaluados estadísticamente mediante el uso de los paquetes INFOSTAT 2014 y JMP 5.0.1., con comparación de medias Tukey ($p \leq 0.05$). El diseño experimental utilizado en la primera etapa fue uno factorial (3×3) con acomodo en bloques al azar, teniendo como factores los tratamientos con o sin P (con encapsulado, sin encapsulado y sin encapsulado más la matriz del almidón) y el pH (5, 6.5, 8) de la solución nutritiva, este fue constituido con 4 repeticiones por cada tratamiento. Para la segunda etapa se utilizó de igual manera un diseño factorial (3×2) con acomodo en bloques al azar, en el cual los factores eran representados por el tipo de fertilización (con encapsulado, sin encapsulado y sin encapsulado más la matriz del almidón) y por la inoculación del hongo micorrícico (con o sin inoculación); Para esta etapa se contaron con 5 repeticiones por tratamiento.

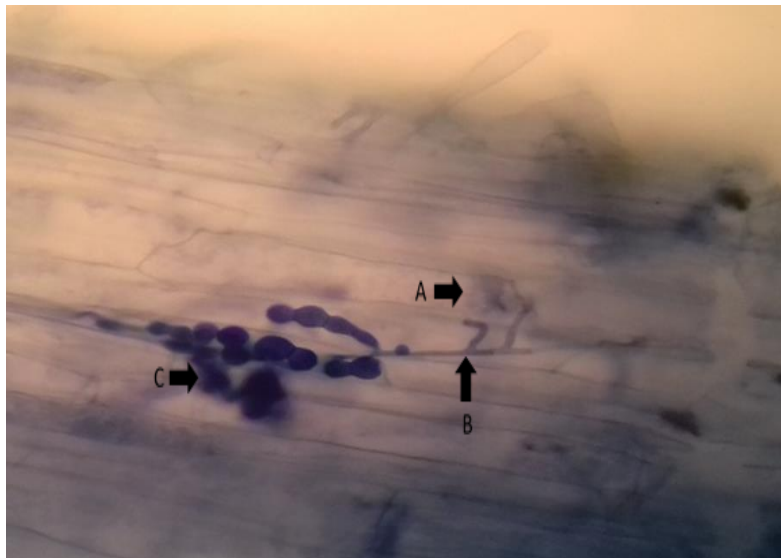


Figura 7. Micrografía de hongos micorrícicos arbúsculares (*Rhizophagus intraradices*) en raíces de tomate. Tomadas a microscopio (objetivo 10x). A: Arbúsculos; B: Hifas; C: Vesículas.

En cuanto a la colonización obtenida en la segunda etapa, esta se evaluó solo en aquellas que contenían el inóculo, ya que debido a experimentos preliminares aquellas plantas que no eran inoculadas no presentaron ninguna colonización procedente del sustrato; evaluándose en los

programas estadísticos de manera que solo el factor de fertilización (con encapsulado, sin encapsulado y sin encapsulado más la matriz del almidón) y su efecto sobre la inoculación fuera comparado. A esta evaluación se agregó un tratamiento más con P, el cual consistía en añadir un 33.33% más de P (una tercera parte más en comparación al agregado con el encapsulado); este fue añadido al sustrato de la misma manera en que se incorporó el encapsulado solo que la fuente fue fosfato monopotásico (MKP) sin encapsular, esto con el fin de conocer el efecto de diferentes cantidades de P en el establecimiento de la simbiosis micorrícica. El testigo añadido nos permitirá conocer la reacción de la colonización micorrícica en dependencia del fertilizante.

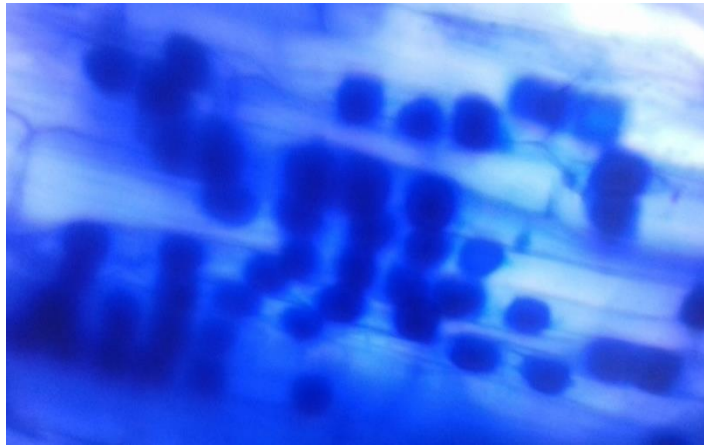


Figura 8. Vesículas e hifas de hongos micorrícicos arbúsculares (*Rhizophagus intraradices*) en raíces de tomate. Tomadas a microscopio (objetivo 40x).

Se ha sugerido catalogar este encapsulado como fertilizante de liberación lenta de acuerdo con los hallazgos de Rodríguez-Vazquez (2019), quien concluyó en su Tesis titulada “Evaluación de un sistema de fósforo encapsulado con almidón en la liberación lenta de nutrientes *in vitro* y el efecto *in planta*” que este mismo material manifestó un proceso de liberación lenta de P comparado con el fertilizante convencional MKP en condiciones *in vitro*.

Nota aclaratoria de la metodología.

En esta investigación se plantearon y ejecutaron tratamientos adicionales como referencia de la respuesta del cultivo y la colonización micorrícica a la aplicación de MKP sin encapsular. Sin embargo, las dosis aplicadas de P sin encapsular fueron superiores a las aplicadas en forma encapsulada debido a que en la caracterización final del material se obtuvo menor porcentaje de MKP del que se tenía considerado inicialmente (en lugar de 60 % almidón y 40 % de la sal

fertilizante, se contó con 70% de almidón y 30% de sal). Lo anterior ocasionó una menor cantidad de P en la aplicación del encapsulado en comparación con aquel que fue aplicado a granel. Por lo tanto, al considerarse que dichos tratamientos aventajaban en disponibilidad de P al fertilizante encapsulado se tomaron como “no equiparables” y se descartaron en resultados y discusión, salvo aquellos obtenidos en la colonización micorrícica, que nos permiten concluir algunos puntos clave del efecto de la fertilidad sobre la simbiosis micorrícica. No obstante, los datos resultantes más representativos se exponen en forma de ANEXOS (ver página 112 y 113) de manera informativa.

VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Primera etapa: impacto del fertilizante encapsulado en la nutrición de los cultivos

En períodos cortos de tiempo la deficiencia de P provoca una disminución en el crecimiento de las plantas; y estos efectos se acentúan a medida que estos períodos se incrementan (Fujita *et al.*, 2003). En comparación con plantas con abasto suficiente de P, aquellas que son expuestas a deficiencias de este elemento expresan una disminución en la tasa fotosintética en el follaje, en la conductancia estomática, la cantidad de tallos y vigor de los mismos, el tamaño y cantidad de hojas, así como la cantidad de fructificación y el tamaño de frutos, es decir dichas plantas muestran un aspecto raquítico general, resultados que se pueden comparar con los resultados aquí expuestos, en donde las plantas de tomate que carecen de P presentaron menor crecimiento de órganos y menor tasa de asimilación de CO₂ relacionada con la eficiencia fotosintética, resultados que se fueron acentuando con el paso del tiempo.

Se pudo observar como las plantas de tomate reaccionaron en variables indicadoras de crecimiento, biomasa, variables tomadas con el IRGA y análisis de elementos desde periodos tempranos de crecimiento acentuándose esta respuesta con el pasar del tiempo al factor fertilización (relacionada con P).

6.1.1 Primer muestreo (45 días después de siembra)

En 45 días de crecimiento al primer muestreo se manifestaron comportamientos desiguales en cuanto a fertilización con el encapsulado, la matriz o sin estos. Se observa en el Cuadro 6 que el encapsulado generó incremento en el crecimiento y desarrollo de las plantas observando un mayor promedio para altura, diámetro de tallo y área foliar, con diferencias significativas en las dos últimas. Las medias con diferencia significativa en variables indicadoras de crecimiento y de biomasa para las dos etapas de este experimento indican una rápida respuesta en dichas plantas cuando hubo presencia o privación de P en el medio, atenuándose las diferencias con el transcurso de los días reflejado en los diferentes muestreos.

Cuadro 6. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	7.48±0.39 b	0.19±0.01 c	24.14±3.62 c
T	13.05±0.25 a	0.42±0.01 b	133.03±20.89 b
E	13.78±0.34 a	0.81±0.04 a	463.68±20.89 a
pH del medio			
pH5	11.82±0.91 a	0.46±0.07 a	204.67±56.03 a
pH6.5	11.15±0.98 a	0.44±0.07 a	217.61±61.23 a
pH8	11.34±0.82 a	0.52±0.10 a	198.57±60.11 a
Tratamientos			
ApH5	7.90±0.91 b	0.21±0.03 d	34.88±6.64 b
ApH6.5	6.73±0.71 b	0.18±0.02 d	19.01±4.25 b
ApH8	7.83±0.82 b	0.18±0.02 d	18.54±4.97 b
TpH5	13.05±0.53 a	0.42±0.01 c	125.57±30.15 b
TpH6.5	13.38±0.42 a	0.44±0.03 c	155.77±59.98 b
TpH8	12.73±0.43 a	0.41±0.01 c	117.75±4.87 b
EpH5	14.50±0.83 a	0.74±0.02 b	453.57±35.06 a
EpH6.5	13.35±0.23 a	0.72±0.03 b	478.06±24.28 a
EpH8	13.48±0.50 a	0.98±0.01 a	459.42±63.48 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

El incremento en los promedios encontrados para indicadores de crecimiento y biomasa (Cuadro 6 y 7) corroboran lo encontrado por Abel *et al.*, 2002 y Olivera *et al.*, 2004, los cuales expresan que el área foliar, el peso seco y fresco total de la planta, así como la biomasa de brotes y raíces de las plantas se verán beneficiadas con buen abastecimiento de P en el medio.

Para variables de biomasa mostradas en el Cuadro 7 el efecto fertilizante del encapsulado indicó la liberación de P al medio pues se tradujo en diferencias marcadas en comparación con los dos testigos en material fresco y seco. Es importante resaltar que el efecto del pH en los tratamientos no muestra diferencia significativa para variables indicadoras de crecimiento y de biomasa.

Cuadro 7. Biomasa de plantas de tomate en 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	0.51±0.07 c	0.81±0.12 c	1.33±0.17 c	0.09±0.04 c	0.12±0.02 c	0.05±0.01 c
T	2.94±0.26 b	4.02±0.32 b	5.56±0.66 b	0.24±0.02 b	0.64±0.05 b	0.28±0.02 b
E	10.73±0.71 a	16.39±0.73 a	14.35±0.93 a	0.72±0.04 a	2.15±0.12 a	0.66±0.04 a
pH del medio						
pH5	4.55±1.32 a	6.55±1.88 a	6.27±1.54 a	0.32±0.09 a	0.97±0.27 a	0.31±0.07 a
pH6.5	4.79±1.35 a	6.97±2.01 a	7.27±1.73 a	0.33±0.08 a	0.98±0.27 a	0.32±0.07 a
pH8	4.84±1.48 a	7.70±2.30 a	7.69±1.98 a	0.39±0.09 a	0.95±0.27 a	0.35±0.09 a
Tratamientos						
ApH5	0.66±0.15 b	0.98±0.31 b	1.61±0.35 b	0.06±0.01 b	0.13±0.03 b	0.07±0.02 cd
ApH6.5	0.48±0.11 b	0.78±0.17 b	1.26±0.31 b	0.05±0.01 b	0.12±0.03 b	0.05±0.01 d
ApH8	0.40±0.11 b	0.67±0.16 b	1.12±0.26 b	0.16±0.11 b	0.10±0.02 b	0.04±0.01 d
TpH5	2.74±0.27 b	3.72±0.30 b	4.19±0.43 b	0.22±0.02 b	0.61±0.04 b	0.24±0.02 bcd
TpH6.5	3.20±0.71 b	4.21±0.96 b	6.55±1.87 b	0.26±0.05 b	0.67±0.14 b	0.31±0.06 bc
TpH8	2.88±0.32 b	4.13±0.19 b	5.94±0.31 b	0.25±0.02 b	0.64±0.03 b	0.29±0.01 b
EpH5	10.27±1.39 a	14.95±1.46 a	13.03±1.32 a	0.70±0.08 a	2.18±0.24 a	0.63±0.05 a
EpH6.5	10.70±0.99 a	15.92±1.28 a	14.00±1.43 a	0.70±0.06 a	2.15±0.15 a	0.61±0.05 a
EpH8	11.23±1.56 a	18.30±0.39 a	16.03±2.04 a	0.76±0.09 a	2.12±0.28 a	0.73±0.11 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

La deficiencia de iones de P es un problema de gran importancia ya que es muy común en los sistemas agroecológicos con severas consecuencias en la producción de plantas. Cambios morfológicos y fisiológicos negativos en las plantas se han relacionado a una alteración en la expresión de genes y las vías de señalización como consecuencia de esta deficiencia, siendo muy severos los cambios que sufren las plantas cuando la deficiencia de P se mantiene por períodos prolongados (Mukatira *et al.*, 2001).

Las variables que representan la tasa de crecimiento y la supervivencia, tales como la altura, biomasa, anthesis y fructificación, pueden definir la tolerancia de las plantas a la falta de recursos. Las plantas que carecen de medios o enfrentan circunstancias de estrés, muestran diferentes estrategias en respuesta a la falta de recursos como una baja flexibilidad, un cambio, o la reducción de crecimiento; generalmente las plantas obtienen menores tasas de crecimiento, hojas de vida más

larga, formas irregulares en la estructura y de irregularidad en la tasa de intercambio de gases. En casos de condiciones adversas serias se puede observar una reducción importante del crecimiento de las partes de la planta, implicando en algunos casos el desprendimiento de partes para un menor consumo de recursos (Grubb, 1998). Si bien las plantas de tomate que carecían de P en el experimento pudieron generar algunas estrategias en búsqueda del elemento, la deficiencia prolongada provocó que las plantas no tuvieran un desarrollo mayor comparadas con aquellas que obtenían P a través del encapsulado, teniendo un efecto de reducción.

En las plantas el efecto de deficiencia de P en etapas tempranas afecta notablemente la masa fresca y seca de sus partes; estas variables se ven beneficiadas con el suministro de P, así como un aumento de luz PAR, que consecuentemente tendrá un aumento proporcional en la actividad fotosintética y metabólica (de Groot *et al.*, 2004). Durante la primera y segunda etapa de este experimento se pudo observar un aumento en la masa fresca y seca de tallo, hojas y raíces cuando hay suministro de P con el encapsulado, y generalmente se observó mayor actividad fotosintética, conductancia estomática y transpiración en plantas del mismo tratamiento en comparación con aquellas que carecían de este material encapsulado; a su vez se pudo notar un aumento de estas variables cuando existió un aumento de luz PAR en las diferentes horas del día o con el suministro de luz artificial a través del IRGA (Cuadro 8 y 11).

De acuerdo a la literatura se puede concluir que el efecto del pH es muy importante en la solubilización del P, factor estudiado en este experimento, sin embargo, algunos autores como Eriksson *et al.*, (2016) mencionan que el efecto del pH en medios fertilizados pueden no tener una tendencia constate en cuanto a la insolubilización del P, siendo de mayor importancia en estas condiciones la fase sólida del sustrato como las arcillas y la cantidad de compuestos presentes como Ca, Al y Fe. Es importante mencionar que el experimento expuesto pudo tener reducidas cantidades de Al en el medio y el agua de riego y que el hierro proporcionado por el sistema de riego es a través de quelatos, los cuales protegen al Fe de oxidación-reducción y contacto con otros elementos de acuerdo a Lindsay (1984), descartando un efecto importante de insolubilización de P por estos elementos.

Otro factor a considerar para este experimento son las características del almidón como matriz, debido a que los gránulos de almidón pueden sufrir cambios en contacto con agua y un cambio en la temperatura, procesos que modifican su comportamiento; esta transformación de no

equilibrio es asociada con la difusión de agua, así como la hidratación y la hinchazón, además de la absorción de calor u otros procesos que modifican la cristalinidad (Hoover, 1995). Dichas características tendrán un efecto en el comportamiento del encapsulado, además de otras características como el porcentaje de la matriz y del fertilizante, y la forma en que se hidrata el encapsulado serán determinantes en la liberación de P al medio para su aprovechamiento por las plantas (Gore y Snape, 2008; Jia *et al.*, 2013).

Otras características importantes en el medio (físicas y biológicas) como enzimas, las arcillas, los metales y algunos sedimentos afectarán la matriz y su comportamiento, en el caso del almidón algunas pueden ser destructivas y otras pueden ser conservadoras, y dependerá del tamaño de la partículas y la velocidad con la que se degrade el material, siendo las partículas más pequeñas las más susceptibles a la degradación (Haslam, 2004).

Los tratamientos de pH (5, 6.5 y 8) no generaron diferencias significativas en la mayoría de las variables indicadoras de crecimiento y de biomasa (Cuadros 7 y 8), ni de manera individual ni en interacción con la fertilización relacionada con P. Algunos autores como Carbinatto *et al.* (2014) han reportado que el almidón junto con pectina como excipiente de un fármaco son capaces de liberar y absorber líquidos sin influencia del pH; dichos procesos son modificados de acuerdo a la proporción de los materiales que constituyen la matriz y el entrecruzamiento de los mismos.

A diferencia de Carbinatto *et al.* (2014), otros autores demostraron que la liberación de sustancias a través de una matriz dependerá del pH y de la composición de la misma (Setty *et al.*, 2014); ellos observaron que una matriz de almidón de maíz injertada con poliacrilamida hidrolizada es capaz de liberar fármacos más efectivamente *in vitro* cuando este es expuesto a un pH alcalino en comparación con la exposición a pH ácido. La liberación de los elementos a través del encapsulado influirá en la cantidad de elementos absorbidos por las plantas y la reacción de las mismas. Lee *et al.*, (2009) observaron un cambio en las moléculas de almidón cuando hay un cambio de pH, siendo de mayor importancia los cambios obtenidos en pH alcalino.

Lo anterior nos puede sugerir que la actividad del encapsulado en diferente pH dependerá del medio en el que se exponga y de la composición de la matriz, siendo diferentes los resultados que se exponen en cuanto a la actividad del pH sobre los encapsulados dependiendo del objetivo que se busca en cada experimento. En los muestreos de la primera etapa del experimento se puede

ver poca diferencia significativa en los tres distintos niveles de pH, siendo diferente el medio al que se expone el encapsulado y la cantidad de almidón utilizada en la matriz en comparación con los ejemplos anteriores.

La aplicación de la matriz de almidón sin P en plantas de tomate no provocó en la mayoría de variables diferencia significativa en cuanto a comparación de los diferentes niveles de pH, sin embargo, obtuvo las medias más bajas en comparación con la aplicación del encapsulado e inclusive con el testigo absoluto. Comparando las medias más altas mostradas por el encapsulado y aquellas medias mostradas por la aplicación de matriz sin P se obtiene una diferencia de hasta un 100% o más.

El estado fisiológico en el que se encuentran las plantas puede ser determinante en funciones fotosintéticas, esto debido a que un buen estado general de las plantas conduce a una mejor regulación en la asimilación de carbono y un buen balance de nitrógeno. Esto se podrá traducir en una buena capacidad fotosintética y una buena capacidad de crecimiento que conducen a la homeostasis y control de luz y CO₂ (Paul y Foyer, 2001).

Lo anterior puede explicar los resultados que se obtuvieron consistentemente en los diferentes muestreos de las dos etapas de evaluación del experimento (Cuadros 6, 7 y 8); en estos podemos observar un menor crecimiento y biomasa de plantas por falta de un nutriente (en este caso el P que es proporcionado por el encapsulado), y que se relaciona con una menor tasa de asimilación de CO₂. Pieters *et al.* (2001) también explican que las actividades de la rubisco y fosforibulocinasa, además de la producción de sacarosa y otros metabolitos son mayores cuando hay cantidades suficientes de P en el medio, dichos procesos son fundamentales en una mejor asimilación fotosintética de carbono; una deficiencia del elemento puede disminuir el crecimiento de plantas así como disminuir la capacidad fotosintética.

Para variables de intercambio de gases se observa que el encapsulado muestra un efecto importante ocasionando medias superiores en asimilación de CO₂, conductancia y transpiración a las que se observan en los testigos, respondiendo de igual manera a las diferentes horas del día en que se toman las muestras, sugiriendo una mayor actividad fotosintética e intercambio de gases por la presencia del encapsulado a lo largo del día. En el Cuadro 8 y Figuras 9, 10 y 11 se observa el

comportamiento de los tratamientos en variables medidas con el IRGA (tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración) para factores individuales o su interacción.

Cuadro 8. Tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 45 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).

<i>Tasa de asimilación de CO₂</i> (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos		Hora del día		
	Factor fertilización	10 a.m.	1 p.m.	4 p.m.	
	A	5.83±1.39 a	5.92±1.45 b	1.01±0.38 b	
	T	3.81±0.56 a	5.04±0.49 b	1.15±0.17 b	
	E	6.74±0.44 a	10.80±0.59 a	2.71±0.38 a	
	pH de fertirriego				
	5	5.80±1.01 a	7.96±1.20 a	1.66±0.43 a	
	6.5	5.23±0.76 a	6.55±1.25 a	1.97±0.45 a	
	8	5.35±1.12 a	7.27±1.16 a	1.24±0.27 a	
	<i>Conductancia estomática</i> (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos		Hora del día	
Factor fertilización		10 a.m.	1 p.m.	4 p.m.	
A		0.13±0.02 ab	0.14±0.02 b	0.11±0.01 a	
T		0.08±0.01 b	0.10±0.01 b	0.07±0.01 b	
E		0.18±0.02 a	0.20±0.02 a	0.12±0.01 a	
pH de fertirriego					
5		0.13±0.02 a	0.15±0.02 a	0.10±0.01 a	
6.5		0.14±0.02 a	0.14±0.02 a	0.10±0.01 a	
8	0.13±0.03 a	0.15±0.02 a	0.10±0.01 a		
<i>Transpiración</i> (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos		Hora del día		
	Factor fertilización	10 a.m.	1 p.m.	4 p.m.	
	A	1.05±0.14 b	2.65±0.33 a	1.62±0.15 a	
	T	1.33±0.15 b	1.76±0.13 b	0.93±0.06 b	
	E	1.86±0.09 a	2.38±0.13 ab	1.28±0.05 ab	
	pH de fertirriego				
	5	1.47±0.18 a	2.46±0.35 a	1.31±0.16 a	
	6.5	1.45±0.16 a	2.10±0.17 a	1.24±0.11 a	
8	1.32±0.15 a	2.23±0.16 a	1.29±0.12 a		

La descripción de tratamientos representa el factor fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

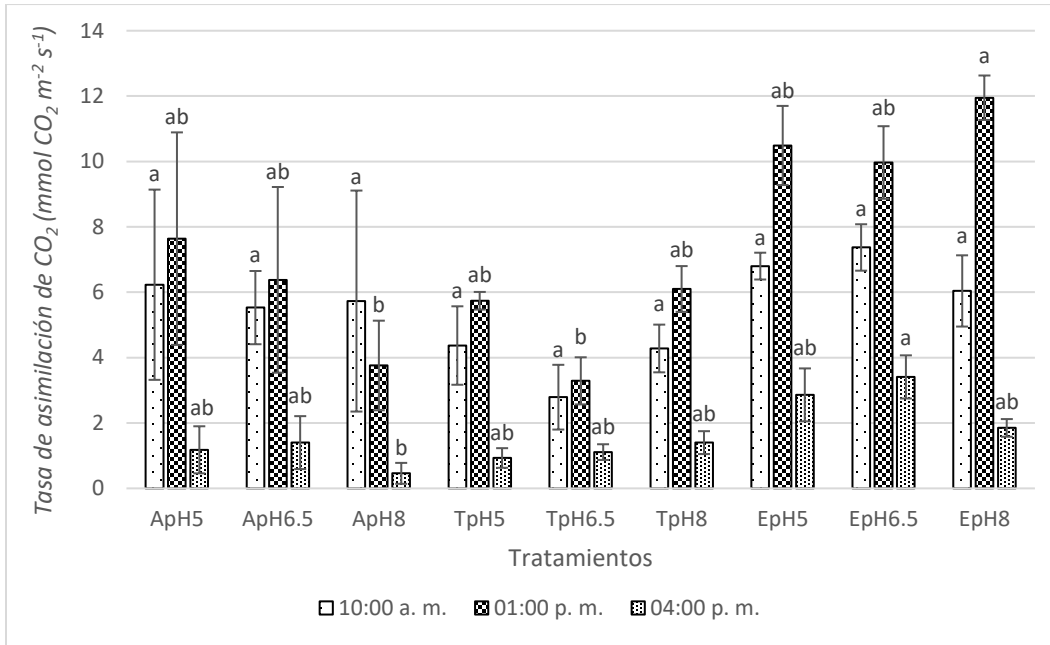


Figura 9. Tasa de asimilación de CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertiriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertiriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.

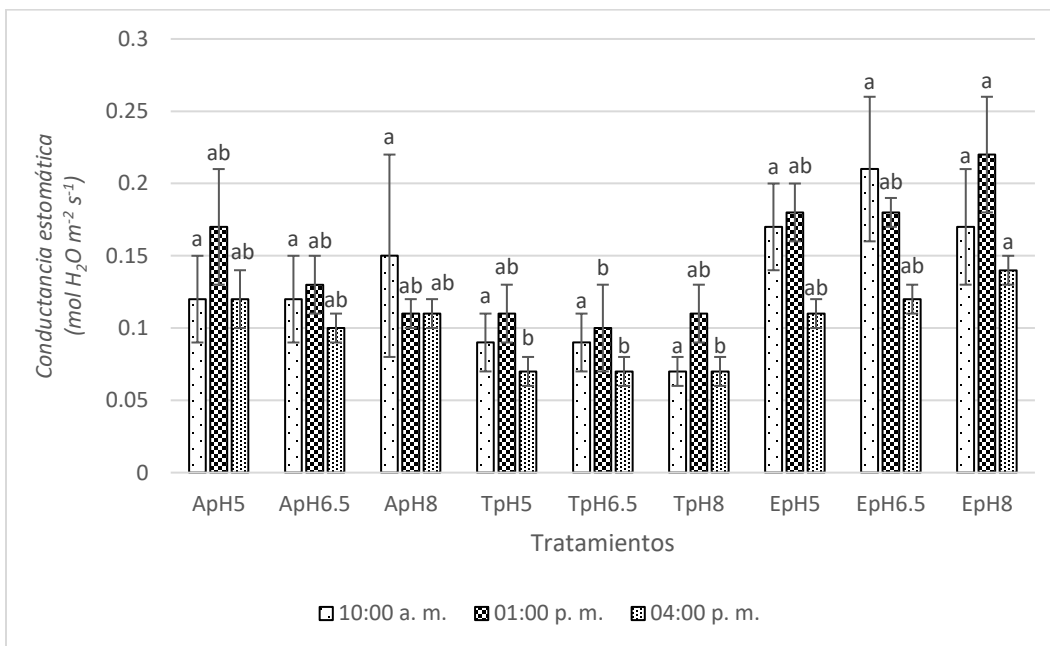


Figura 10. Conductancia estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertiriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertiriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.

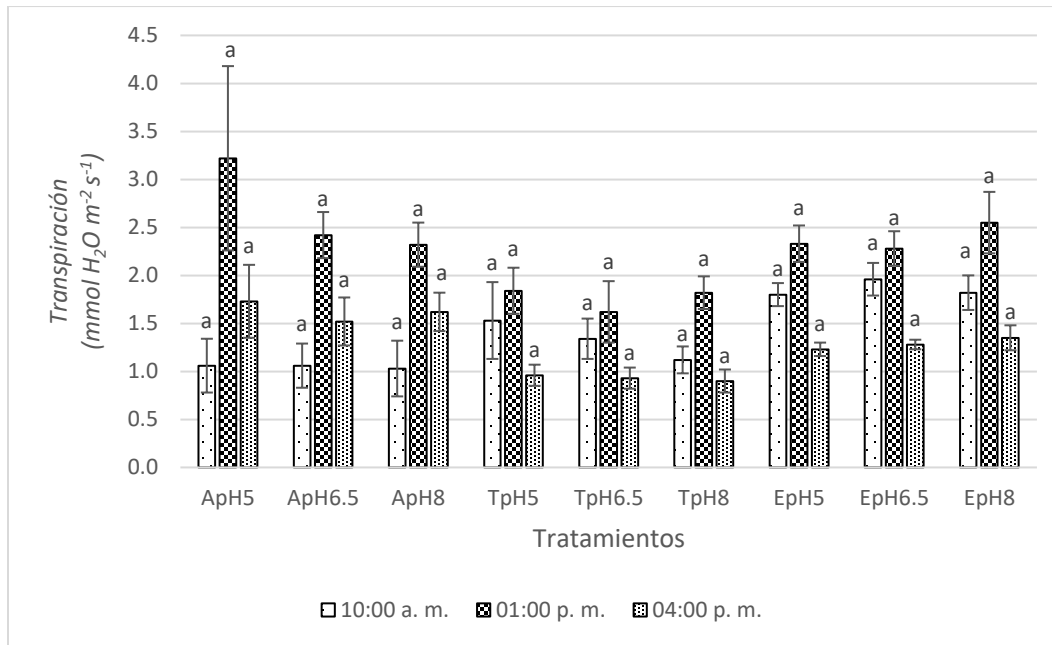


Figura 11. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para diferentes horas del día (A: 10:00 a.m.; B: 1:00 p.m.; C: 4:00 p.m.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Primer muestreo a 45 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por la hora del día.

Starck *et al.* (2000) encontraron que dos variedades de plantas de tomate obtenían menores tasas asimilación de CO_2 y conductancia estomática cuando las plantas eran sometidas a niveles bajos de P en el medio, y que dichos parámetros tenían una respuesta muy baja después de haber sido estresadas con bajas dosis de P y luego suplementadas con el mismo elemento. Resultados similares se presentaron en esta investigación en aquellas plantas de tomate pertenecientes a los tratamientos sin el encapsulado, en los cuales una deficiencia de P en el medio generado por la carencia del material se tradujo en menores medias para variables indicadores de crecimiento, biomasa e intercambio de gases.

Se puede observar que la mayor tasa de asimilación de CO_2 de acuerdo a las medias en plantas tratadas se obtuvieron cuando se aplicó el encapsulado, en comparación con aquellas que no fueron suministrados con este material, sugiriendo una diferencia a los demás tratamientos por el suministro de P al medio a través del encapsulado (Cuadro 8). Se puede observar también que las plantas que pertenecieron al tratamiento con la matriz por sí sola obtuvieron mayores medias en comparación con el testigo absoluto en variables de tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática y transpiración en las diferentes horas, aunque no en todas las variables con diferencia

significativa ($p > 0.05$). En los resultados mostrados por de Groot *et al.* (2003) se pudo observar también, en plantas de tomate, una mayor fijación de CO_2 cuando hubo concentraciones más altas de P en el medio, por el contrario, bajas concentraciones proporcionadas de P produjeron una menor fijación. Dichos resultados el autor los relaciona con una menor carboxilación por la deficiencia del elemento. Es importante mencionar que el autor también encontró que en el aumento de la radiación PAR también hubo un aumento de la fijación en plantas con mayor cantidad de P en el medio.

Para la conductancia estomática se mostraron medias mayores en plantas tratadas con el encapsulado en contraste con las plantas tratadas sólo con almidón o sin P, notándose un aumento también conforme hubo mayor intensidad de PAR; estos resultados fueron de una tendencia similar a aquellos del segundo muestreo donde también se observa menores medias para conductancia estomática en tratamientos sin P y algunas disminuciones cuando hay un aumento en la intensidad de PAR. Para transpiración se puede observar igualdad estadística en los tratamientos (Figura 11); el tratamiento con encapsulado generó un aumento de la transpiración cuando hay mayor intensidad de PAR, comportamiento que en los testigos no se muestra. Una deficiencia de P se ve traducida en inhibición de las bombas de protones que necesitan ATP (compuestos con P) por lo cual hay una despolarización y pérdida de K en células provocando menor turgencia y un cierre de estomas traduciéndose en menor conductancia estomática (Jordán y Casaretto, 2006; Veronica *et al.*, 2017).

El factor fertilización mostró que el testigo absoluto obtiene medias más bajas para asimilación de CO_2 que las mostradas por las plantas con encapsulado añadido y por arriba de aquellas plantas con la matriz del almidón mezclada en el medio. Las plantas que corresponden al mismo tratamiento obtienen las medias más altas en pH de 6.5 y 5.0 aunque no con diferencias significativas en este factor, al igual que en los otros tratamientos.

6.1.2 Segundo muestreo (60 días después de siembra)

Chiera *et al.* (2002) señalan que la deficiencia de nutrientes como el P en periodos prolongados tiene un marcado efecto en el crecimiento de la mayoría de los tejidos y órganos de la planta, influenciado directamente por una disminución en la división celular y expansión celular, reflejándose en un menor tamaño de hojas, cantidad de brotes y un aspecto raquítrico, y por consecuencia una disminución en el índice de área foliar así como en la masa general de la planta.

El área foliar de este segundo muestreo, así como indicadores de crecimiento fueron severamente afectados en el tratamiento de deficiencia de P por periodos prolongados, notándose una gran diferencia con la aplicación de P a través del encapsulado (Cuadro 9).

Cuadro 9. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	13.54±1.46 c	0.29±0.02 c	69.35±14.90 c
T	24.50±0.81 b	0.50±0.02 b	179.08±24.47 b
E	29.25±1.17 a	1.01±0.03 a	851.88±36.13 a
pH del medio			
pH5	22.62±2.04 a	0.61±0.08 a	386.50±99.92 a
pH6.5	21.60±2.61 a	0.61±0.11 a	373.09±127.23 a
pH8	23.08±2.20 a	0.57±0.09 a	340.73±92.14 a
Tratamientos			
ApH5	15.03±1.80 bc	0.33±0.04 cde	81.75±19.74 cd
ApH6.5	10.75±2.54 c	0.25±0.04 e	28.53±15.41 d
ApH8	14.85±3.11 bc	0.28±0.05 de	97.78±30.63 cd
TpH5	23.33±1.43 ab	0.54±0.03 b	250.63±55.89 c
TpH6.5	25.55±1.59 a	0.51±0.04 bc	127.23±9.44 cd
TpH8	24.63±1.34 ab	0.46±0.04 bcd	159.40±25.38 cd
EpH5	29.50±2.31 a	0.96±0.06 a	827.12±67.05 ab
EpH6.5	28.50±2.37 a	1.08±0.02 a	963.50±42.70 a
EpH8	29.75±1.93 a	0.98±0.02 a	765.03±34.15 b

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Para el muestreo a los 60 días los tratamientos relacionados al encapsulado provocaron, al igual que en el primer muestreo, valores superiores de crecimiento (Cuadro 9), de biomasa (Cuadro 10) y de intercambio de gases (Cuadro 11 y Figuras 12, 13 y 14) respecto de los demás tratamientos. Además, en variables indicadoras de crecimiento se observó que plantas del tratamiento testigo absoluto obtuvieron significativamente ($p\leq 0.05$) promedios superiores en comparación con el testigo que fue adicionado con almidón (Cuadro 9); sin embargo, dichas diferencias no se observaron ($p>0.05$) en variables relacionadas con acumulación de biomasa (Cuadro 10). Mientras

tanto, la variación en el pH de fertirriego no mostró diferencias en ningún tipo de variable medida (cuadros 9 y 10).

Cuadro 10. Biomasa de plantas de tomate en 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Primer muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	2.32±0.57 b	2.58±0.62 b	4.11±0.99 b	0.24±0.05 b	0.40±0.10 b	0.29±0.07 b
T	6.47±0.69 b	5.65±0.57 b	6.69±0.65 b	0.67±0.06 b	0.86±0.08 b	0.59±0.05 b
E	48.71±1.98 a	41.49±2.16 a	46.36±2.72 a	4.56±0.21 a	5.97±0.29 a	3.49±0.20 a
pH del medio						
pH5	19.59±6.14 a	16.89±5.15 a	19.60±5.82 a	1.84±0.58 a	2.38±0.71 a	1.50±0.45 a
pH6.5	19.46±7.06 a	17.33±6.25 a	17.99±6.39 a	1.86±0.65 a	2.52±0.90 a	1.44±0.50 a
pH8	18.46±6.08 a	15.51±4.97 a	19.57±6.00 a	1.77±0.57 a	2.34±0.72 a	1.42±0.41 a
Tratamientos						
ApH5	3.07±1.17 b	3.26±1.15 b	5.06±1.99 b	0.28±0.11 b	0.48±0.17 b	0.35±0.15 b
ApH6.5	1.09±0.65 b	1.15±0.58 b	2.09±1.28 b	0.14±0.07 b	0.19±0.10 b	0.17±0.09 b
ApH8	2.81±0.98 b	3.34±1.27 b	5.18±1.78 b	0.29±0.11 b	0.54±0.22 b	0.35±0.12 b
TpH5	8.19±1.43 b	7.01±1.36 b	8.24±1.49 b	0.81±0.13 b	1.04±0.18 b	0.68±0.11 b
TpH6.5	5.08±0.31 b	4.54±0.32 b	5.20±0.45 b	0.55±0.05 b	0.67±0.05 b	0.49±0.04 b
TpH8	6.13±1.21 b	5.42±0.80 b	6.63±0.84 b	0.66±0.10 b	0.88±0.15 b	0.61±0.06 b
EpH5	47.51±4.14 a	40.40±3.05 a	45.51±5.39 a	4.44±0.53 a	5.63±0.48 a	3.47±0.47 a
EpH6.5	46.42±2.91 a	46.31±2.83 a	46.67±5.83 a	4.88±0.20 a	6.70±0.33 a	3.68±0.44 a
EpH8	52.21±3.37 a	37.77±4.64 a	46.89±4.28 a	4.36±0.36 a	5.60±0.57 a	3.32±0.10 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

En cuanto a la morfología de las plantas de tomate en los muestreos a 45 y 60 días después de siembra se expresa un cambio drástico con la aplicación de P a través del encapsulado. El cambio se puede observar desde periodos cortos de deficiencia, los cuales se agravan con el pasar del tiempo. Mollier y Pellerin (1999) encontraron un efecto negativo en plantas de maíz con tan solo 16 días de privación de P; se observó una disminución en la masa seca por planta, menor número y tamaño de hojas traducido en menor área foliar, y un posterior efecto en la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (PAR), con una disminución de variables mayor al 300%. A pesar de que la raíz se expande por un pequeño periodo por una deficiencia menor, la prolongación se traduce como un menor crecimiento posterior, con lo cual las estrategias de la planta para la obtención de nutrientes son insuficientes para contrarrestar la deficiencia.

Las variables fisiológicas medidas con el IRGA como la tasa de asimilación de CO₂, la conductancia estomática, así como la transpiración resultaron similares en los muestreos de la primera etapa, en donde el suministro de P a través del encapsulado tuvo impacto positivo en las plantas, resultados mostrados en Cuadro 11 y las Figuras 12, 13 y 14; sin embargo, el pH de la solución de riego no mostró haber afectado a las plantas en la mayoría de las variables medidas, salvo en la tasa de asimilación de CO₂ a 500 micromoles de PAR. Algunos resultados similares se pueden encontrar en los experimentos de Longstreth y Nobel (1980) los cuales también demuestran menores tasas de fotosíntesis cuando hay deficiencia de P en el medio, resultados obtenidos en plantas de maíz y algodón.

El crecimiento y rendimiento de plantas de girasol se asoció con una mayor capacidad fotosintética, eficiencia en el uso de agua y contenido relativo de agua; dichas variables aumentaron cuando fue suplementada con fertilizaciones foliares de KH₂PO₄ disminuyendo el estrés por estos dos elementos, además que los resultados fueron similares cuando había un estrés salino en el medio (Akram y Ashraf, 2011). En otros experimentos relacionados con el estrés de P en plantas, Lima *et al.* (1999) indicaron una disminución de la tasa fotosintética cuando plantas de frijol fueron sometidas a niveles bajos de P (0.5 mol m⁻³) en el medio y sus efectos fueron más elevados cuando se prolongaba la deficiencia. También en plantas de arroz se determinó la tasa fotosintética con diferentes niveles de P; los resultados indican que el estrés por P a pocos días no generó un cambio en la tasa fotosintética debido al desarrollo de “mecanismos fotoprotectores” desarrollados por la planta, sin embargo, el efecto de la deficiencia por periodos prolongados provocó una reducción en las tasas fotosintéticas (Xu *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos por la interacción de los factores muestran diferencias en las medias (Figura 12, 13 y 14), sin embargo, el encapsulado ocasionó medias mayores regularmente en cualquiera de los pH. También en tratamientos relacionados con el encapsulado se mostró un aumento en las medias de variables obtenidas con el IRGA cuando hubo un aumento en la intensidad de PAR, mientras que en los testigos se mostraron algunos descensos a mayor intensidad.

Cuadro 11. Asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P y diferente pH de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).

	Tratamientos	Intensidad PAR ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)		
	Factor fertilización	250	500	700
Tasa de asimilación de CO₂ ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	A	4.55±1.10 b	6.35±1.41 b	7.31±1.68 b
	T	5.40±0.91 b	5.96±1.37 b	7.04±1.71 b
	E	9.67±0.37 a	15.66±0.63 a	19.44±0.69 a
	pH de fertirriego			
	5	7.70±1.02 a	10.88±1.27 a	12.90±1.66 a
	6.5	4.93±1.10 a	6.96±2.19 b	8.33±2.63 a
	8	7.61±0.96 a	10.13±1.60 ab	12.55±2.12 a
	Conductancia estomática ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	A	0.12±0.03 a	0.12±0.03 b
T		0.16±0.03 a	0.12±0.03 b	0.13±0.03 b
E		0.19±0.01 a	0.23±0.01 a	0.24±0.01 a
pH de fertirriego				
5		0.18±0.02 a	0.17±0.02 a	0.17±0.02 a
6.5		0.13±0.02 a	0.14±0.03 a	0.14±0.03 a
8		0.17±0.03 a	0.16±0.03 a	0.17±0.03 a
Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		A	2.90±0.46 a	2.92±0.49 ab
	T	2.63±0.46 a	1.89±0.29 b	1.97±0.31 b
	E	2.13±0.07 a	3.69±0.09 a	4.04±0.10 a
	pH de fertirriego			
	5	2.89±0.40 a	3.01±0.35 a	3.15±0.38 a
	6.5	2.13±0.26 a	2.38±0.39 a	2.44±0.43 a
	8	2.64±0.45 a	3.10±0.42 a	3.29±0.46 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

El suministro adecuado de P en plantas se puede expresar en concentraciones mayores de este elemento en diferentes partes de la planta, así como una mayor fijación fotosintética de CO₂ y translocación de asimilados de una manera considerable en comparación con aquellas plantas que son expuestas a déficits de P (Bender *et al.*, 1986). En contraparte una deficiencia de P en plantas puede tener como consecuencia una baja en la actividad fotosintética, conductancia estomática y tasa de transpiración; la intensidad con la que estos procesos pueden reaccionar de manera inadecuada dependerá de la especie en cuestión y de las estrategias que esta pueda desarrollar para incrementar la obtención de P (Veronica *et al.*, 2017).

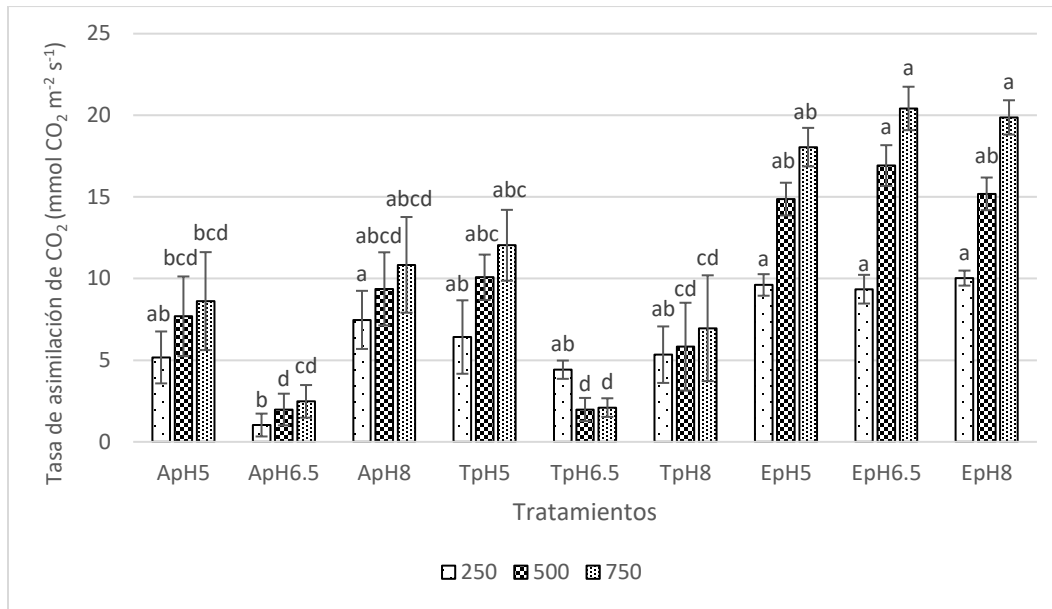


Figura 12. Tasa de asimilación de CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

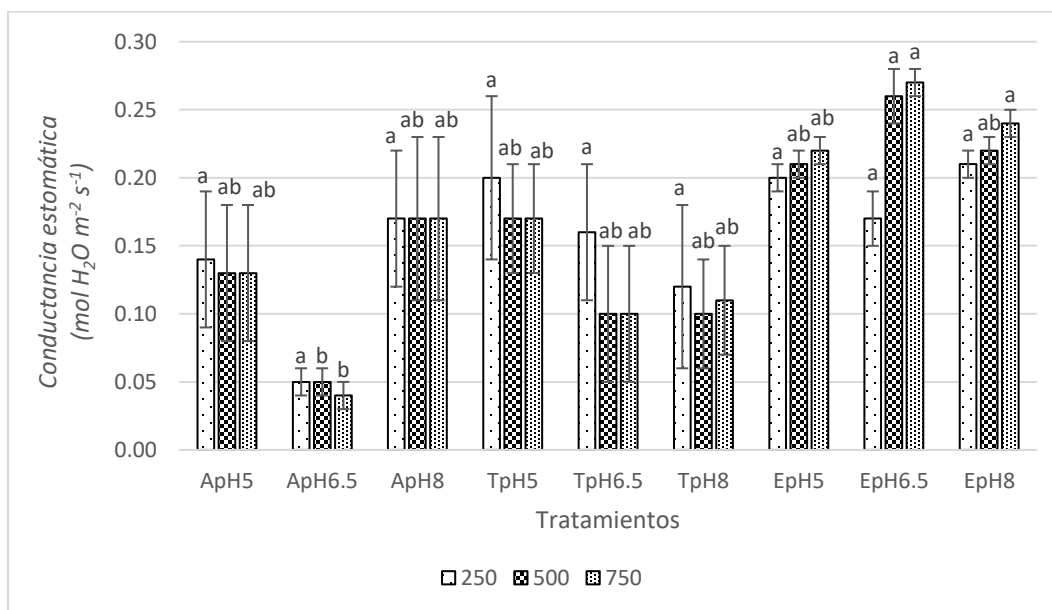


Figura 13. Conductancia estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

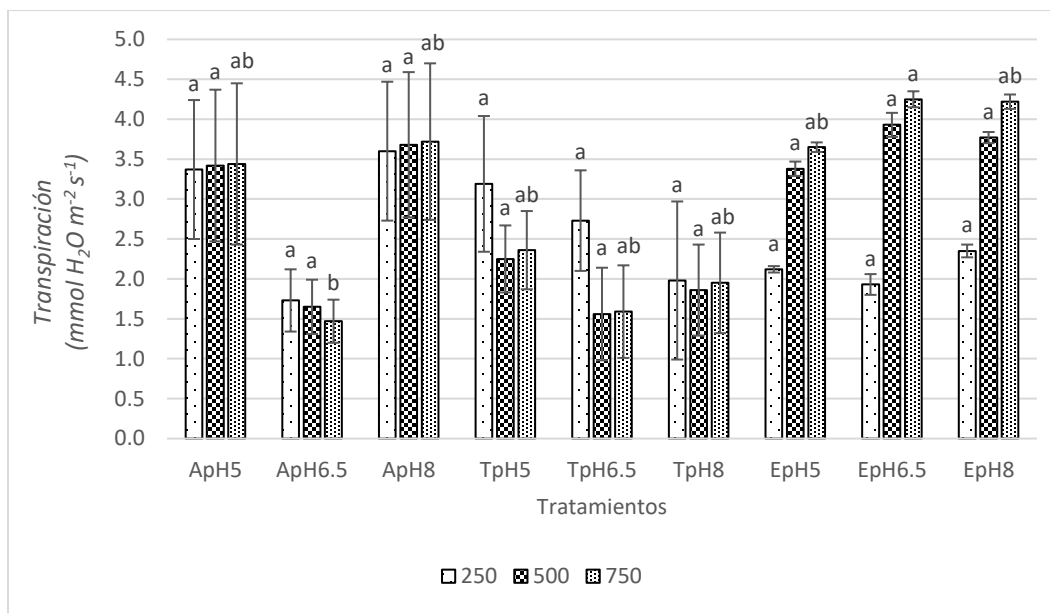


Figura 14. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización y pH en fertirriego. Segundo muestreo a 60 dds, primera etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de la solución de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

La fijación de carbono relacionada con la fotosíntesis así como el uso eficiente de agua relacionado a la conductancia estomática y la transpiración son mecanismos precursores de otras vías biosintéticas como la formación de los aminoácidos necesarios para formar componentes básicos en las plantas. Una efectiva asimilación de nutrientes también influenciada por un buen funcionamiento fotosintético y viceversa mantendrán plantas con mayor vigor, mayor cantidad de brotes, hojas con buena actividad fotosintética y buenas funciones metabólicas encaminadas a una buena producción (Lewis *et al.*, 2000).

Aunque aún no se entiende a profundidad la relación de la conductividad hidráulica de la raíz y la conductancia estomática en la parte aérea de las plantas, se ha encontrado una disminución de estas dos variables cuando las plantas se exponen a deficiencias de nutrientes como N, P y S, valores similares a los obtenidos en el Cuadro 11 y Figuras 12, 13 y 14, siendo estos efectos más notables en plantas que se encuentran en etapas tempranas de crecimiento. Si bien las respuestas de la planta muestran cambios en las relaciones hídricas y control de agua cuando se encuentran con deficiencias de nutrientes prolongadas, se desconoce el tiempo y la forma en la que el estrés de nutrientes expresa una respuesta hídrica en las plantas (Clarkson *et al.*, 2000).

En cuanto a los parámetros medidos con el IRGA en relación a la primera etapa en general se puede observar que el tratamiento que corresponde con la aplicación del encapsulado provocó las medias más altas para asimilación de CO₂, sin importar la hora de levantamiento de datos en el caso del primer muestreo, o aumento de la intensidad de luz PAR como el caso del segundo muestreo a los 60 días después de siembra, además en tratamientos sin P se puede observar una respuesta de menor incremento para diferentes horas e intensidades de PAR, y en algunos casos como el tratamiento ApH8 del primer muestreo y TpH6.5 del segundo muestreo se observan medias más bajas a intensidades que van en aumento.

6.1.3 Determinación de NPK en sustrato y tejido vegetal en plantas de tomate.

La capacidad de fertilizantes encapsulados de liberar elementos como NPK depende en gran medida de las características de la matriz en la que se encuentren y del porcentaje de masa que representa dicha matriz del total del formulado (Qiao *et al.*, 2016; Tomaszewska y Jarosiewicz, 2004). Los resultados de acumulación de P (Cuadro 12) en los tejidos de las plantas de la primera etapa muestran que la aplicación de encapsulado incrementó los niveles de P total en comparación con los obtenidos por los dos testigos; dichos testigos mostraron cantidades de P iguales provenientes del sustrato por su composición. Esta acumulación de P, hasta de 7 veces, indicó de forma indirecta que el P fue liberado del encapsulado al sustrato y luego absorbido por las plantas.

Sin embargo, la concentración de P en tejidos no fue alterada por el factor pH, lo que permitió inferir que el encapsulado no sufre modificaciones funcionales provocadas por el pH de la solución de fertirriego.

De acuerdo a Macfarlane y Walmsley (1977), el “P óptimo” en plantas de tomate es aquel que es agregado para producir una concentración de 0.2 µg por ml de solución en el suelo; esta concentración permitirá un crecimiento máximo. Zhang *et al.* (2007) encuentran que 50 u 82 mg de P (valores Olsen) por kg en el suelo alcanzan el 85 o 95% de rendimiento máximo en plantas de tomate; este experimento fue llevado en un suelo calcáreo. Para plantas de tomate en invernadero Zhang *et al.* (2010) estiman que el valor ideal para fertilización de P alcanza los 90 mg kg⁻¹, relacionándose esto con mejoras en la producción. Sin embargo, también se ha determinado que valores por arriba de 230.64 mg kg⁻¹ provocan un efecto opuesto debido al alto contenido de P en el suelo mermando la producción.

Cada maceta usada en este estudio fue de 1 L y contenía una cantidad de sustrato en seco de 130 g en promedio (sustrato turba en cantidad de 70% y perlita en un 30% v/v); lo que es equivalente a 13% de 1 Kg. Por lo cual los valores de P por maceta corresponden a 13 % de los valores presentados por kilogramo, por lo cual los valores corresponden a 43.9 mg de P por maceta para el tratamiento A, 39 mg de P por maceta para T y 302.25 mg de P por maceta para E.

Cuadro 12. Porcentaje total de P en sustrato y NPK de tejido foliar en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización de P y pH en la solución de fertirriego (primera etapa).

Concentración Total de Nutrientes				
	Sustrato	Foliar		
Tratamientos	P (mg/kg)	P (mg/kg)	K (%)	N (%)
Tipo de fertilización fosforada				
A	333±14 b	1541±130 b	3.96±0.28 ab	3.85±0.27 a
T	300±0 b	2266±557 b	4.10±0.16 a	3.11±0.41 b
E	2325±139 a	8683±357 a	3.56±0.09 b	3.79±0.17 a
pH del medio				
pH5	891±263.27 a	4133±996 ab	4.04±0.15 a	4.07±0.47 a
pH6.5	1041±323.21 a	3491±951 b	3.54±0.20 a	3.98±0.18 a
pH8	1025±298.51 a	4866±1132 a	4.04±0.22 a	3.67±0.26 a
Tratamientos				
ApH5	300±0 b	1850±95 b	4.42±0.25 ab	3.83±0.33 a
ApH6.5	300±0 b	1125±85 b	2.89±0.31 c	3.78±0.47 a
ApH8	400±0 b	1650.00±278.39 b	4.58±0.33 a	3.92±0.27 a
TpH5	300±0 b	1800.00±351.19 b	3.88±0.33 abc	3.39±0.24 a
TpH6.5	300±0 b	1475.00±103.08 b	4.22±0.21 ab	3.45±0.24 a
TpH8	300±0 b	3525.00±1574.47 b	4.21±0.34 ab	3.91±0.24 a
EpH5	2075±249 a	8750.00±352.37 a	3.82±0.11 abc	4.50±0.24 a
EpH6.5	2525±221 a	7875.00±554.34 a	3.53±0.12 abc	3.55±0.24 a
EpH8	2375±259 a	9425.00±756.50 a	3.33±0.14 bc	4.03±0.24 a

La descripción de los tratamientos representa el tipo de material en cuestión (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y el pH de fertirriego. Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Si comparamos los valores obtenidos en sustrato para este experimento con los establecidos por Zhang *et al.* (2010) en cuanto a valores óptimos de P podemos observar que el encapsulado produjo plantas con valores mayores a los 90 mg por maceta; una maceta de un litro conteniendo suelo de densidad de 1 g cm^{-3} tendría un peso de 1 Kg por maceta lo que equivaldría a 90 mg de P por maceta, relacionando esto con lo expuesto por Zhang *et al.* (2010). Inclusive estuvieron un poco por encima del valor máximo que establecen estos mismos autores para evitar algún daño por

mayor contenido de P. Las cantidades obtenidas en sustrato para los testigos muestran valores menores a los indicados como óptimos por Zhang *et al.* (2010) y Zhang *et al.* (2007).

Devau *et al.* (2009) muestran a través de modelos obtenidos que el impacto del pH en la disponibilidad de P será variable de acuerdo con el tipo de suelo y tipo de arcilla que se encuentre en el medio; la ilita y la goetita muestran tener poca variación en absorbancia de P a diferente pH. Nuestro medio compuesto de sustrato (turba y perlita) resultó tener una cantidad de P estadísticamente igual cuando este fue aplicado a través del encapsulado y expuesto a diferentes pH's.

El factor pH por si solo también mostró una tendencia a generar mayores medias en pH de 5 y 8, sin embargo esta diferencia no fue significativa en las pruebas estadísticas y no se tradujo en un cambio significativo para variables indicadoras de crecimiento y biomasa, así como de variables obtenidas con el IRGA. En la interacción de factores se puede observar que en los niveles de pH extremos (5 y 8) se encuentran las medias mayores para los tres tipos de fertilización; pudiéndose notar que la exposición a pH 8 generó plantas con valores de P mayores que a pH 5 y estos a su vez mayores a los que se presentan con 6.5.

El muestreo hecho por Sobulo *et al.* (1975) en plantas de tomate a la octava semana después de siembra mostró que los niveles críticos de N-P-K en las hojas fueron alrededor del 0.4% de NO₃-N, 0.4% de P y 4% de K, descubriéndose también que se presentaban deficiencias cuando los niveles de estos tres elementos fueron inferiores a 0.1, 0.15 y 2%. Awad *et al.* (1990) encontraron que valores de 2.4 y 3 g kg⁻¹ de P en las hojas de tomate se relacionaban con un incremento del 50% en comparación con 1.8 g kg⁻¹, esto en condiciones de suelo salino. Adekiya y Agbede (2009) también encontraron que el mayor contenido de N-P-K en muestras foliares de tomate se pueden obtener al fertilizar con 150 kg ha⁻¹ de NPK más 10 toneladas de estiércol; en los resultados se expone contenidos foliares de 5.8 g kg⁻¹ de N, 6.3 g kg⁻¹ de P y 3.9 g kg⁻¹ de K; los valores de P en suelo llegaban a los 43.9 mg kg⁻¹.

El NPK de las muestras foliares exponen diferencias de comportamiento de acuerdo a los diferentes factores (Cuadro 12); los resultados foliares muestran diferencias significativa para P con la aplicación del encapsulado, alcanzando valores superiores a los reportados por Sobulo *et al.* (1975), Awad *et al.* (1990) y Adekiya y Agbede (2009), dichos valores son más altos con la

interacción de pH 8. Los valores alcanzados para N y K no establecen diferencias marcadas en las diferentes condiciones y son más similares a los valores encontrados por Sobulo *et al.* (1975), y por debajo de los encontrados en N e iguales para K comparados con los de Adekiya y Agbede (2009).

En N total (%) se puede observar que no hay diferencia significativa en la interacción de factores, inclusive con la aplicación del encapsulado, sin embargo se puede notar que con la presencia de matriz de almidón sola o con el encapsulado los valores foliares muestran un ligero aumento en los pH's extremos (5 y 8), mientras que en el testigo absoluto el incremento de N foliar incrementa con el pH, sugiriendo una modificación de disponibilidad de N con la presencia de la matriz.

En cuanto al K total (%) foliar las variaciones resultaron estadísticamente diferentes, ya que esta vez la matriz generó los valores más altos, inclusive mayores a la aplicación del encapsulado y el otro testigo, además de mostrar valores mayores en pH's extremos (5 y 8). El testigo sin matriz ni encapsulado muestra un aumento de K foliar de acuerdo al aumento del pH del medio, mientras que en plantas con aplicación del encapsulado se observa que la absorción de K es menor cuando se aumentó el pH del medio, sugiriendo que la matriz pudo haber estado involucrada en aumentar la disponibilidad de K que es absorbido por la planta, o bien se pudo presentar un efecto de dilución, con el cual las plantas que acumularon más biomasa generaron menor concentración de K.

6.2 Segunda etapa: impacto del fertilizante encapsulado sobre el establecimiento de la simbiosis micorrícica.

La literatura expone grandes beneficios por el uso de HMA en sistemas agrícolas, generando investigación que demuestra cómo las plantas obtienen mejoras significativas cuando el medio en el que se encuentran contiene estos hongos. Se pueden citar mejoras en crecimiento, obtención de nutrientes, mejor actividad fotosintética y movimiento de agua, menor infección patogénica en las plantas con las cuales generan simbiosis, entre otras mejoras (Newsham *et al.*, 1995).

Se destaca entre estas mejoras una mayor absorción de P por las plantas cuando están en simbiosis con los HMA en comparación con aquellas que no lo están, mejorándose así todas aquellas funciones dependientes del elemento y haciéndose notar muchas mejoras fisiológicas

como mayor crecimiento de tallos, hojas, raíces y la biomasa en general, así como metabólicas y fotosintéticas. Dichas mejoras pueden ser observadas en gran diversidad de especies de plantas como hortalizas, pastizales, gramíneas, leguminosas, etcétera, mencionándose algún grado de especificidad entre los simbiontes (Eom *et al.*, 2000; Jeffries *et al.*, 2003).

Si bien una cantidad óptima de P en el medio hará que las plantas tengan un mejor crecimiento y desarrollo, también podemos encontrar que hay una supresión de la colonización de HMA cuando hay mayor presencia de P en el medio; la escasez de P dará como resultado una mejor colonización de HMA y a través de esta simbiosis la planta podrá obtener este elemento que se pueda encontrar insoluble o lejos de su alcance (Schroeder y Janos, 2004).

El efecto de estos hongos en tomate ha sido estudiada, y algunos resultados demuestran que una buena colonización de HMA se puede traducir en mejoras como mayor resistencia al trasplante y mayor biomasa de raíces (Oseni *et al.*, 2010), aumento de nutrientes como P y Zn en plantas (Ortas *et al.*, 2013), aumento en el contenido de pigmentos fotosintéticos, azúcares y proteínas, protección a bajas temperaturas, mayor actividad de enzimas antioxidantes en las hojas (Latef y Chaoxing, 2011), mayor masa seca de plantas con aumento hasta de un 243% (Sylvia *et al.*, 2001), mayor obtención de nutrientes y mejor rendimiento de frutos en condiciones salinas (Al-Karaki, 2006; Nzanza *et al.*, 2012), estimulación de crecimiento general de la planta y mejor actividad fotosintética (de Groot *et al.*, 2003; Dell'Amico *et al.*, 2002), aumento en metabolitos secundarios y compuestos volátiles (Hart *et al.*, 2015).

6.2.1 Primer muestreo (30 días después de siembra)

El uso del encapsulado para esta segunda etapa tuvo un comportamiento similar al de la primera etapa, en el cual las plantas obtuvieron mayores medias para variables indicadoras de crecimiento y de biomasa en comparación con los testigos. Este primer muestreo evidencia que el encapsulado provoca medias mayores en el factor fertilización y en las interacciones sin importar la inoculación o falta de esta en variables indicadoras de crecimiento (Cuadro 13); de igual manera para biomasa (resultados mostrados en el Cuadro 14) el encapsulado generó los resultados más altos en comparación con los testigos, sin importar la inoculación o no con hongos micorrícicos. Para este muestreo la aplicación de la matriz ocasiono resultados menores a los mostrados por el testigo que careció de matriz y de encapsulado.

Cuadro 13. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	11.75±1.1 b	0.49±0.05 b	166.91±46.79 b
T	13.19±0.8 b	0.61±0.03 b	326.35±36.31 b
E	17.06±0.5 a	0.81±0.04 a	593.72±56.59 a
Inoculación			
H+	13.63±1.0 a	0.61±0.06 a	340.41±68.05 a
H-	14.38±0.8 a	0.66±0.04 a	384.24±61.37 a
Tratamientos			
AH+	10.38±1.2 b	0.44±0.04 c	128.38±41.21 c
AH-	13.13±1.8 ab	0.55±0.08 bc	205.44±86.76 c
TH+	12.75±1.3 ab	0.59±0.06 abc	279.65±50.30 bc
TH-	13.63±1.0 ab	0.64±0.03 abc	373.05±46.55 abc
EH+	17.75±0.6 a	0.82±0.07 a	613.22±75.40 a
EH-	16.38±0.9 a	0.80±0.06 ab	574.22±94.88 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Dell'Amico *et al.* (2002) mencionan que en plantas de tomate con asociación micorrícica (con *Glomus clarum*) hay un estímulo en el crecimiento. Se detectó una mayor biomasa aérea y de raíz, además de que se mejoró la actividad fotosintética ($>12 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con radiación PAR de $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y conductancia estomática ($>450 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con radiación PAR de $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), relacionando esto con una mayor conductividad hidráulica. “El efecto beneficioso de la simbiosis en el estado del agua estimuló un mejor crecimiento de plantas”.

La inoculación de *R. intraradices* en plantas de tomate si bien generó medias mayores en variables indicadoras de crecimiento y de biomasa, así como de intercambio de gases cuando está en interacción con una fuente de P (en este caso el encapsulado), la inoculación en factor individual no se tradujo en aumento de medias en las variables mencionadas, sin embargo, si comparamos con los resultados de Dell'Amico *et al.* (2002), en la metodología que utilizaron el inóculo fue mayor y con diferentes características, lo cual dio como resultados una mayor colonización, sugiriendo un aumento en las variables a consecuencia de una mayor colonización.

Cuadro 14. Biomasa de plantas de tomate en 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	2.94±0.98 b	5.09±1.36 b	3.43±1.26 b	0.19±0.06 b	0.42±0.10 c	0.18±0.06 c
T	5.20±0.64 b	7.82±0.92 b	7.54±0.97 b	0.35±0.03 b	1.00±0.10 b	0.45±0.07 b
E	14.81±1.48 a	17.46±1.71 a	13.19±1.61 a	0.78±0.09 a	1.63±0.17 a	0.72±0.09 a
Inoculación						
H+	7.62±1.92 a	9.63±2.16 a	7.31±1.64 a	0.43±0.10 a	0.97±0.19 a	0.47±0.11 a
H-	7.68±1.63 a	10.61±1.67 a	8.80±1.51 a	0.44±0.08 a	1.07±0.17 a	0.42±0.07 a
Tratamientos						
AH+	1.90±0.58 b	3.00±0.81 c	1.72±0.61 b	0.13±0.04 c	0.33±0.09 b	0.10±0.04 c
AH-	3.97±1.85 b	7.18±2.25 c	5.14±2.25 ab	0.25±0.11 c	0.52±0.17 b	0.27±0.11 bc
TH+	5.02±0.96 b	7.26±1.54 c	7.52±0.32 ab	0.33±0.03 bc	0.89±0.15 ab	0.46±0.13 abc
TH-	5.38±1.00 b	8.37±1.17 bc	7.56±0.53 ab	0.38±0.05 bc	1.11±0.11 ab	0.43±0.07 abc
EH+	15.93±1.75 a	18.63±2.20 a	12.69±2.25 a	0.85±0.09 a	1.70±0.24 a	0.86±0.11 a
EH-	13.70±2.52 a	16.29±2.81 ab	13.68±2.63 a	0.71±0.15 ab	1.57±0.28 a	0.58±0.12 ab

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

La tasa de asimilación de CO₂ en este muestreo marco diferencia significativa con la aplicación de encapsulado en plantas de tomate, mientras que los testigos mostraron igualdad estadística; para conductancia estomática se mostraron similares resultados y para transpiración se observó igualdad estadística en casi todos los casos. El factor de inoculación de hongos en plantas de tomate no produjo algún efecto en variables tomadas con el IRGA (Cuadro 15 y Figuras 15 16 y 17) al igual que para las variables fisiológicas y de biomasa, observándose igualdad estadística en los tratamientos con o sin la inoculación para este muestreo.

Cuadro 15. Asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 30 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Primer muestreo (segunda etapa).

<i>Tasa de asimilación de CO₂</i> (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	2.13±0.86 b	3.97±1.20 b	4.22±1.02 b
	T	1.81±0.84 b	3.06±0.99 b	3.02±1.11 b
	E	6.18±0.39 a	8.75±0.77 a	8.26±0.78 a
	Inoculación			
	H+	3.21±0.85 a	5.30±1.18 a	5.15±1.05 a
	H-	3.53±0.72 a	5.22±0.89 a	5.19±0.92 a
<i>Conductancia estomática</i> (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	0.12±0.02 b	0.09±0.02 b	0.07±0.01 a
	T	0.11±0.02 b	0.10±0.02 b	0.09±0.02 a
	E	0.19±0.01 a	0.17±0.02 a	0.13±0.02 a
	Inoculación			
	H+	0.15±0.02 a	0.12±0.02 a	0.10±0.02 a
	H-	0.13±0.01 a	0.12±0.01 a	0.10±0.01 a
<i>Transpiración</i> (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	3.02±0.35 a	2.56±0.33 b	2.22±0.30 a
	T	2.97±0.54 a	2.80±0.55 ab	2.61±0.55 a
	E	4.24±0.25 a	4.10±0.33 a	3.57±0.36 a
	Inoculación			
	H+	3.52±0.42 a	3.14±0.46 a	2.76±0.44 a
	H-	3.30±0.26 a	3.16±0.28 a	2.84±0.28 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

La interacción de factores de fertilización e inoculación muestra tendencia de medias superior para parámetros del IRGA en la aplicación del encapsulado con P (Figuras 15, 16 y 17), aunque no una diferencia marcada por la aplicación de HMA con medición a diferentes intensidades y en diferentes épocas de crecimiento. Las medias más bajas se siguieron obteniendo como en la primera etapa con el tratamiento con la pura matriz de almidón para variables indicadoras de crecimiento, de biomasa y algunas variables de intercambio de gases en comparación con los otros dos tratamientos inclusive con aquel que careció del encapsulado y de la matriz (tratamiento absoluto) marcando una diferencia significativa con pruebas estadísticas ($p\leq 0.05$).

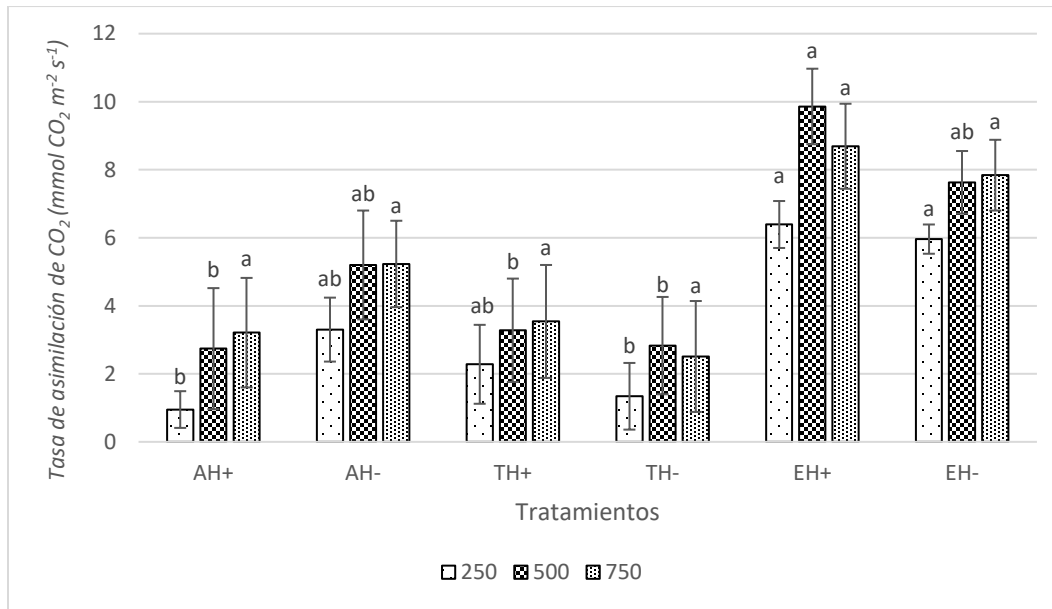


Figura 15. Tasa de asimilación de CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻² s⁻¹; B: 500 μmol m⁻² s⁻¹; C: 750 μmol m⁻² s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

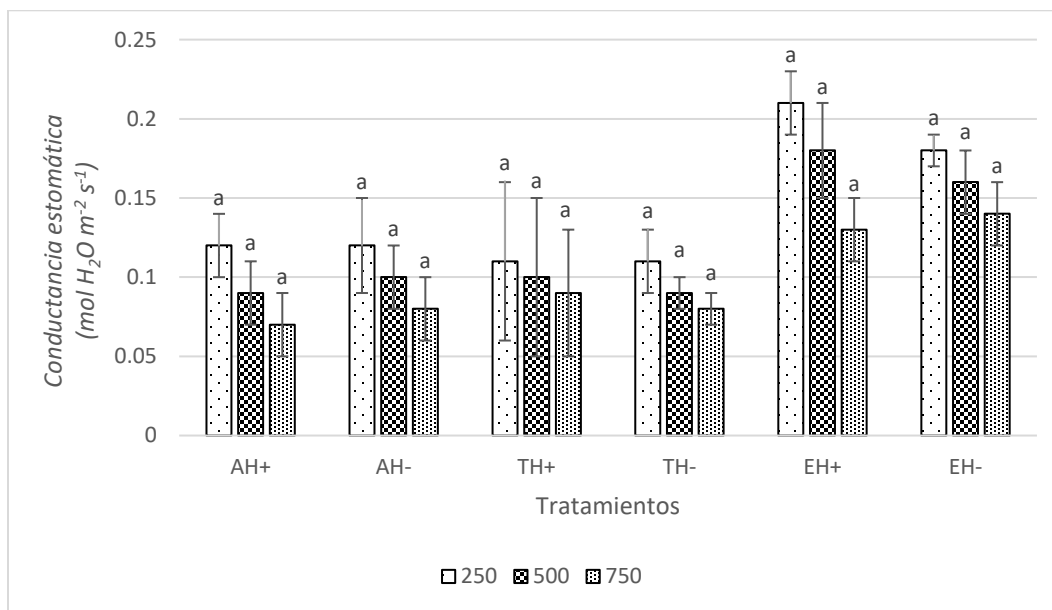


Figura 16. Conductancia estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻² s⁻¹; B: 500 μmol m⁻² s⁻¹; C: 750 μmol m⁻² s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

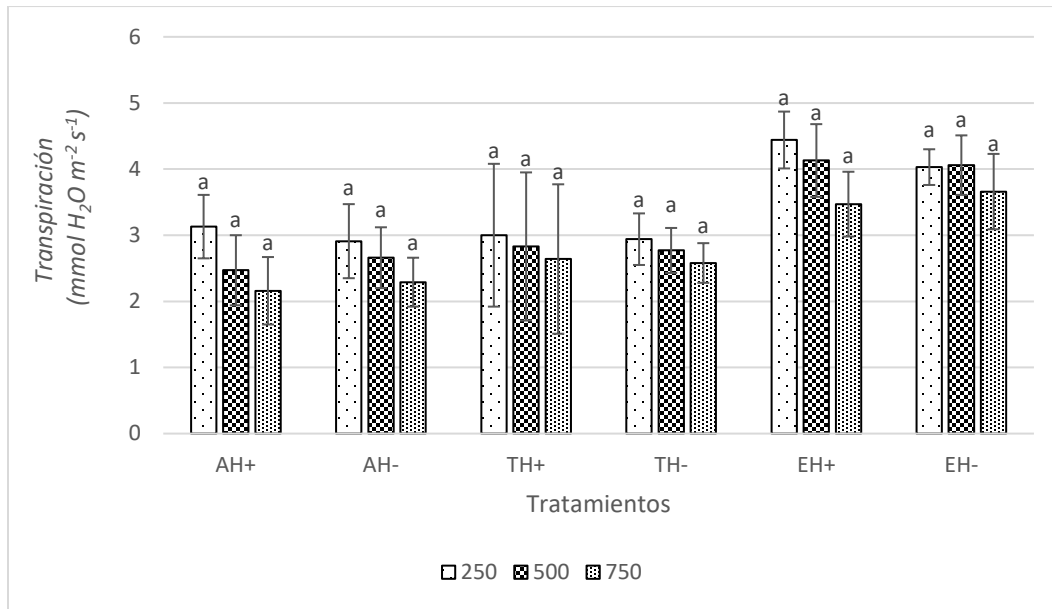


Figura 17. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Primer muestreo a 30 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

De acuerdo a Ruiz-Lozano *et al.* (1996) la tasa de transpiración, el intercambio de CO_2 y el uso eficiente del agua pueden verse beneficiados con la colonización de HMA en las plantas, además se puede obtener una mejora en la absorción de nutrientes y resistencia de plantas a condiciones salinas del medio; plantas colonizadas con HMA y en condiciones de baja disponibilidad de P pueden obtener resultados iguales o ligeramente menores a plantas con condiciones óptimas de P, siendo estos resultados variables de acuerdo a las especies en simbiosis, así como las condiciones del medio.

Los resultados en esta investigación muestran que en las plantas de tomate con colonización de *R. intraradices* a través del tiempo adquirieron un comportamiento similar a aquellas que no fueron colonizadas; si bien se observa que hay colonización en las plantas a diferentes grados de acuerdo al abasto de P a través del encapsulado o deficiencia del elemento en los testigos, no se tradujo esta colonización en una mayor promoción de las variables medidas, sin embargo la comparación con otros autores se distingue en el tipo de inóculo y cantidad del mismo que mostraron una mayor colonización y que a su vez produjo promoción de crecimiento y aumento de biomasa del cultivo, así como aumento de medias en las variables de intercambio de gases.

6.2.2 Segundo muestreo (42 días después de siembra)

Al igual que en el primer muestreo de esta etapa se puede observar que el factor inoculación no tuvo efectos significativos ($p \leq 0.05$) para variables fisiológicas, de biomasa y de intercambio de gases (Cuadro 16).

Cuadro 16. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 42 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	30.00±1.97 b	0.67±0.06 c	579.2±72.57 b
T	37.70±1.01 a	0.89±0.05 b	826.92±44.63 b
E	41.10±1.32 a	1.22±0.05 a	2281.83±155.18 a
Inoculación			
H+	35.20±1.91 a	0.94±0.08 a	1273.88±240.27 a
H-	37.33±1.45 a	0.91±0.07 a	1184.75±189.75 a
Tratamientos			
AH+	28.00±3.49 c	0.61±0.05 d	484.11±89.30 b
AH-	32.00±1.82 bc	0.73±0.10 cd	674.29±1.05.86 b
TH+	37.90±1.86 ab	0.94±0.08 bc	842.37±45.58 b
TH-	37.50±1.04 ab	0.84±0.06 cd	811.46±82.26 b
EH+	39.70±1.71 ab	1.27±0.05 a	2495.15±144.04 a
EH-	42.50±2.00 a	1.17±0.08 ab	2068.51±254.67 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Para altura, diámetro de tallo, área foliar y peso fresco y seco de material (Cuadro 16 y 17) se observa la constancia de valores mayores en tratamientos relacionados con el encapsulado, ya sea en comparación de las intersecciones de factores o comparando los factores individualmente; los tratamientos que pertenecieron a la aplicación de la matriz y los que carecieron de la matriz y del encapsulado muestran igualdad estadística en las mismas variables, aunque el tratamiento con matriz añadida tiende a tener los valores más bajos en medias de estas variables.

La altura de las plantas de tomate en los muestreos en el transcurso de los días (exceptuando al primer muestreo a 30 días) alcanza en todos los tratamientos medias similares o no se ven influidas por la aplicación de P a través del encapsulado traduciéndose en nula promoción para esta

variable. Sin embargo, el área foliar y el diámetro de tallo fue altamente influenciado cuando hay P o carencia de este elemento. En experimentos de Dussán *et al.* (2016) se obtuvieron similares resultados en plantas de guayaba, en las cuales la carencia de P no provocaba medias más bajas para altura cuando había carencia de P, siendo más afectadas otras variables fisiológicas y de calidad de fruto por la deficiencia a 98 días después de trasplante. También en plantas de tomate Mohammad *et al.* (1998) no encontraron diferencias importantes en cuanto a altura de plantas cuando había diferentes dosis de P en el medio. Sin embargo, en los experimentos citados si bien la altura no obtuvo diferencias, algunas otras variables indicadores de crecimiento si se vieron afectadas dando una apariencia raquítica general de la plantas.

Cuadro 17. Biomasa de plantas de tomate en 42 días después de la siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	16.54±2.45 b	18.43±2.49 b	21.58±3.12 c	1.52±0.25 c	2.51±0.38 c	1.14±0.21 b
T	26.80±1.93 b	27.51±1.87 b	33.43±2.14 b	3.02±0.23 b	4.11±0.32 b	1.89±0.16 b
E	82.92±5.01 a	80.69±5.93 a	46.29±2.65 a	8.61±0.58 a	10.97±0.78 a	4.92±0.80 a
Inoculación						
H+	44.24±9.14 a	43.73±9.26 a	33.42±4.19 a	4.52±0.97 a	6.02±1.23 a	3.05±0.78 a
H-	39.93±7.24 a	40.69±6.40 a	34.11±2.48 a	4.25±0.76 a	5.70±0.88 a	2.24±0.24 a
Tratamientos						
AH+	14.55±3.77 b	14.77±2.90 b	16.92±2.88 c	1.20±0.32 b	1.90±0.36 b	0.85±0.23 c
AH-	18.53±3.29 b	22.08±3.58 b	26.25±4.97 bc	1.84±0.37 b	3.11±0.58 b	1.42±0.32 bc
TH+	28.18±2.92 b	26.35±1.98 b	31.89±3.55 bc	3.03±0.33 b	4.03±0.44 b	1.63±0.21 bc
TH-	25.42±2.71 b	28.66±3.34 b	34.97±2.60 b	3.01±0.36 b	4.18±0.52 b	2.15±0.19 bc
EH+	89.99±6.79 a	90.07±8.07 a	51.46±3.62 a	9.32±0.78 a	12.13±1.05 a	6.69±1.12 a
EH-	75.84±6.48 a	71.31±7.01 a	41.12±2.26 ab	7.90±0.82 a	9.80±0.99 a	3.16±0.30 b

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

En tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración (Cuadro 18; Figuras 18, 19 y 20) se muestra que la aplicación del encapsulado en macetas provoca valores mayores para estas variables y un aumento proporcional con mayores intensidades de PAR. En los testigos se puede observar que la tasa de asimilación de CO₂ también fue en aumento con mayor intensidad

de PAR mientras que para conductancia y transpiración en los testigos sin encapsulado disminuyeron sus valores de acuerdo al aumento de PAR.

El factor inoculación no mostró ningún cambio significativo estadístico para variables en este segundo muestreo ($p>0.05$), dándose diferencias de acuerdo al factor fertilización relacionada con la aplicación de P en el encapsulado o la falta de este en los testigos. La respuesta de plantas al aumento en las intensidades de PAR en el equipo IRGA fueron similares en los diferentes muestreos, en el cual el encapsulado que proporcionó P ocasionó las medias más altas a diferentes intensidades en comparación a los otros tratamientos, los cuales también aumentaron con mayor intensidad de PAR, aunque no de una manera comparativa a aquellas plantas que correspondían al tratamiento con el encapsulado.

Cuadro 18. Asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración en plantas de tomate a 42 días después de la siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Segundo muestreo (segunda etapa).

<i>Tasa de asimilación de CO₂</i> (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	4.03±1.13 a	9.01±1.98 b	9.97±2.28 b
	T	5.79±0.65 a	11.04±1.15 b	10.91±1.70 b
	E	6.99±0.80 a	17.95±0.59 a	23.40±1.25 a
	Inoculación			
	H+	5.99±0.83 a	12.69±1.58 a	14.79±2.17 a
	H-	5.22±0.70 a	12.64±1.41 a	14.72±2.19 a
<i>Conductancia estomática</i> (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	0.22±0.05 b	0.19±0.05 b	0.17±0.04 b
	T	0.25±0.03 b	0.22±0.04 b	0.18±0.04 b
	E	0.49±0.04 a	0.53±0.04 a	0.54±0.05 a
	Inoculación			
	H+	0.31±0.05 a	0.31±0.06 a	0.30±0.06 a
	H-	0.33±0.04 a	0.31±0.05 a	0.29±0.05 a
<i>Transpiración</i> (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	4.51±0.78 b	3.99±0.77 b	3.88±0.75 b
	T	5.01±0.55 b	4.66±0.66 b	4.17±0.76 b
	E	8.29±0.45 a	9.08±0.48 a	9.36±0.61 a
	Inoculación			
	H+	5.64±0.72 a	5.84±0.82 a	5.81±0.89 a
	H-	6.23±0.60 a	5.98±0.77 a	5.79±0.88 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

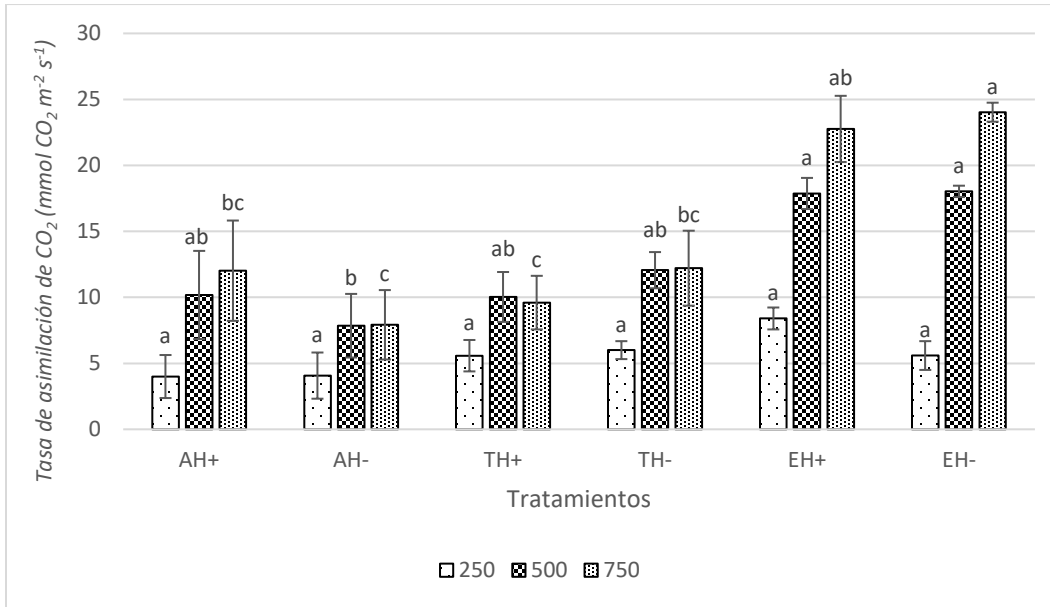


Figura 18. Tasa de asimilación de CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

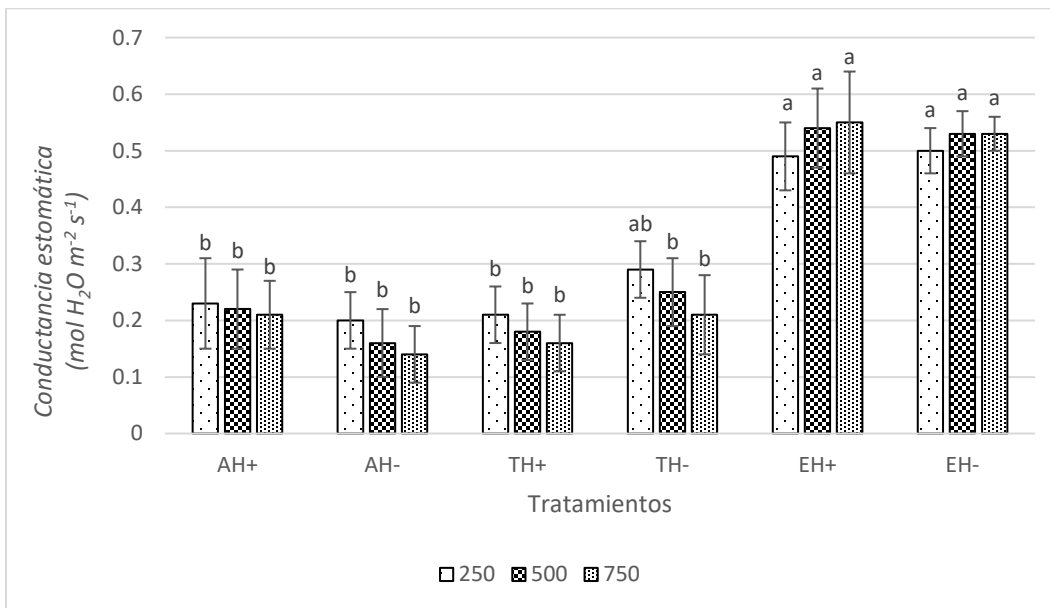


Figura 19. Conductancia estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

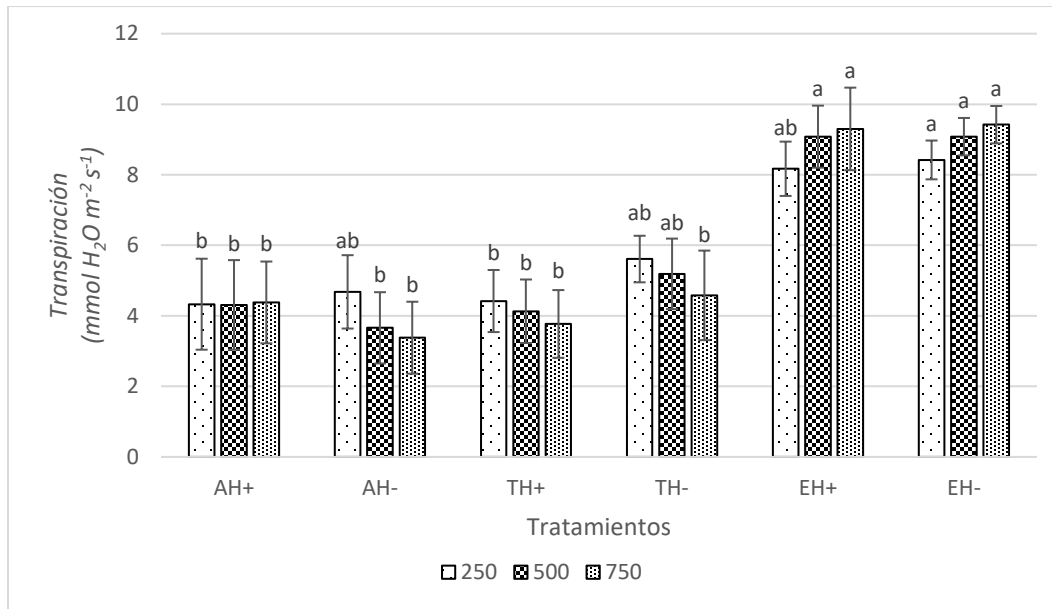


Figura 20. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Segundo muestreo a 42 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

La importancia de las relaciones hídricas y los rasgos fisiológicos en plantas de cebada inoculadas con *R. intraradices* fueron estudiadas por (Li *et al.*, 2014). De acuerdo a estos autores se analizó el crecimiento de brotes y raíces (material seco) a 42 días después de la emergencia de plantas que aunque no se observó una diferencia significativa, la raíz de las plantas presentó mayores medias en comparación con aquellas que no fueron inoculadas, además que la cantidad de P en las plantas de cebada se vio beneficiada con la inoculación de los hongos, inclusive cuando se estableció un régimen de estrés hídrico en el medio.

Dichos resultados son similares a los encontrados aquí con plantas de tomate, donde existió un aumento en las medias de variables indicadoras de crecimiento y biomasa (Cuadro 16 y 17) cuando hay inoculación de HMA y presencia de P a través del encapsulado, resultados que se observan también en el primer muestreo y tienen cierta continuidad en los muestreos posteriores. Inclusive en el contenido de P en sustrato y en plantas (parte foliar) se puede encontrar mayores medias cuando hubo inoculación de HMA y presencia de P a través del encapsulado (Cuadro 24).

Este mismo estudio también muestra variables medidas con el IRGA (tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática, y tasa de transpiración), donde las plantas fueron provistas con

luz PAR de $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con una concentración de CO_2 de 350 g m^{-3} . Los resultados arrojaron una mayor tasa de asimilación de CO_2 cuando las plantas eran inoculadas con HMA, además la conductancia estomática y la transpiración también mostraron la misma tendencia aunque no con diferencias significativas en todas las condiciones.

El muestreo realizado en plantas de tomate tanto a los 30 como a los 42 días mostraron que hay mayores medias en las variables tomadas con el IRGA cuando hubo inoculación de HMA y presencia de P a través del encapsulado en las tres diferentes intensidades de PAR (Figura 15, 16, 17, 18, 19 y 20), sin embargo no hay diferencias estadísticas significativas; dicho comportamiento es repetido en el tercer muestreo realizado a los 54 días después de siembra.

Los testigos muestran valores menores a los obtenidos con el encapsulado en estas mismas variables tomadas con el IRGA en el factor fertilización; el factor inoculación muestra medias mayores cuando no existe la inoculación hasta este punto.

6.2.3 Tercer muestreo (54 días después de siembra)

La altura de las plantas de tomate en el tercer muestreo fue similar sin diferencias significativas en la mayoría de los tratamientos, sin embargo en diámetro de tallo, área foliar, y pesos frescos y secos de las plantas (Cuadro 19 y 20) el encapsulado resultó por encima de los demás tratamientos, mostrándose un mayor vigor y acumulación de biomasa por la liberación de P a través del encapsulado; la comparación de medias entre testigos sin encapsulado muestra igualdad para los tratamientos siendo ligeramente mayores los resultados para el testigo sin matriz y sin encapsulado.

Para variables indicadoras de crecimiento y de biomasa sigue sin tener efecto significativo en las medias el factor inoculación en las plantas a 54 días después de siembra, aunque si se pudieron observar algunas diferencias significativas por este factor para asimilación de CO_2 y conductancia estomática, no siendo así para transpiración en el cual no hubo efecto por la inoculación; ya que se observaron mayores medias cuando no hay inoculación de HMA.

Cuadro 19. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	42.60±2.56 b	0.76±0.04 b	642.68±78.55 b
T	54.10±2.21 a	0.84±0.02 b	746.83±53.82 b
E	46.30±1.58 a	1.52±0.08 a	2684.30±183.75 a
Inoculación			
H+	47.93±2.36 a	1.05±0.09 a	1302.99±244.56 a
H-	47.40±1.91 a	1.03±0.11 a	1412.87±289.61 a
Tratamientos			
AH+	39.90±4.53 b	0.79±0.08 b	624.82±116.55 b
AH-	43.60±2.23 ab	0.73±0.04 b	660.53±118.42 b
TH+	55.00±1.52 a	0.88±0.02 b	785.05±87.37 b
TH-	53.20±4.39 a	0.81±0.03 b	708.60±68.36 b
EH+	49.00±2.53 ab	1.49±0.12 a	2499.12±258.96 a
EH-	43.60±1.08 ab	1.55±0.13 a	2869.12±258.96 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Trabajos previos demostraron que en plantas de pepino se obtuvo un aumento significativo en variables de brotes y raíces de plantas (material seco) cuando se inocularon con *R. intraradices*, dichos aumentos fueron expuestos a 40 y 54 días después de trasplante; las diferencias son más marcadas para el material seco de raíces (Ma *et al.*, 2019). En el Cuadro 20 se observa también un aumento del peso seco de la planta cuando hubo inoculación y presencia de P en el medio, sin embargo tales diferencias no alcanzan una diferencia estadística.

Cuadro 20. Biomasa de plantas de tomate en 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	36.56±4.72 b	22.50±2.84 b	39.58±3.47 b	4.59±0.72 b	4.09±0.39 b	3.98±0.76 b
T	44.99±3.56 b	27.19±2.42 b	50.47±4.63 b	6.27±0.40 b	4.61±0.33 b	3.90±0.34 b
E	145.82±4.25 a	131.87±9.42 a	89.40±5.51 a	23.03±0.80 a	24.15±2.03 a	9.06±0.53 a
Inoculación						
H+	78.54±13.86 a	58.50±13.01 a	61.05±7.18 a	11.59±2.31 a	10.71±2.45 a	6.17±0.73 a
H-	73.04±13.47 a	62.34±15.44 a	58.58±6.40 a	11.00±2.26 a	11.19±2.88 a	5.11±0.82 a
Tratamientos						
AH+	37.46±8.65 b	22.70±4.59 b	38.83±4.25 b	4.93±1.38 b	4.02±0.75 b	5.37±1.16 b
AH-	35.65±5.00 b	22.31±3.89 b	40.33±5.99 b	4.26±0.63 b	4.16±0.37 b	2.58±0.50 b
TH+	48.68±5.68 b	29.26±3.57 b	48.89±6.81 b	6.41±0.78 b	5.21±0.27 b	4.01±0.53 b
TH-	41.30±4.24 b	25.13±3.37 b	52.04±7.00 b	6.14±0.33 b	4.01±0.49 b	3.79±0.49 b
EH+	149.47±2.93 a	124.15±11.43 a	95.43±4.52 a	23.44±0.90 a	22.89±2.57 a	9.14±0.69 a
EH-	142.17±8.12 a	139.59±15.45 a	83.36±9.90 a	22.61±1.41 a	25.40±3.35 a	8.97±0.89 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Usando 800 de luz PAR en las plantas de pepino y 380 μmol (CO_2) mol^{-1} , también se observó mayor tasa de asimilación de CO_2 y conductancia estomática cuando las plantas fueron inoculadas en comparación con las que no lo fueron; las medias alcanzaron diferencias estadísticas significativas para los 40 y 54 días después de trasplante. Si comparamos los resultados obtenidos para 42 días en plantas de tomate (Cuadro 21; Figuras 21, 22 y 23) también se podrá observar mayor tasa de asimilación de CO_2 y mayor conductancia cuando hubo inoculación de HMA en interacción con el encapsulado (sin diferencia estadística), inclusive en el factor inoculación H+ generó diferencias significativas en estas mismas variables.

Cuadro 21. Asimilación de CO₂, conductancia estomática y transpiración por factores en plantas de tomate a 54 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Tercer muestreo (segunda etapa).

<i>Tasa de asimilación de CO₂</i> (mmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	3.73±0.49 a	7.72±1.41 ab	9.42±1.85 ab
	T	4.03±1.26 a	6.27±0.68 b	8.24±0.73 b
	E	5.76±0.68 a	11.25±0.61 a	13.29±0.78 a
	Inoculación			
	H+	5.62±0.82 a	9.85±0.94 a	11.77±1.24 a
	H-	3.40±0.50 b	6.98±0.82 b	8.86±0.89 b
<i>Conductancia estomática</i> (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	0.24±0.04 b	0.24±0.04 b	0.21±0.04 b
	T	0.22±0.03 b	0.21±0.02 b	0.21±0.02 b
	E	0.39±0.04 a	0.36±0.04 a	0.35±0.04 a
	Inoculación			
	H+	0.33±0.04 a	0.30±0.04 a	0.29±0.04 a
	H-	0.24±0.33 b	0.24±0.03 a	0.23±0.02 a
<i>Transpiración</i> (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	Tratamientos	Intensidad PAR (μmol m⁻²s⁻¹)		
	Factor fertilización	250	500	700
	A	4.14±0.46 b	4.21±0.54 a	4.47±0.67 a
	T	4.41±0.53 b	4.23±0.31 a	4.55±0.26 a
	E	5.76±0.39 a	5.65±0.42 a	5.85±0.41 a
	Inoculación			
	H+	5.27±0.43 a	5.11±0.43 a	5.27±0.50 a
	H-	4.26±0.35 a	4.28±0.31 a	4.64±0.28 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

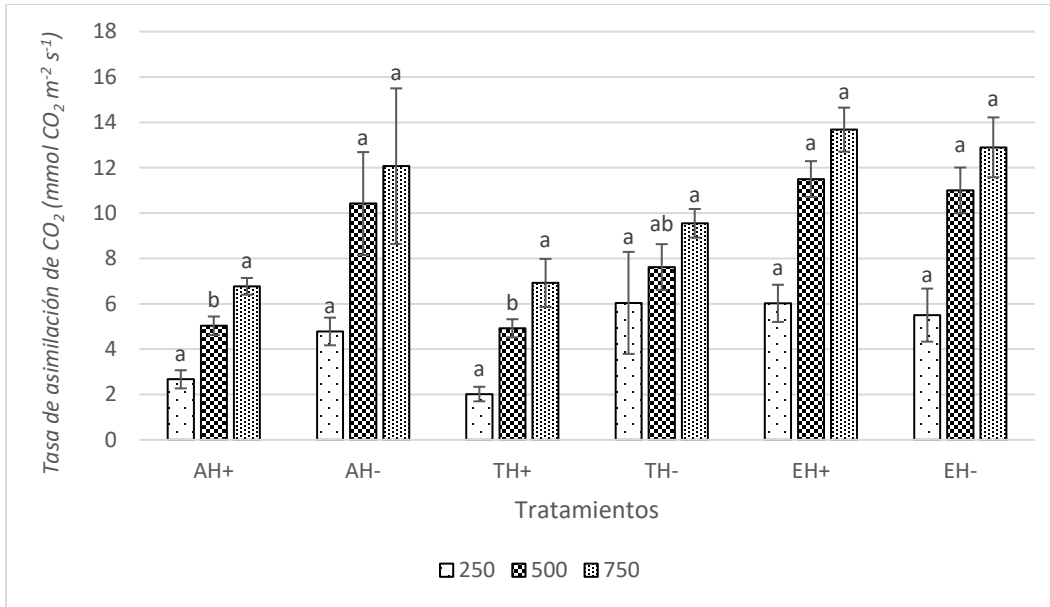


Figura 21. Tasa de asimilación de CO₂ (mmol CO₂ m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

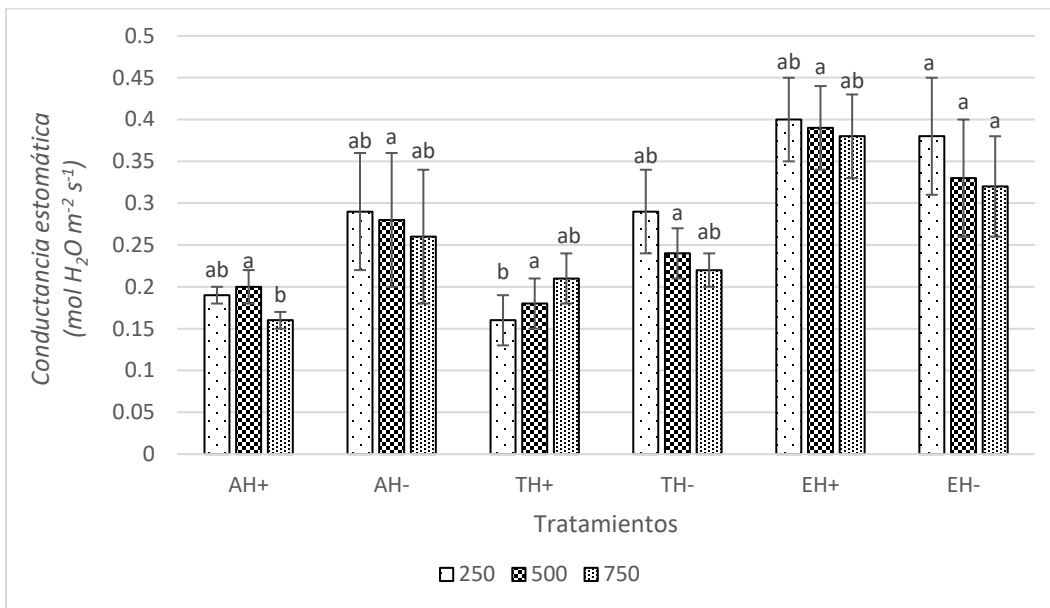


Figura 22. Conductancia estomática (mol H₂O m⁻² s⁻¹) para diferentes intensidades de PAR (A: 250 μmol m⁻²s⁻¹; B: 500 μmol m⁻²s⁻¹; C: 750 μmol m⁻²s⁻¹.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey (α=0.05); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

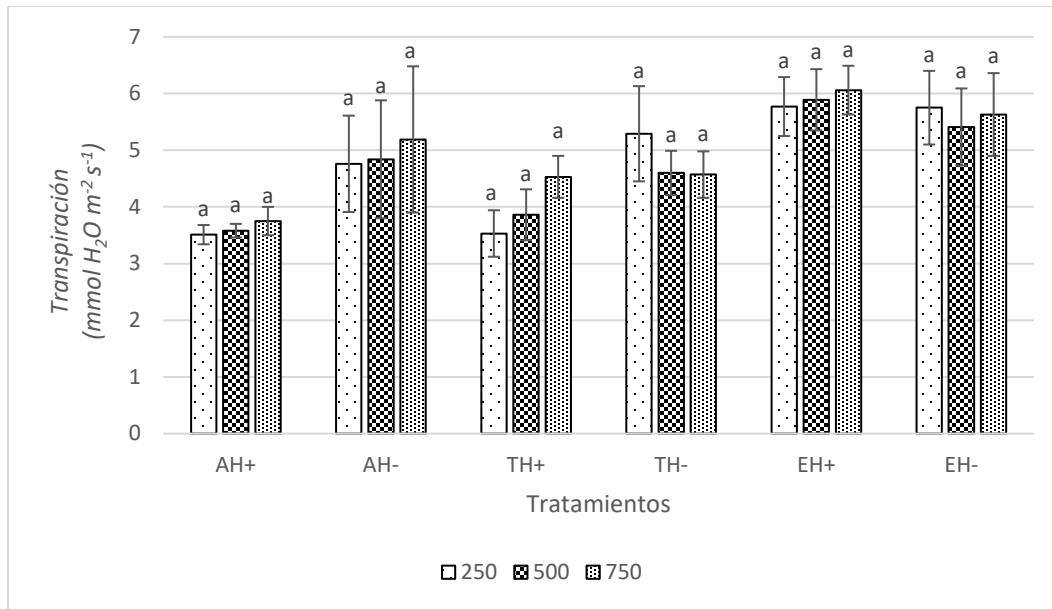


Figura 23. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para diferentes intensidades de PAR (A: $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; B: $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; C: $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.) en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización e inoculación de HMA. Tercer muestreo a 54 dds, segunda etapa. Las letras representan el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$); comparaciones hechas por cada intensidad de PAR.

Plantas tratadas con el encapsulado mostraron consistentemente un efecto en el intercambio de gases en las plantas de tomate de este muestreo, observándose mayor tasa asimilación de CO_2 (con aumento proporcional al aumento de luz PAR), conductancia estomática y transpiración relacionando estos comportamientos con mayor actividad metabólica (Cuadro 21 y Figuras 21, 22 y 23). Testigos muestran igualdad estadística para estas mismas variables. Plantas para tratamientos sin encapsulado presentaron mayor altura en los muestreos 3 y 4, aunque con un menor diámetro de tallo, área foliar y biomasa, dando un aspecto de plantas raquíticas.

Otros autores que demostraron una mejora en la tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática y transpiración, que a su vez se relacionó con parámetros fisiológicos medidos en las plantas son Wu y Xia (2006) en plantas de mandarina en simbiosis con *Glomus versiforme*, Sheng *et al.* (2008) en plantas de maíz con *Glomus mosseae*, Subramanian *et al.*, (1995) en maíz con *R. intraradices*, Louche-Tessandier *et al.* (1999) en papa con *R. intraradices*.

6.2.4 Cuarto muestreo (66 días después de siembra)

Al igual que como se observó en el tercer muestreo, la altura de planta es igual estadísticamente para intercepción y factores individuales, sin embargo, las variables fisiológicas como diámetro de tallo y el área foliar fueron mayores cuando hubo aplicación de encapsulado en comparación con los testigos (Cuadro 22). En la mayoría de las variables fisiológicas y de biomasa las plantas pertenecientes al testigo sin encapsulado fueron iguales de acuerdo a pruebas Tukey ($p>0.05$), con una tendencia a obtener los valores más bajos en las medias cuando hubo aplicación de la matriz sin P.

Cuadro 22. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 66 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
Tipo de fertilización fosforada			
A	67.60±3.55 a	0.93±0.10 b	378.50±42.05 b
T	71.40±2.45 a	0.96±0.11 b	302.42±43.30 b
E	67.50±3.55 a	1.54±0.08 a	2185.50±125.85 a
Inoculación			
H+	69.17±2.02 a	1.26±0.12 a	922.47±232.48 a
H-	68.50±2.44 a	1.03±0.08 b	988.47±249.71 a
Tratamientos			
AH+	69.00±5.70 a	1.06±0.17 bc	328.72±42.75 b
AH-	66.20±4.83 a	0.81±0.07 c	428.28±69.93 b
TH+	70.50±1.86 a	1.03±0.22 bc	308.51±72.10 b
TH-	72.30±4.81 a	0.90±0.06 bc	296.32±56.74 b
EH+	68.00±2.45 a	1.69±0.05 a	2130.19±115.98 a
EH-	67.00±3.21 a	1.38±0.12 ab	2240.81±237.26 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Se observaron algunas diferencias significativas a los 66 días en variables indicadoras de crecimiento (Cuadro 22) y de biomasa (Cuadro 23) por efecto del factor inoculación como el caso de diámetro de tallo y peso seco de raíz, con una tendencia a ser más altos los valores cuando hubo aplicación de HMA. En resultados de área foliar y los pesos secos y frescos que representan la biomasa de plantas de tomate se observa que las medias relacionadas con el encapsulado tienden a

ser superiores a los testigos hasta por más de 100%, sea como factor individual o en interacción con la inoculación.

Cuadro 23. Biomasa de plantas de tomate en 66 días después de siembra, tratadas con diferentes formas de fertilización de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
Tipo de fertilización fosforada						
A	42.41±2.77 b	14.49±1.44 b	52.01±4.50 b	5.60±0.45 b	2.33±0.26 b	4.14±0.42 b
T	46.69±4.23 b	14.54±1.65 b	51.93±4.28 b	6.55±0.75 b	2.05±0.29 b	4.16±0.40 b
E	161.87±11.04 a	142.30±8.90 a	168.17±9.09 a	30.97±1.46 a	29.11±2.08 a	19.34±1.16 a
Inoculación						
H+	85.18±16.34 a	56.51±16.16 a	94.21±17.89 a	14.45±3.39 a	11.13±3.59 a	9.99±2.34 a
H-	82.14±15.27 a	57.71±17.12 a	87.20±12.61 a	14.29±3.07 a	11.20±3.47 a	8.44±1.57 b
Tratamientos						
AH+	39.81±4.80 b	12.71±1.48 b	44.44±6.63 c	4.84±0.73 b	2.01±0.26 b	3.67±0.76 c
AH-	45.02±2.84 b	16.26±2.36 b	59.58±4.33 c	6.35±0.29 b	2.64±0.42 b	4.60±0.33 c
TH+	47.10±4.63 b	16.48±2.24 b	50.91±7.36 c	6.45±0.90 b	1.93±0.48 b	4.07±0.71 c
TH-	46.28±7.69 b	12.60±2.31 b	52.95±5.26 c	6.64±1.31 b	2.17±0.38 b	4.25±0.47 c
EH+	168.61±11.95 a	140.34±9.87 a	187.28±2.70 a	32.07±1.64 a	29.44±3.06 a	22.23±0.68 a
EH-	155.13±19.57 a	144.26±16.02 a	149.07±13.50 b	29.88±2.51 a	28.78±3.17 a	16.46±1.21 b

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) e inoculación de HMA (H+: con inoculación; H-: sin inoculación). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Un mayor tiempo en que se encuentre la simbiosis de HMA con plantas de tomate puede ser importante en los efectos que se obtengan de estos biofertilizantes. Si bien los resultados expuestos hasta 66 días de crecimiento de plantas muestran poco efecto por la inoculación con hongos en comparación con aquellas plantas que no son inoculadas, algunos autores como Padmavathi *et al.* (2015) obtienen resultados más diferenciados con la inoculación de *R. intraradices* en plantas de tomate cuando se muestrean a 120 días después de siembra. En variables como el peso fresco total obtienen hasta un aumento de 25 g y aumentos en peso seco de hasta 7 g más que el control; esto aunado a una colonización de raíces de 90.4%.

Adicionalmente a 10 semanas de la inoculación de *R. intraradices* en plantas de tomate Chitarra *et al.* (2016) y Volpe *et al.* (2018) encontraron que había un aumento de casi un 20% en altura, más de un 80% en peso fresco de raíz y un aumento del 45% en el peso fresco de la parte aérea en comparación con el control no inoculado. También mostraron un aumento significativo

estadísticamente en la tasa de asimilación de CO₂ en comparación con el control; en cuanto a la conductancia estomática se encontraron algunos aumentos con la inoculación en comparación con el control, sin embargo las diferencias no son tan claras.

Si comparamos los resultados del Cuadro 22 y los obtenidos en el Cuadro 23 las medias obtenidas en 66 días después de siembra (inoculación hecha desde siembra) muestran que no hay un cambio significativo por la inoculación, inclusive en el factor de inoculación de HMA se muestra medias un poco mayores cuando no hubo inoculación, sin embargo es importante mencionar que el encapsulado en interacción con la inoculación generó medias mayores en las variables de biomasa de plantas de tomate y variables indicadoras de crecimiento, aunque con aumentos porcentuales muy bajos.

6.2.5 Determinación de NPK en sustrato y tejido vegetal en plantas de tomate.

Los valores encontrados para P en sustrato (Cuadro 24) son similares al mostrado en la primera etapa (Cuadro 12); también se observan valores superiores a los reconocidos por Zhang *et al.* (2010) y Zhang *et al.* (2007) como óptimos cuando hay aplicación del encapsulado, sin embargo, la carencia de este material en los dos testigos mostró valores por debajo de los óptimos establecidos por los autores.

Para esta segunda etapa la disponibilidad de P en el sustrato estuvo influida por la adición del encapsulado (con la cual se mostró la capacidad de este de suministrar P al medio), aunque las mismas variables no se vieron influenciadas significativamente por la inoculación de HMA ($p > 0.05$). El P en la parte foliar se encuentra más alto cuando hubo presencia del encapsulado ($p \leq 0.05$), relacionando esto por la mayor presencia de P en el sustrato, siendo también importante mencionar que la cantidad de P en los tejidos es mayor cuando hubo inoculación de HMA ($p \leq 0.05$), ya sea comparándolo cuando interactúa con el factor fertilización o comparando los resultados con aquellos que pertenecieron a plantas sin inocular (H-); la presencia de P en el tejido fue la más baja cuando no hubo presencia del encapsulado y la matriz.

El N total (%) en la parte foliar mostró medias mayores para la matriz de almidón, sin ser influenciado por la aplicación de HMA en este tratamiento y en los otros que fueron inoculados. El K total (%) no mostró diferencias en las pruebas de medias para ninguno de los tratamientos, lo

cual nos indica una nula influencia en plantas con la exposición de estas al encapsulado, la matriz o la carencia de estos dos e inclusive a la inoculación de HMA.

Cuadro 24. Porcentaje total de P en sustrato y NPK de tejido foliar en plantas de tomate tratadas con diferentes formas de fertilización de P y la inoculación de HMA (segunda etapa).

	Concentración Total de Nutrientes			
	Sustrato	Foliar		
Tratamientos	P (mg/kg)	P (mg/kg)	K (%)	N (%)
Tipo de fertilización fosforada				
A	580±13 b	2050±137 b	0.53±0.02 a	3.35±0.17 a
T	610±27 b	1330±21 c	0.52±0.02 a	2.58±0.20 b
E	5630±368 a	2880±300 a	0.49±0.01 a	2.73±0.09 b
Inoculación				
H+	2280±658 a	2293±236 a	0.53±0.01 a	2.92±0.17 a
H-	2266±655 a	1880±205 b	0.50±0.01 a	2.85±0.15 a
Tratamientos				
AH+	580±20 b	2140±191 b	0.56±0.03 a	3.58±0.20 a
AH-	580±20 b	1960±211 b	0.50±0.01 a	3.12±0.26 ab
TH+	580±37 b	1340±24 b	0.53±0.02 a	2.66±0.29 ab
TH-	640±40 b	1320±37 b	0.51±0.03 a	2.50±0.31 b
EH+	5680±468 a	3400±109 a	0.49±0.004 a	2.53±0.08 b
EH-	5580±625 a	2360±509 ab	0.49±0.01 a	2.92±0.12 ab

La descripción de los tratamientos representa el tipo de material en cuestión (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado) y la inoculación de HMA (H+: plantas inoculadas; H-: plantas no inoculadas). Letras diferentes representan diferencias estadísticas significativas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Para valores foliares de P en plantas de tomate se puede observar que se acercan a los niveles reconocidos como óptimos por Awad *et al.* (1990) con la fertilización a través del encapsulado. El N en plantas de tomate estuvo por debajo de los óptimos mostrados por Sobulo et al. (1975) y Adekiya y Agbede (2009) en todos los tratamientos, mientras que los valores obtenidos de K están por encima de los obtenidos por estos dos mismos autores, aunque no hay diferencia significativa en ningún factor o tratamiento.

Los resultados producidos por plantas de tomate en variables indicadoras de crecimiento y biomasa, así como de intercambio de gases no indican grandes beneficios por la colonización de HMA, sin embargo, el tratamiento relacionado a la inoculación y la aplicación del encapsulado si produjo mayores medias aunque no con diferencias importantes. Los resultados del Cuadro 24 muestran mayor absorción de P cuando las plantas de tomate fueron inoculadas con HMA; esta

mayor cantidad de P encontrado en plantas inoculadas puede relacionarse con aquellos aumentos en las medias fisiológicas en plantas. Es importante mencionar que el P en los tratamientos que no fueron abastecidos con el encapsulado es bajo, si bien existe colonización en las plantas no hay P en el medio de manera soluble o insoluble suficiente para que pueda haber una absorción y abastecimiento óptimo del elemento en la planta. Autores como de Groot (2002) y Satti y Al-Yahyai (1995) exponen que pequeños cambios en las cantidades de P disponible para las plantas se puede traducir en cambios para variables de crecimiento y de contenido de nutrientes.

6.3 Colonización de plantas de tomate por HMA

El porcentaje de colonización de HMA, la biomasa fúngica en la raíz, longitud y biomasa de hifas en suelo, son parámetros que sirven para conocer la tasa y extensión de la colonización de estos hongos. También nos ayudan a conocer algunos comportamientos del hongo como su capacidad de colonizar cada especie, el alcance que pueda tener y la capacidad de desarrollo que se tenga dentro de la raíz y del suelo una vez que está en simbiosis, además de la relación que tiene dicha colonización con los beneficios que pueda obtener la planta (Hart y Reader, 2002).

La magnitud de la colonización de raíces por HMA varía según diferentes factores, siendo uno de los principales el medio en el que se encuentran plantas y hongos, además de una preferencia de los hongos por raíces finas de la planta, y la ya mencionada preferencia de los simbiosistas por asociarse con una u otra especie (Treseder y Cross, 2006). Se pueden encontrar algunas diferencias en la literatura acerca del porcentaje de colonización en tomate; Oseni *et al.* (2010) reportaron colonizaciones de HMA de hasta un 23.3% en plantas de tomate en un medio con vermiculita, la inoculación del experimento consistió en la combinación de *Glomus etunicatum* y *R. intraradices*. Autores como Gao *et al.* (2001) encontraron una colonización de raíces de tomate por *R. intraradices*, *G. mosseae* y *G. coronatum* de hasta un 93, de 66 y 68% respectivamente. La inoculación fue a través de una mezcla de tierra, esporas, hifas y raíces ya colonizadas.

Shaul-Keinan *et al.* (2002) mencionan que *R. intraradices* fue capaz de colonizar de 40-57% de las raíces en plantas de tabaco a 5 semanas después de siembra, con un promedio de inoculación de 80 esporas por planta; resultados que se relacionaron con un aumento en la acumulación de biomasa. Padmavathi *et al.* (2015) encontraron un porcentaje de colonización de *R. Intraradices* de hasta un 90.4% en plantas tomate. También en tomate en simbiosis con *R.*

Intraradices se encontró hasta un 25% de colonización de raíces en una variedad mutante y un 75% en una variedad “silvestre”, teniendo como método de inoculación un medio que contenía un promedio de 50 esporas y raíces colonizadas de zanahoria; el medio en el que se establecieron las plantas contenía tierra, turba, arena y vermiculita (Herrera-Medina *et al.*, 2007). Se puede notar una gran diferencia en la afinidad del inoculo con el tipo de planta; en cuanto a la cantidad de arbusculos se encontró en este experimento un 60% en la variedad silvestre contra un 15% en la otra especie, además de un 43% de vesículas contra un 9% respectivamente.

Como ya se mencionó anteriormente, el porcentaje de colonización de HMA variará de acuerdo a las condiciones en las que se establezca el cultivo de plantas y la inoculación de hongos. Los siguientes muestreos nos indicaron los niveles de colonización de tomate por *R. intraradices* en diferentes fechas de muestreo, así como la respuesta de esta colonización a la presencia y ausencia de material encapsulado y de la matriz de almidón. Por ejemplo, las plantas que carecieron del material encapsulado y de su efecto fertilizante en relación al P, presentaron una mayor colonización la cual se acentuó con el paso del tiempo.

6.3.1 Primer muestreo HMA

La colonización de HMA se mostró dependiente del suministro de P, ya que las plantas expuestas a bajas concentraciones de P en el medio obtuvieron una mayor colonización; por el contrario, mayores dosis de P en el medio se reflejaron en una menor colonización de HMA; lo anterior nos puede indicar que las ventajas o desventajas de la inoculación son resultado de interacciones de esta con el suministro de P y la disponibilidad con la que se encuentre en el medio (Grant *et al.*, 2005; Valentine, 2001), y no solo depende de que se inocule o no al cultivo.

La colonización de HMA en raíces de tomate para los diferentes muestreos se vio influida por la aplicación de la sal fertilizante, la matriz y la no aplicación de estas en el medio; en los resultados del Cuadro 25 y la Figura 24 se puede ver como el estrés de P apuntaba a estar relacionado con una mayor colonización en las raíces desde el primer muestreo, aunque sin diferencias significativas, lo cual se corroboró en los muestreos posteriores generándose diferencias significativas acentuadas en los tratamientos a través del tiempo. Las medias para colonización total de HMA (%) más altas se obtienen con la aplicación de la matriz de almidón sin la sal fertilizante, casi constante en los diferentes muestreos, siendo importante resaltar que las

medias más bajas para esta variable se obtienen con la aplicación más alta de la sal fertilizante con una mayor disposición de P en el medio.

Cuadro 25. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Primer muestreo a 30 dds (segunda etapa).

Tratamiento	CA (%)	CV (%)	CH (%)
A	3.75±1.10 a	3.13±0.86 a	11.04±1.10 a
T	4.59±0.42 a	2.08±0.42 a	8.54±1.25 a
E	2.71±0.40 a	1.04±0.21 a	10.42±0.99 a
M	2.08±0.54 a	0.84±0.48 a	9.38±0.92 a

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización de P (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP) y las estructuras del hongo en porcentaje (CA: colonización por arbusculos, CV: colonización por vesículas y CH: colonización por hifas). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

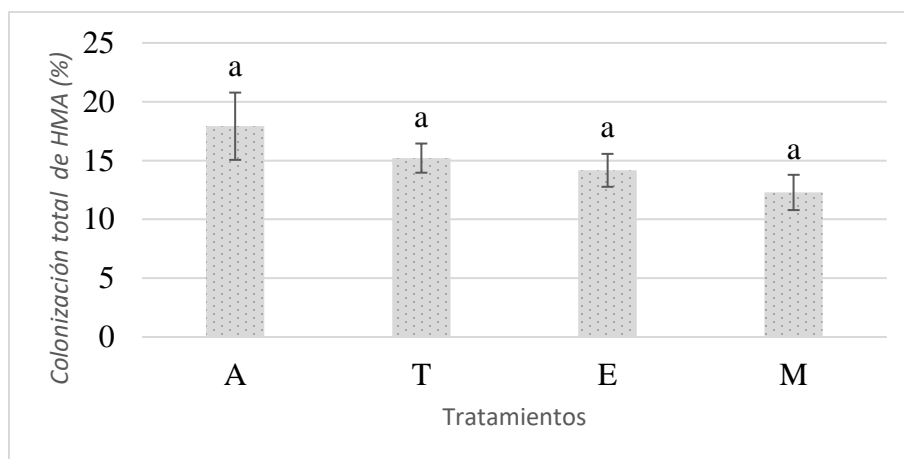


Figura 24. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Primer muestreo a 30 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

6.3.2 Segundo muestreo HMA

Se puede observar en el segundo muestreo tomado a los 42 días (Cuadro 26 y Figura 25) que hubo una mejor respuesta en colonización cuando hay carencia del P, aunque no se muestran diferencias significativas ($p>0.05$), siendo la cantidad de hifas (%) las estructuras con mayor

presencia en las raíces de tomate. Las plantas que representan los testigos que carecieron del elemento P proporcionado por el encapsulado o por la sal fertilizante obtuvieron las mayores medias, tomando ventaja aquel tratamiento que careció de la aplicación de matriz, encapsulado y sal fertilizante. Dell'Amico *et al.* (2002) encontraron un porcentaje de micorrización de hasta 37.7% en plantas de tomate muestreadas cuando tenían 8 hojas en promedio. El inoculo era *Glomus clarum* que consistía en esporas combinadas con raíces colonizadas.

Cuadro 26. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Segundo muestreo a 42 dds (segunda etapa).

Tratamiento	CA (%)	CV (%)	CH (%)
A	2.33±0.72 a	3.33±0.59 a	12.17±1.39 ab
T	2.83±0.68 a	1.83±0.72 a	15.50±2.37 a
E	2.00±0.42 a	1.17±0.43 a	10.33±1.33 ab
M	2.33±0.49 a	1.00±0.67 a	7.67±1.27 b

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización de P (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP) y las estructuras del hongo en porcentaje (CA: colonización por arbusculos, CV: colonización por vesículas y CH: colonización por hifas). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

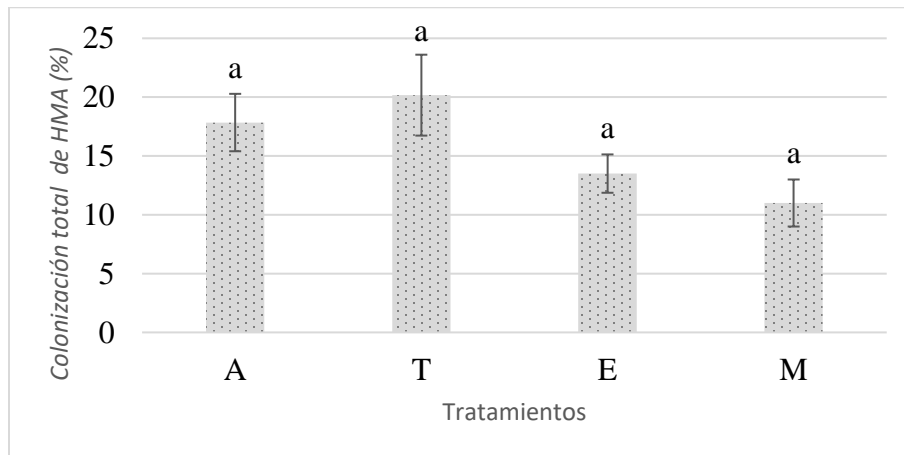


Figura 25. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Segundo muestreo a 42 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

6.3.3 Tercer muestreo HMA

De acuerdo a los resultados de la colonización total (%) en el tercer muestreo se observan diferencias estadísticas significativas (Cuadro 27 y Figura 26), teniendo una mayor colonización en el tratamiento que representa a la matriz, además que generaron valores mayores en las medias que representan la cantidad de arbusculos, vesículas e hifas. Para todos los tratamientos se observó una mayor presencia de hifas presentes en las raíces de tomate. Es importante mencionar que la menor colonización de raíces de tomate se obtuvo cuando hubo una mayor cantidad de P en el medio proporcionada a través de una sal fertilizante, notándose diferencias significativas marcadas.

Cuadro 27. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Tercer muestreo a 54 dds (segunda etapa).

Tratamiento	CA (%)	CV (%)	CH (%)
A	4.83±1.33 a	14.50±3.95 a	27.33±3.01 a
T	3.17±0.31 a	10.67±2.03 ab	19.83±2.01 ab
E	2.17±0.33 a	3.84±1.33 b	17.00±1.22 b
M	2.17±0.77a	2.67±0.17 b	6.33±0.57 c

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización de P (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP) y las estructuras del hongo en porcentaje (CA: colonización por arbusculos, CV: colonización por vesículas y CH: colonización por hifas). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Trabajos recientes demuestran que a los 40 días después de trasplante se obtiene hasta un 48% de hifas, 47% de arbusculos y 27% de vesículas con la inoculación de *R. intraradices* en pepino (Ma *et al*, 2019); en 54 días se obtienen 82% de hifas, 83% de arbusculos y 57% de vesículas. Si comparamos estos datos con los resultados obtenidos en el presente trabajo en plantas de tomate podemos observar que dichos parámetros a los 42 y 54 días se encuentran muy por debajo de los obtenidos por estos autores, sin embargo, esto se puede deberse a que la inoculación consistió en una mezcla de zeolita y arena (1:1) con un contenido de 65 esporas por g de este sustrato, mas hifas extrarradicales y trozos de raíz precolonizadas (cada planta contenía 10 g de esta mezcla), por lo que dicha mezcla contenía un inóculo superior al que fue utilizado en las plantas de tomate.

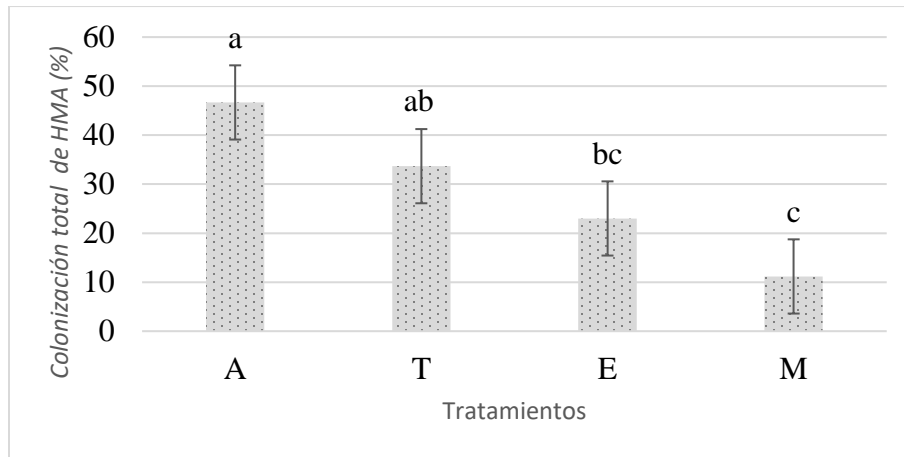


Figura 26. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Tercer muestreo a 54 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

6.3.4 Cuarto muestreo HMA

El muestreo final tomado a los 66 días (Cuadro 28 y Figura 27) establece diferencias significativas entre los tratamientos, notándose mayores colonizaciones cuando hubo carencia de P en el medio al igual que en los muestreos previos, resaltando que plantas del tratamiento representado por la matriz obtuvo una mayor colonización a través del tiempo, mientras que una mayor presencia de P bloqueo la colonización, siendo la aplicación de una sal fertilizante la que obtiene las medias más bajas. El encapsulado generó una menor colonización total de HMA en raíces de tomate en comparación con las raíces de los tratamientos en los cuales no hubo adición de P a través de la sal fertilizante, aunque es importante resaltar que las plantas relacionadas a este tratamiento obtuvieron una mayor colonización que aquel tratamiento donde el P fue añadido a través de la sal sin encapsular con la matriz de almidón, lo cual puede sugerir que una mayor disponibilidad de P en el medio bloqueo la posible colonización entre el hongo y la raíz de las plantas.

Cuadro 28. Porcentaje de colonización (%) de diferentes estructuras de HMA en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización de P. Cuarto muestreo a 66 dds (segunda etapa).

Tratamiento	CA (%)	CV (%)	CH (%)
A	8.96±0.50 a	18.64±0.42 a	28.91±1.86 a
T	5.50±0.73 ab	11.67±1.82 b	19.67±0.97 b
E	4.67±0.68 bc	3.00±0.33 c	12.00±0.62 c
M	3.00±0.50 c	1.67±0.46 c	11.83±0.89 c

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización de P (A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP) y las estructuras del hongo en porcentaje (CA: colonización por arbusculos, CV: colonización por vesículas y CH: colonización por hifas). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

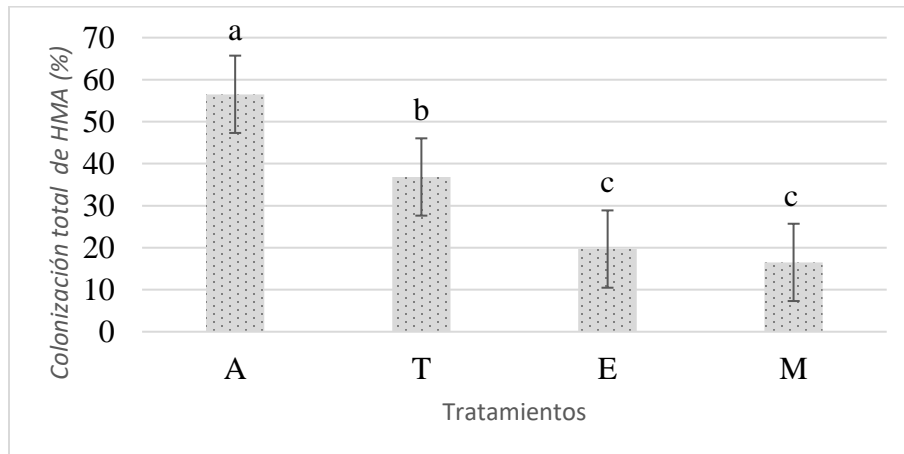


Figura 27. Colonización total de HMA (%) en raíces de plantas de tomate inoculadas y tratadas con diferentes formas de fertilización. Cuarto muestreo a 66 dds (segunda etapa). La descripción de los tratamientos representa el tipo de fertilización de P (A: matriz de almidón; T: Testigo absoluto; E: Encapsulado; M: MKP). Letras iguales representan similitudes estadísticas. Tukey ($\alpha=0.05$).

Las estructuras con mayor número de intersecciones de acuerdo al método fueron las hifas, seguido por la presencia de vesículas y arbusculos, lo cual relaciona el mayor porcentaje de colonización total en las raíces por una mayor intersección de hifas en el conteo.

Los efectos fisiológicos de la inoculación de *R. intraradices* en tomate obtenidos por Chitarra *et al.* (2016) y Volpe *et al.* (2018) a 10 semanas de tratamiento están relacionados a una colonización de raíces de más de un 75%, del cual cerca de 25% de la colonización pertenece a arbusculos; resultados mucho mayores a los encontrados a 66 días de tratamiento mostrados en el Cuadro 28 y Figura 27. En dicha comparación sería importante mencionar que el sustrato es completamente diferente; dicho sustrato se hizo con arena (50 %), piedra pómez (20 %) y un

portador de inoculo en 30 % del total (10 propágulos por gramo; que contiene esporas, micelio y raíces colonizadas). El mismo autor compara esta colonización y otros resultados con los obtenidos por la inoculación de *F. mosseae* en los cuales se alcanzaron diferencias en el porcentaje de colonización total y la cantidad de arbusculos concluyendo que las estrategias de adaptación en la colonización variarán en las diferentes especies.

En el muestreo 2, 3 y 4 se observa una mayor afectación en la colonización comparando el encapsulado con los testigos, pero en menor grado que comparado con el MKP. En etapas tempranas, la aplicación del encapsulado permitió el establecimiento de la simbiosis en mayor grado que el MKP pero, conforme avanza la vida del cultivo, el encapsulado produjo un efecto similar al del MKP a granel. Es decir que, en etapas avanzadas del desarrollo del cultivo, el haber aplicado MKP en forma encapsulada puede tener los mismos efectos que el enriquecimiento de la fertilidad del suelo por MKP a granel. Breuillin *et al.* (2010) y Wilson *et al.* (1989) sugieren que “puede existir un rango óptimo de P disponible, por encima o por debajo del cual se suprime la germinación”; ellos encontraron también una disminución de la colonización cuando el suelo se modificó con mayores contenidos de P, sin embargo, las plantas respondían al abastecimiento de P.

Lo anterior se puede relacionar a lo encontrado con el encapsulado, el cual derivó en una mayor cantidad de P en el medio y por consecuencia una menor colonización de HMA. A esto se puede agregar que las plantas de tomate que fueron abastecidas con P a través del encapsulado respondieron positivamente en variables fisiológicas.

No obstante, la matriz del encapsulado por sí sola no representó una afectación de la colonización lo que implica que el impacto de la colonización causado por el encapsulado está más bien relacionado con la fertilidad/disponibilidad de P que por acción de la matriz de encapsulamiento.

VII. CONCLUSIÓN

Las dos etapas de experimento muestran que el encapsulado fue capaz de liberar fósforo al medio y ser absorbido por las plantas de tomate, lo cual se expresó en variables fisiológicas, de biomasa y de capacidad fotosintética, determinando que el encapsulado compuesto de fosfato en una matriz de almidón puede ser utilizado como fertilizante en plantas de tomate.

El pH del medio no afectó la liberación de P por el encapsulado, lo cual sugiere que el encapsulado puede ser utilizado en diferentes tipos de sustrato con condiciones de pH diferente, en los cuales se obtendrían resultados similares, siendo importante esta característica tomando en cuenta que el P es un elemento muy reactivo y tiene diferentes comportamientos de disponibilidad y absorción por las plantas a diferentes niveles de pH, resultados que son expresados en diferentes publicaciones. La absorción mayor de P por la planta se obtiene a pH alcalino, sin embargo no se ve expresado en mayor incremento en variables indicadoras de crecimiento y acumulación de biomasa.

La colonización de HMA en raíces de plantas de tomate se incrementó cuando existió carencia de P en el medio, obteniéndose mayor colonización radical por estos hongos cuando no se suministró P a través del encapsulado, sin embargo, como era de esperarse, la aplicación del encapsulado y de HMA mostraron la mayor absorción de P provocando un aumento en las medias para indicadores de crecimiento, biomasa y variables obtenidas con el IRGA en plantas de tomate en comparación con los testigos no inoculados.

En cuanto al efecto por el aporte de P inorgánico en la colonización de HMA en plantas de tomate, en un principio se obtuvo una mayor colonización en los tratamientos cuando el P fue aplicado en forma encapsulada, sin embargo al final del experimento los tratamientos en donde se aplicó el P encapsulado se igualaron estadísticamente al testigo en donde el P se aplicó a granel, lo que sugiere que el encapsulado puede tener un impacto similar sobre la colonización, pero no por el efecto de la matriz, sino por las condiciones que se generan cuando se aplica P en el medio y que afectan el establecimiento de la colonización.

VIII. PERSPECTIVAS

Las siguientes perspectivas permitirán fortalecer y complementar la investigación acerca del tema.

- Evaluar el comportamiento de HMA con diferentes matrices biodegradables.
- Determinar las dosis de encapsulado en el cual no se exprese una supresión de la micorrización.
- Comparar el efecto de las diferentes matrices biodegradables con el fin de identificar aquellas que sean capaces de inducir un comportamiento óptimo para la planta bajo las diferentes condiciones.
- Evaluar el prototipo fertilizante encapsulado en diferentes tipos de suelo y determinar su comportamiento en cada caso.
- Comparar el comportamiento del encapsulado bajo diferentes condiciones ambientales (invernadero y/o campo abierto), además de varios ciclos, lo que permitirá determinar la constancia de los resultados.
- Estandarizar las dosis de aplicación y estudiar el mecanismo de degradación del matriz y la eficiencia de liberación de P.
- Estudiar todas las posibles trayectorias de P, incluyendo la cantidad encontrada en el drenaje y las raíces para conocer todo el ciclo de P liberado por el encapsulado.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abel, S., Ticconi, C. A., y Delatorre, C. A. (2002). Phosphate sensing in higher plants. *Physiologia plantarum*, 115(1), 1-8.
- Adekiya, A. O., y Agbede, T. M. (2009). Growth and yield of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) as influenced by poultry manure and NPK fertilizer. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 10-20.
- Adriano, D. C., Paulsen, G. M., y Murphy, L. S. (1971). Phosphorus-Iron and Phosphorus-Zinc Relationships in Corn (*Zea mays* L.) Seedlings as Affected by Mineral Nutrition 1. *Agronomy journal*, 63(1), 36-39.
- Akiyama, K., Matsuzaki, K. I., y Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435(7043), 824.
- Akram, M. S., y Ashraf, M. (2011). Exogenous application of potassium dihydrogen phosphate can alleviate the adverse effects of salt stress on sunflower. *Journal of plant nutrition*, 34(7), 1041-1057.
- Al-Karaki, G. N. (2006). Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water. *Scientia horticulturae*, 109(1), 1-7.
- Alvarado Carrillo, M., Díaz Franco, A., y Peña del Río, M. D. L. Á. (2014). Productividad de tomate mediante micorriza arbúscular en agricultura protegida. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 5(3), 513-518.
- Ansari, A. A., Gill, S. S., y Khan, F. A. (2010). Eutrophication: threat to aquatic ecosystems. In *Eutrophication: causes, consequences and control*. Springer Netherlands. (pp. 143-170).
- Awad, A. S., Edwards, D. G., y Campbell, L. C. (1990). Phosphorus enhancement of salt tolerance of tomato. *Crop Science*, 30(1), 123-128.
- Aydin, I., Aydin, F., Saydut, A., Bakirdere, E. G., y Hamamci, C. (2010). Hazardous metal geochemistry of sedimentary phosphate rock used for fertilizer (Mazıdag, SE Anatolia, Turkey). *Microchemical Journal*, 96(2), 247-251.
- Bago, B., Pfeffer, P. E., y Shachar-Hill, Y. (2000). Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant physiology*, 124(3), 949-958.

- Bahl, G. S., y Singh, N. T. (1986). Phosphorus diffusion in soils in relation to some edaphic factors and its influence on P uptake by maize and wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 107(2), 335-341.
- Barrer, S. E. (2009). El uso de hongos micorrizicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 7(1).
- Bates, T. R., y Lynch, J. P. (2001). Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 236(2), 243-250.
- Bécard, G., Doude, D. D., y Pfeffer, P. E. (1992). Extensive in vitro hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of CO₂ and flavonols. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(3), 821-825.
- Beltrano, J., Ruscitti, M., Arango, M. C., y Ronco, M. (2013). Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and p levels. *Journal of soil science and plant nutrition*, 13(1), 123-141.
- Bender, L., Stiebeling, B., y Neumann, K. H. (1986). Investigations on photosynthesis and assimilate translocation in *Daucus carota* L. as influenced by a varied phosphorus supply and changes in the endogenous hormonal system following GA₃ treatments. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 149(5), 533-540.
- Berruti, A., Lumini, E., Balestrini, R., y Bianciotto, V. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Frontiers in microbiology*, 6.
- Bhardwaj, D., Sharma, P., Sharma, M., y Tomar, R. (2014). Removal and slow release studies of phosphate on surfactant loaded hydrothermally synthesized silicate nanoparticles. *Journal of the Taiwan Institute of Chemical Engineers*, 45(5), 2649-2658.
- Blank, L. M. (2012). The cell and P: from cellular function to biotechnological application. *Current opinion in biotechnology*, 23(6), 846-851.
- Blaya, S. N., y García, G. N. (2003). *Química agrícola: el suelo y los elementos químicos esenciales para la vida vegetal*. España. Mundi-Prensa Libros. 487 pp.
- Blee, K. A., y Anderson, A. J. (1996). Defense-related transcript accumulation in *Phaseolus vulgaris* L. colonized by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* Schenck & Smith. *Plant Physiology*, 110(2), 675-688.

- Breuillin, F., Schramm, J., Hajirezaei, M., Ahkami, A., Favre, P., Druege, U., ... y Kuhlemeier, C. (2010). Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *The Plant Journal*, 64(6), 1002-1017.
- Bucher, M. (2007). Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist*, 173(1), 11-26.
- Bucher, M., Rausch, C., y Daram, P. (2001). Molecular and biochemical mechanisms of phosphorus uptake into plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164(2), 209-217.
- Bünemann, E. K., y Condon, L. M. (2007). Phosphorus and sulphur cycling in terrestrial ecosystems. In *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems* (pp. 65-92). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Campbell, N. A. (2001). *Biología: Conceptos y relaciones*. Mexico. Pearson Educación. 670 pp.
- Carbinatto, F. M., de Castro, A. D., Evangelista, R. C., y Cury, B. S. (2014). Insights into the swelling process and drug release mechanisms from cross-linked pectin/high amylose starch matrices. *Asian journal of pharmaceutical sciences*, 9(1), 27-34.
- Carpenter, S. R. (2005). Eutrophication of aquatic ecosystems: bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(29), 10002-10005.
- Cavagnaro, T. R., Gao, L. L., Smith, F. A., y Smith, S. E. (2001). Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytologist*, 151(2), 469-475.
- Chen, X., Song, F., Liu, F., Tian, C., Liu, S., Xu, H., y Zhu, X. (2014). Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiology of maize at ambient and low temperature regimes. *The Scientific World Journal*, 2014.
- Chien, S. H., y Menon, R. G. (1995). Factors affecting the agronomic effectiveness of phosphate rock for direct application. *Fertilizer Research*, 41(3), 227-234.
- Chiera, J., Thomas, J., y Ruffy, T. (2002). Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. *Journal of Experimental Botany*, 53(368), 473-481.

- Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., ... y Guerrieri, E. (2016). Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*, 171(2), 1009-1023.
- Clarkson, D. T., Carvajal, M., Henzler, T., Waterhouse, R. N., Smyth, A. J., Cooke, D. T., y Steudle, E. (2000). Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany*, 51(342), 61-70.
- Cordell, D., Drangert, J. O., y White, S. (2009). The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global environmental change*, 19(2), 292-305.
- Cordell, D., Rosemarin, A., Schröder, J. J., y Smit, A. L. (2011). Towards global phosphorus security: A systems framework for phosphorus recovery and reuse options. *Chemosphere*, 84(6), 747-758.
- Danneberg, G., Latus, C., Zimmer, W., Hundeshagen, B., Schneider-Poetsch, H. J., y Bothe, H. (1993). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Physiology*, 141(1), 33-39.
- de Groot, C. C., Marcelis, L. F., Van Den Boogaard, R., y Lambers, H. (2001). Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1309-1317.
- de Groot, C. C., Marcelis, L. F. M., Van den Boogaard, R., y Lambers, H. (2004). Response of growth of tomato to phosphorus and nitrogen nutrition. In XXVI International: In Search of Structures, *Acta Horti* 633. 357-364.
- de Groot, C. C., van den Boogaard, R., Marcelis, L. F., Harbinson, J., y Lambers, H. (2003). Contrasting effects of N and P deprivation on the regulation of photosynthesis in tomato plants in relation to feedback limitation. *Journal of Experimental Botany*, 54(389), 1957-1967.
- Degryse, F., y McLaughlin, M. J. (2014). Phosphorus diffusion from fertilizer: visualization, chemical measurements, and modeling. *Soil Science Society of America Journal*, 78(3), 832-842.
- Dell'Amico, J., Torrecillas, A., Rodriguez, P., Morte, A., y Sanchez-Blanco, M. J. (2002). Responses of tomato plants associated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* during drought and recovery. *The Journal of Agricultural Science*, 138(4), 387-393.

- Devau, N., Le Cadre, E., Hinsinger, P., Jaillard, B., y Gérard, F. (2009). Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry*, 24(11), 2163-2174.
- Díaz Franco, A., Alvarado Carrillo, M., Ortiz Chairez, F., y Grageda Cabrera, O. (2013). Nutrición de la planta y calidad de fruto de pimiento asociado con micorriza arbuscular en invernadero. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 4(2), 315-321.
- Díaz Franco, A., Cortinas Escobar, H. M., de la Garza Caballero, M., Valadez Gutiérrez, J., y Peña del Río, M. D. L. Á. (2013). Micorriza arbuscular en sorgo bajo diferente manejo agrotecnológico y ambiental. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 4(2), 215-228.
- Dunn, D. J., and G. Stevens (2008). Response of Rice Yields to Phosphorus Fertilizer Rates and Polymer Coating. *Crop Manag.* 7. doi:10.1094/CM-2008-0610-01-RS
- Dussán, S. L., Villegas, D. A., y Miranda, D. (2016). Efecto de la deficiencia de N, P, K, Mg, Ca y B sobre la acumulación y distribución de la masa seca en plantas de guayaba (*Psidium guajava*L.) var. ICA Palmira II en fase de vivero. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 10(1), 40-52.
- Elser, J. J. (2012). Phosphorus: a limiting nutrient for humanity? *Current opinion in biotechnology*, 23(6), 833-838.
- Enríquez, C. M., Velasco, M. R., y Ortiz, G. V. (2012). Composición y procesamiento de películas biodegradables basadas en almidón. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, 10(1), 182-192.
- Eom, A. H., Hartnett, D. C., y Wilson, G. W. (2000). Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia*, 122(3), 435-444.
- Eriksson, A. K., Hesterberg, D., Klysubun, W., y Gustafsson, J. P. (2016). Phosphorus dynamics in Swedish agricultural soils as influenced by fertilization and mineralogical properties: Insights gained from batch experiments and XANES spectroscopy. *Science of the Total Environment*, 566, 1410-1419.
- Faggioli, V. S., y Freytes, G. S. (2008). Micorrización natural de maíz y su relación con la absorción de fósforo del suelo en diferentes sistemas de labranzas y fertilización. In XXI Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Resúmenes.

- Feddermann, N., Finlay, R., Boller, T., y Elfstrand, M. (2010). Functional diversity in arbuscular mycorrhiza—the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology*, 3(1), 1-8.
- Fernández, M. T., y Rodríguez, H. (2005). El papel de la solubilización de fósforo en los biofertilizantes microbianos. *ICIDCA*. 39(3). 0138-6204.
- Filippelli, G. M. (2008). The global phosphorus cycle: past, present, and future. *Elements*, 4(2), 89-95.
- Finck, A. (1988). Fertilizantes y fertilización: fundamentos y métodos para la fertilización de los cultivos. España. Reverté. 214 pp.
- Fujita K., Okada M., Lei K., Ito J., Ohkura K., Adu-Gyam J. J. y Mohapatra P. K. (2003). Effect of P-deficiency on photoassimilate partitioning and rhythmic changes in fruit and stem diameter of tomato (*Lycopersicon esculentum*) during fruit growth. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 54, No. 392, pp. 2519±2528.
- Ganesh, S., Khan, F., Ahmed, M. K., Velavendan, P., Pandey, N. K., y Mudali, U. K. (2012). Spectrophotometric determination of trace amounts of phosphate in water and soil. *Water Science and Technology*, 66(12), 2653-2658.
- Gao, L. L., Delp, G., y Smith, S. E. (2001). Colonization patterns in a mycorrhiza-defective mutant tomato vary with different arbuscular-mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 151(2), 477-491.
- García, G. N. (2014). Fertilizantes: química y acción. España. Mundi prensa. 111 pp.
- García-Gutiérrez C., Félix-Herrán JA., Cárdenas-Flores A., Gómez Luna BE., Ruiz-Aguilar GML. (2015). Técnicas de microbiología, bioquímica y biología molecular para el análisis de suelos y abonos orgánicos. En: Técnicas de caracterización de suelos y abonos orgánicos, García-Gutiérrez C., Félix-Herrán JA., (Eds). Editorial: Fundación Produce Sinaloa, A.C. ISBN: 978-607-8347-34-6. pp. 73-151.
- Giaconi, V. (1995). Cultivo de hortalizas. Chile. Editorial Universitaria. 35 pp.
- Gliessman, S. R. (2002). Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. CATIE. 215 pp.
- Gómez, M. R., y Villate, A. R. (2010). Recognition Signalling Between Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) and Plants. *Revista Corpoica-Ciencia y Tecnología Agropecuarias*, 11(1), 53-60.

- González Cañizares, P. J., Ramírez Pedroso, J. F., Morgan Rosemond, O., Rivera Espinosa, R., y Plana Llerena, R. (2015). Contribución de la inoculación micorrízica arbuscular a la reducción de la fertilización fosfórica en *Brachiaria decumbens*. *Cultivos Tropicales*, 36(1), 135-142.
- González, V., y Pomares, F. (2008). La fertilización y el balance de nutrientes en sistemas agroecológicos. *Manual Técnico Fertilización y balance de nutrientes en sistemas agroecológicos*, SEAE Sociedad española de agricultura ecológica, Catarroja (Valencia).
- Gore, D. B., y Snape, I. (2008). Freeze–thaw cycling, moisture and leaching from a controlled release nutrient source. *Cold Regions Science and Technology*, 52(3), 401-407.
- Grant, C. A., Flaten, D. N., Tomaszewicz, D. J., y Sheppard, S. C. (2001). The importance of early season phosphorus nutrition. *Canadian Journal of Plant Science*, 81(2), 211-224.
- Grant, C., Bittman, S., Montreal, M., Plenchette, C., y Morel, C. (2005). Soil and fertilizer phosphorus: Effects on plant P supply and mycorrhizal development. *Canadian Journal of Plant Science*, 85(1), 3-14.
- Grubb, P. J. (1998). A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 3-31.
- Gutjahr, C., Banba, M., Croset, V., An, K., Miyao, A., An, y Paszkowski, U. (2008). Arbuscular mycorrhiza–specific signaling in rice transcends the common symbiosis signaling pathway. *The Plant Cell*, 20(11), 2989-3005.
- Gutjahr, C., y Parniske, M. (2013). Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Annual review of cell and developmental biology*, 29, 593-617.
- Gyaneshwar, P., Kumar, G. N., Parekh, L. J., y Poole, P. S. (2002). Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. In *Food Security in Nutrient-Stressed Environments: Exploiting Plants. Genetic Capabilities*.
- Han, X., Chen, S., y Hu, X. (2009). Controlled-release fertilizer encapsulated by starch/polyvinyl alcohol coating. *Desalination*, 240(1-3), 21-26.
- Hammond, J. P., y White, P. J. (2008). Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. *Journal of experimental botany*, 59(1), 93-109.
- Harrison, M. J., Dewbre, G. R., y Liu, J. (2002). A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *The Plant Cell*, 14(10), 2413-2429.

- Hart, M., Ehret, D. L., Krumbein, A., Leung, C., Murch, S., Turi, C., y Franken, P. (2015). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves the nutritional value of tomatoes. *Mycorrhiza*, 25(5), 359-376.
- Hart, M. M., y Reader, R. J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153(2), 335-344.
- Haslam, M. (2004). The decomposition of starch grains in soils: implications for archaeological residue analyses. *Journal of Archaeological Science*, 31(12), 1715-1734.
- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T. M. R., Schjørring, J. K., Møller, I. S., y White, P. (2012). Functions of macronutrients. In Marschers's *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Elsevier Science.
- Hempel, S., Renker, C., y Buscot, F. (2007). Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology*, 9(8), 1930-1938.
- Herrera-Medina, M. J., Steinkellner, S., Vierheilig, H., Bote, J. A. O., y Garrido, J. M. G. (2007). Abscisic acid determines arbuscule development and functionality in the tomato arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 175(3), 554-564.
- Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and soil*, 237(2), 173-195.
- Holford, I. C. R. (1997). Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Soil Research*, 35(2), 227-240.
- Hoover, R. (1995). Starch retrogradation. *Food reviews international*, 11(2), 331-346.
- Jamnongkan, T., y Kaewpirom, S. (2010). Controlled-release fertilizer based on chitosan hydrogel: phosphorus release kinetics. *Sci J UBU*, 1, 43-50.
- Javot, H., Penmetsa, R. V., Terzaghi, N., Cook, D. R., y Harrison, M. J. (2007). A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(5), 1720-1725.
- Jayachandran, K., Schwab, A. P., y Hettrich, B. A. D. (1992). Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(9), 897-903.

- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K., y Barea, J. M. (2003). The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and fertility of soils*, 37(1), 1-16.
- Jia, X., Ma, Z. Y., Zhang, G. X., Hu, J. M., Liu, Z. Y., Wang, H. Y., y Zhou, F. (2013). Polydopamine film coated controlled-release multielement compound fertilizer based on mussel-inspired chemistry. *Journal of agricultural and food chemistry*, 61(12), 2919-2924.
- Jasinski, S. M. (2011). Phosphate rock. US Geological Survey mineral commodity summaries, 2011, 118-119.
- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K., y Barea, J. M. (2003). The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and fertility of soils*, 37(1), 1-16.
- Jin, S., Yue, G., Feng, L., Han, Y., Yu, X., y Zhang, Z. (2010). Preparation and properties of a coated slow-release and water-retention biuret phosphoramidate fertilizer with superabsorbent. *Journal of agricultural and food chemistry*, 59(1), 322-327.
- Johnson, N. C. (1993). Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae?. *Ecological applications*, 3(4), 749-757.
- Johnson, D., Vandenkoornhuyse, P. J., Leake, J. R., Gilbert, L., Booth, R. E., Grime, J. P., ... y Read, D. J. (2004). Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New phytologist*, 161(2), 503-515.
- Jordán, M., y Casaretto, J. (2006). Hormonas y reguladores del crecimiento: etileno, ácido abscísico, brasinoesteroides, poliaminas, ácido salicílico y ácido jasmónico. *Fisiología vegetal*. Chile. Ediciones Universidad de La Serena.
- Kabir, Z., O'halloran, I. P., Fyles, J. W., y Hamel, C. (1997). Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Plant and Soil*, 192(2), 285-293.
- Kass, D. (1996). Fertilidad de suelos. Costa Rica. EUNED. 10 pp.
- Khouri, E. A. (2005). Dinámica del fósforo en suelos cálcicos de áreas mediterráneas: trabajo experimental (Vol. 1). Universidad de Oviedo. 36 pp.
- Kleinman, P. J., Sharpley, A. N., Moyer, B. G., y Elwinger, G. F. (2002). Effect of mineral and manure phosphorus sources on runoff phosphorus. *Journal of Environmental Quality*, 31(6), 2026-2033.

- Klironomos, J. N., y Hart, M. M. (2002). Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 12(4), 181-184.
- Koide, R. T., y Kabir, Z. (2000). Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytologist*, 148(3), 511-517.
- Lambais, M. R., y Mehdy, M. C. (1995). Differential expression of defense-related genes in arbuscular mycorrhiza. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 533-540.
- Latef, A. A. H. A., y Chaoxing, H. (2011). Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(4), 1217-1225.
- Lee, R. B., y Ratcliffe, R. G. (1993). Subcellular distribution of inorganic phosphate, and levels of nucleoside triphosphate, in mature maize roots at low external phosphate concentrations: measurements with ³¹P-NMR. *Journal of Experimental Botany*, 44(3), 587-598.
- Lee, J. H., Han, J. A., y Lim, S. T. (2009). Effect of pH on aqueous structure of maize starches analyzed by HPSEC-MALLS-RI system. *Food Hydrocolloids*, 23(7), 1935-1939.
- Lee, B. R., Muneer, S., Avicé, J. C., Jung, W. J., y Kim, T. H. (2012). Mycorrhizal colonisation and P-supplement effects on N uptake and N assimilation in perennial ryegrass under well-watered and drought-stressed conditions. *Mycorrhiza*, 22(7), 525-534.
- Lewis, C. E., Noctor, G., Causton, D., y Foyer, C. H. (2000). Regulation of assimilate partitioning in leaves. *Functional Plant Biology*, 27(6), 507-519.
- Li, T., Lin, G., Zhang, X., Chen, Y., Zhang, S., y Chen, B. (2014). Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance. *Mycorrhiza*, 24(8), 595-602.
- Li, H., Smith, S. E., Holloway, R. E., Zhu, Y., y Smith, F. A. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 172(3), 536-543.
- Lima, J. D., Mosquim, P. R., y Da Matta, F. M. (1999). Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. *Photosynthetica*, 37(1), 113-121.
- Lindsay, W. L. (1984). Soil and plant relationships associated with iron deficiency with emphasis on nutrient interactions. *Journal of Plant Nutrition*, 7(1-5), 489-500.

- Liu, Y., Villalba, G., Ayres, R. U., y Schroder, H. (2008). Global phosphorus flows and environmental impacts from a consumption perspective. *Journal of Industrial Ecology*, 12(2), 229-247.
- Longstreth, D. J., y Nobel, P. S. (1980). Nutrient influences on leaf photosynthesis: Effects of nitrogen, phosphorus, and potassium for *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiology*, 65(3), 541-543.
- López Mtz, J. D., Díaz Estrada, A., Martínez Rubin, E., y Valdez Cepeda, R. D. (2001). Abonos orgánicos y su efecto en propiedades físicas y químicas del suelo y rendimiento en maíz. *Terra latinoamericana*, 19(4).
- López-Bucio, J., Cruz-Ramirez, A., y Herrera-Estrella, L. (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current opinion in plant biology*, 6(3), 280-287.
- Lopez-Bucio, J., de la Vega, O. M., Guevara-García, A., y Herrera-Estrella, L. (2000). Enhanced phosphorus uptake in transgenic tobacco plants that overproduce citrate. *Nature biotechnology*, 18(4), 450.
- Louche-Tessandier, D., Samson, G., Hernandez-Sebastia, C., Chagvardieff, P., & Desjardins, Y. (1999). Importance of light and CO₂ on the effects of endomycorrhizal colonization on growth and photosynthesis of potato plantlets (*Solanum tuberosum*) in an in vitro tripartite system. *The New Phytologist*, 142(3), 539-550.
- Lovera, M. (2007). Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia*, 32(2), 108-114.
- Lynch, J. P. (2007). Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, 55(5), 493-512
- Lynch, J. P. (2011). Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant physiology*, 156(3), 1041-1049.
- Lynch, J. P., y Ho, M. D. (2005). Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil*, 269(1-2), 45-56.
- Navarro García, G., Navarro García, S., y Ginés Navarro García, S. N. G. (2014). Fertilizantes: química y acción. España. Ediciones parafino. 111 pp.

- Ma, J., Janoušková, M., Ye, L., Bai, L. Q., Dong, R. R., Yan, Y., ... y He, C. X. (2019). Role of arbuscular mycorrhiza in alleviating the effect of cold on the photosynthesis of cucumber seedlings. *Photosynthetica*, 57(1), 86-95.
- Mackay, J. E., Macdonald, L. M., Smernik, R. J., y Cavagnaro, T. R. (2017). Organic amendments as phosphorus fertilisers: Chemical analyses, biological processes and plant P uptake. *Soil Biology and Biochemistry*, 107, 50-59.
- Maeda, D., Ashida, K., Iguchi, K., Chechetka, S. A., Hijikata, A., Okusako, Y., y Hata, S. (2006). Knockdown of an arbuscular mycorrhiza-inducible phosphate transporter gene of *Lotus japonicus* suppresses mutualistic symbiosis. *Plant and Cell Physiology*, 47(7), 807-817.
- Macfarlane, M., y Walmsley, D. (1977). Effect of soil solution phosphorus in volcanic ash soils on the response of tomato (*Lycopersicon esculentum*) to added phosphate. *Plant and Soil*, 47(3), 547-558.
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method that gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 115, 495–501
- Mailliet, F., Poinot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., y Martinez, E. A. (2011). Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), 58.
- Maldonado-Mendoza, I. E., Dewbre, G. R., y Harrison, M. J. (2001). A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 14(10), 1140-1148.
- Malhi, S. S., Haderlein, L. K., Pauly, D. G., y Johnston, A. M. (2002). Improving fertilizer phosphorus use efficiency. *Development*, 85(2), 18-23.
- Marschner, P. (2012). Rhizosphere biology. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Third Edition)* (pp. 369-388).
- Marschner, P., y Rengel, Z. (2012). Nutrient availability in soils. In *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic Press (pp. 315-330).

- Mimura, T., Sakano, K., y Shimmen, T. (1996). Studies on the distribution, re-translocation and homeostasis of inorganic phosphate in barley leaves. *Plant, Cell & Environment*, 19(3), 311-320.
- Mohammad, M., Shibli, R., Ajlouni, M., y Nimri, L. (1998). Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *Journal of plant nutrition*, 21(8), 1667-1680.
- Mollier, A., y Pellerin, S. (1999). Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 50(333), 487-497.
- Morel, P. (1971). *Tecnología de los fertilizantes*. Chile. Editorial Andrés Bello. 43-65 p.
- Moya, T. F. M. (2001). Incremento de la disponibilidad intestinal de proteína y almidón mediante la manipulación de su degradabilidad en el rumen (Vol. 90). Universidad Almería. 43 pp.
- Muchhal, U. S., Pardo, J. M., y Raghothama, K. G. (1996). Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10519-10523.
- Mukatira, U. T., Liu, C., Varadarajan, D. K., y Raghothama, K. G. (2001). Negative regulation of phosphate starvation-induced genes. *Plant Physiology*, 127(4), 1854-1862.
- Murphy, L. S., Ellis Jr, R., y Adriano, D. C. (1981). Phosphorus-micronutrient interaction effects on crop production. *Journal of Plant Nutrition*, 3(1-4), 593-613.
- Nagarajan, V. K., Jain, A., Poling, M. D., Lewis, A. J., Raghothama, K. G., y Smith, A. P. (2011). *Arabidopsis Pht1; 5* mobilizes phosphate between source and sink organs, and influences the interaction between phosphate homeostasis and ethylene signaling. *Plant Physiology*, pp-111.
- Neumann, G., y Römheld, V. (1999). Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant and Soil*, 211(1), 121-130.
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., y Watkinson, A. R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 407-411.
- Niu, Y. F., Chai, R. S., Jin, G. L., Wang, H., Tang, C. X., y Zhang, Y. S. (2012). Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Annals of botany*, 112(2), 391-408.

- Nzanza, B., Marais, D., y Soundy, P. (2012). Yield and nutrient content of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* and *Glomus mosseae* inoculation. *Scientia horticulturae*, 144, 55-59.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M., y Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 724-738.
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Maeder, P., Wiemken, A., y Boller, T. (2009). Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, ecosystems & environment*, 134(3-4), 257-268.
- Oelkers, E. H., y Valsami-Jones, E. (2008). Phosphate mineral reactivity and global sustainability. *Elements*, 4(2), 83-87.
- Olivera, M., Tejera, N., Iribarne, C., Ocana, A., y Lluch, C. (2004). Growth, nitrogen fixation and ammonium assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris*): effect of phosphorus. *Physiologia Plantarum*, 121(3), 498-505.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J., y Zobel, M. (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4), 778-790.
- Ortas, I., Sari, N., Akpınar, C., y Yetisir, H. (2013). Selection of arbuscular mycorrhizal fungi species for tomato seedling growth, mycorrhizal dependency and nutrient uptake. *Eur J Hortic Sci*, 78(5), 209-218.
- Oseni, T. O., Shongwe, N. S., y Masarirambi, M. T. (2010). Effect of arbuscular mycorrhiza (AM) inoculation on the performance of tomato nursery seedlings in vermiculite. *International Journal of Agriculture and Biology*, 12(5), 789-92.
- Padmavathi, T., Dikshit, R., y Seshagiri, S. (2015). Effect of *Rhizophagus* spp. and plant growth-promoting *Acinetobacter junii* on *Solanum lycopersicum* and *Capsicum annum*. *Brazilian Journal of Botany*, 38(2), 273-280.
- Pant, B. D., Buhtz, A., Kehr, J., y Scheible, W. R. (2008). MicroRNA399 is a long-distance signal for the regulation of plant phosphate homeostasis. *The Plant Journal*, 53(5), 731-738.

- Parniske, M. (2008). Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 763.
- Paul, M. J., y Foyer, C. H. (2001). Sink regulation of photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 52(360), 1383-1400.
- Pfeffer, P. E., Douds, D. D., Bécard, G., y Shachar-Hill, Y. (1999). Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology*, 120(2), 587-598.
- Picone, L., y Zamuner, E. (2002). Fósforo orgánico y fertilidad fosfórica. *Informaciones agronómicas del cono sur*, 16, 11-15.
- Pieters, A. J., Paul, M. J., y Lawlor, D. W. (2001). Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 52(358), 1083-1091.
- Primo-Yúfera, E. (1995). *Química orgánica básica y aplicada de la molécula a la industria*. Editorial Reverté. 896 pp.
- Qiao, D., Liu, H., Yu, L., Bao, X., Simon, G. P., Petinakis, E., y Chen, L. (2016). Preparation and characterization of slow-release fertilizer encapsulated by starch-based superabsorbent polymer. *Carbohydrate polymers*, 147, 146-154.
- Quesada-Roldán, G., y Bertsch-Hernández, F. (2012). Fertirriego en el rendimiento de híbridos de tomate producidos en invernadero 1. *Agronomía Mesoamericana*, 23(1), 01-11.
- Quiñones-Aguilar, E. E., Hernández-Acosta, E., Rincón-Enríquez, G., y Ferrera-Cerrato, R. (2012). Interacción de hongos micorrízicos arbusculares y fertilización fosfatada en papaya. *Terra Latinoamericana*, 30(2).
- Raghothama, K. G. (1999). Phosphate acquisition. *Annual review of plant biology*, 50(1), 665-693.
- Rajan, S. S. S., Watkinson, J. H., y Sinclair, A. G. (1996). Phosphate rocks for direct application to soils. In *Advances in agronomy* (Vol. 57, pp. 77-159). Academic Press.
- Ramírez Gómez, M., y Rodríguez Villate, A. (2010). Señales de reconocimiento entre plantas y hongos formadores de micorrizas arbusculares. *Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 11(1).
- Ramos Agüero, D., y Terry Alfonso, E. (2014). Generalidades de los abonos orgánicos: Importancia del Bocashi como alternativa nutricional para suelos y plantas. *Cultivos tropicales*, 35(4), 52-59.

- Raven, J. A., Lambers, H., Smith, S. E., y Westoby, M. (2018). Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: patterns and implications for plant coexistence. *New Phytologist*, 217,1420–1427.
- Reijnders, L. (2014). Phosphorus resources, their depletion and conservation, a review. *Resources, conservation and recycling*, 93, 32-49.
- Remy, W., Taylor, T. N., Hass, H., y Kerp, H. (1994). Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(25), 11841-11843.
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), 355-363
- Rivera, R., Ruiz, L., Fernández, F., Sánchez, C., Riera, M., Hernández, A., y Planas, R. (2006). La simbiosis micorrízica efectiva y el sistema suelo-planta-fertilizante. En *Memorias VI Congreso Sociedad Cubana de la Ciencia del Suelo*.
- Rodríguez-Vázquez, E. 2019. Evaluación de un sistema de fósforo encapsulado con almidón en la liberación lenta de nutrientes *in vitro* y el efecto *in planta*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación en Química Aplicada. 97 pp.
- Ruiz-Lozano, J. M., Azcon, R., y Gomez, M. (1996). Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiologia plantarum*, 98(4), 767-772.
- Salzer, P., Corbière, H., y Boller, T. (1999). Hydrogen peroxide accumulation in *Medicago truncatula* roots colonized by the arbuscular mycorrhiza-forming fungus *Glomus intraradices*. *Planta*, 208(3), 319-325.
- Sas, L., Rengel, Z., y Tang, C. (2001). Excess cation uptake, and extrusion of protons and organic acid anions by *Lupinus albus* under phosphorus deficiency. *Plant Science*, 160(6), 1191-1198.
- Satti, S. M. E., y Al-Yahyai, R. A. (1995). Salinity tolerance in tomato: Implications of potassium, calcium, and phosphorus. *Communications in soil science and Plant Analysis*, 26(17-18), 2749-2760.
- Shaul-Keinan, O., Gadkar, V., Ginzberg, I., Grünzweig, J. M., Chet, I., Elad, Y., ... y Ben-Tal, Y. (2002). Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 154(2), 501-507.

- Schachtman, D. P., Reid, R. J., y Ayling, S. M. (1998). Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant physiology*, 116(2), 447-453.
- Schroeder, M. S., y Janos, D. P. (2004). Phosphorus and intraspecific density alter plant responses to arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 264(1-2), 335-348.
- Schröder, J. J., Smit, A. L., Cordell, D., y Rosemarin, A. (2011). Improved phosphorus use efficiency in agriculture: a key requirement for its sustainable use. *Chemosphere*, 84(6), 822-831.
- Schüßler, A., y Walker, C. (2010). The Glomeromycota: a species list with new families and new genera. The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University, 19.
- Setty, C. M., Deshmukh, A. S., y Badiger, A. M. (2014). Hydrolyzed polyacrylamide grafted maize starch based microbeads: Application in pH responsive drug delivery. *International journal of biological macromolecules*, 70, 1-9.
- Shaviv, A. (2001). Advances in controlled-release fertilizers. *Advances in agronomy*, 71, 1-49.
- Sharpley, A. N. (1995). Soil phosphorus dynamics: agronomic and environmental impacts. *Ecological Engineering*, 5(2-3), 261-279.
- Sharpley, A. N., Daniel, T., Sims, T., Lemunyon, J., Stevens, R., y Parry, R. (2003). Agricultural phosphorus and eutrophication. US Department of Agriculture, Agricultural Research Service, ARS-149, 44.
- Sheng, M., Tang, M., Chen, H., Yang, B., Zhang, F., y Huang, Y. (2008). Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18(6-7), 287-296.
- Shigaki, F., y Sharpley, A. (2011). Phosphorus source and soil properties effects on phosphorus availability. *Soil Science*, 176(9), 502-507.
- Schilling, G., Gransee, A., Deuhel, A., Ležoviž, G., y Ruppel, S. (1998). Phosphorus availability, root exudates, and microbial activity in the rhizosphere. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 161(4), 465-478.
- Shukla, U. C., y Singh, N. (1979). Phosphorus-copper relationship in wheat. *Plant and Soil*, 53(3), 399-402.

- Sierra, B. E. G. (2008). Micorriza arbuscular. Recurso microbiológico en la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha*, 21(1), 191-201.
- Smil, V. (2000). Phosphorus in the environment: natural flows and human interferences. *Annual review of energy and the environment*, 25(1), 53-88.
- Soto, D., y Oliva, H. (2012). Métodos para preparar hidrogeles químicos y físicos basados en almidón: Una revisión. *La Revista Latinoamericana de Metalurgia y Materiales, RLMM*, 32(2).
- Starck, Z., Niemyska, B., Bogdan, J., y Tawalbeh, R. A. (2000). Response of tomato plants to chilling stress in association with nutrient or phosphorus starvation. *Plant and soil*, 226(1), 99-106.
- Steiner, A.A. 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant Soil* 15: 134-154.
- Strack, D., Fester, T., Hause, B., Schliemann, W., y Walter, M. H. (2003). Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical, and molecular aspects. *Journal of chemical ecology*, 29(9), 1955-1979.
- Subramanian, K. S., Charest, C., Dwyer, L. M., y Hamilton, R. I. (1995). Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *New Phytologist*, 129(4), 643-650.
- Sylvia, D., Alagely, A., Chellemi, D., y Demchenko, L. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungi influence tomato competition with bahiagrass. *Biology and Fertility of Soils*, 34(6), 448-452.
- Sylvia, D. M., y Neal, L. H. (1990). Nitrogen affects the phosphorus response of VA mycorrhiza. *New Phytologist*, 115(2), 303-310.
- Taiz, L., y Zeiger, E. (2007). *Fisiología vegetal* (Vol. 10). España. Universitat Jaume I.
- Thompson, J. P. (1987). Decline of vesicular-arbuscular mycorrhizae in long fallow disorder of field crops and its expression in phosphorus deficiency of sunflower. *Australian Journal of Agricultural Research*, 38(5), 847-867.
- Tisserant, B., Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S., y Gollotte, A. (1993). In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. *Mycological Research*, 97(2), 245-250.

- Tomaszewska, M., y Jarosiewicz, A. (2004). Polysulfone coating with starch addition in CRF formulation. *Desalination*, 163(1-3), 247-252.
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164(2), 347-355.
- Treseder, K. K. (2013). The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant and Soil*, 371(1-2), 1-13.
- Treseder, K. K., y Cross, A. (2006). Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems*, 9(2), 305-316.
- Ulrich, A. E., y Frossard, E. (2014). On the history of a reoccurring concept: phosphorus scarcity. *Science of the Total Environment*, 490, 694-707.
- Ullrich, C. I., y Novacky, A. J. (1990). Extra-and intracellular pH and membrane potential changes induced by K⁺, Cl⁻, H₂PO₄⁻, and NO₃⁻ uptake and fusicoccin in root hairs of *Limnium stoloniferum*. *Plant Physiology*, 94(4), 1561-1567.
- Vaccari, D. A. (2009). Phosphorus: a looming crisis. *Scientific American*, 300(6), 54-59.
- Valentine, A. J., Osborne, B. A., y Mitchell, D. T. (2001). Interactions between phosphorus supply and total nutrient availability on mycorrhizal colonization, growth and photosynthesis of cucumber. *Scientia Horticulturae*, 88(3), 177-189.
- Van Aarle, I. M., Cavagnaro, T. R., Smith, S. E., Smith, F. A., y Dickson, S. (2005). Metabolic activity of *Glomus intraradices* in Arum-and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New Phytologist*, 166(2), 611-618.
- Vance, C. P., Uhde-Stone, C., y Allan, D. L. (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New phytologist*, 157(3), 423-447.
- Van Kauwenbergh, S. J., Stewart, M., y Mikkelsen, R. (2013). World reserves of phosphate rock... a dynamic and unfolding story. *Better Crops*, 97(3), 18-20.
- Veronica, N., Subrahmanyam, D., Kiran, T. V., Yugandhar, P., Bhadana, V. P., Padma, V., ... y Voleti, S. R. (2017). Influence of low phosphorus concentration on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant response of rice genotypes. *Photosynthetica*, 55(2), 285-293.
- Volpe, V., Chitarra, W., Cascone, P., Volpe, M. G., Bartolini, P., Moneti, G., ... y Balestrini, R. (2018). The association with two different arbuscular mycorrhizal fungi differently affects the water stress tolerance in tomato. *Frontiers in plant science*, 9, 1480.

- Wang, X., Shen, J., y Liao, H. (2010). Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops?. *Plant Science*, 179(4), 302-306.
- Wilson, G. T., Hetrick, B. D., y Kitt, D. G. (1989). Suppression of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus spore germination by nonsterile soil. *Canadian journal of botany*, 67(1), 18-23.
- Wu, Q. S., & Xia, R. X. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of plant physiology*, 163(4), 417-425.
- Xu, H., Lu, Y., y Zhu, X. (2016). Effects of Arbuscular Mycorrhiza on Osmotic Adjustment and Photosynthetic Physiology of Maize Seedlings in Black Soils Region of Northeast China. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 59.
- Xu, H. X., Weng, X. Y., y Yang, Y. (2007). Effect of phosphorus deficiency on the photosynthetic characteristics of rice plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54(6), 741-748.
- Zhang, M., Nyborg, M., Malhi, S. S., McKenzie, R. H., y Solberg, E. (2000). Phosphorus release from coated monoammonium phosphate: effect of coating thickness, temperature, elution medium, soil moisture and placement method. *Canadian Journal of Soil Science*, 80(1), 127-134.
- Zhang, X. S., Hong, L. I. A. O., Qing, C. H. E. N., Christie, P., Xiao-Lin, L. I., y Zhang, F. S. (2007). Response of tomato on calcareous soils to different seedbed phosphorus application rates. *Pedosphere*, 17(1), 70-76.
- Zhang, Y. C., Li, R. N., Wang, L. Y., Zhai, C. X., Chen, L. L., Wu, X. P., ... & Li, Y. K. (2010). Threshold of soil Olsen-P in greenhouses for tomatoes and cucumbers. *Communications in soil science and plant analysis*, 41(20), 2383-2402.
- Zhong, K., Lin, Z. T., Zheng, X. L., Jiang, G. B., Fang, Y. S., Mao, X. Y., y Liao, Z. W. (2013). Starch derivative-based superabsorbent with integration of water-retaining and controlled-release fertilizers. *Carbohydrate polymers*, 92(2), 1367-1376.

X. ANEXOS

Cuadro 29. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P en diferente pH de la solución de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
EpH5	29.50	0.96	827.12
EpH6.5	28.50	1.08	963.50
EpH8	29.75	0.98	765.03
MpH5	36.58	1.12	981.35
MpH6.5	37.25	1.08	1111.20
MpH8	34.98	1.04	879.57

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (E: Encapsulado; M: MKP) y el pH de fertirriego.

Cuadro 30. Biomasa de plántulas de tomate a 60 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P, con diferente pH de la solución de fertirriego. Segundo muestreo (primera etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
EpH5	47.51	40.40	45.51	4.44	5.63	3.47
EpH6.5	46.42	46.31	46.67	4.88	6.70	3.68
EpH8	52.21	37.77	46.89	4.36	5.60	3.32
MpH5	65.13	52.66	52.98	7.28	7.60	4.15
MpH6.5	63.25	54.11	50.98	6.64	7.58	4.09
MpH8	50.27	46.36	48.69	5.07	6.01	3.66

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (E: Encapsulado; M: MKP) y el pH de fertirriego.

La diferencia entre las medias para las variables indicadoras de crecimiento y de biomasa en los tratamientos con encapsulado y aquellos con MKP a granel son considerables, inclusive si se incluyera en el análisis estadístico para la primera etapa, se generan diferencias significativas, siendo el tratamiento con MKP aquel que obtiene mayores valores para las variables, lo cual es razonable debido al aumento de P en el medio por una mayor aplicación de la sal.

Cuadro 31. Indicadores de crecimiento de plántulas de tomate a 66 días después de siembra, tratadas con microencapsulado y MKP como fuente de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro de tallo (cm)	Área foliar (cm ²)
EH+	68.00	1.69	2130.19
EH-	67.00	1.38	2240.81
MH+	65.10	1.67	2139.74
MH-	62.70	1.47	2071.72

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (E: Encapsulado; M: MKP) y la inoculación (H+: con inoculación; H-: sin inoculación).

Cuadro 32. Biomasa de plántulas de tomate en 66 días después de siembra, tratadas microencapsulado y MKP como fuente de P e inoculación de HMA. Cuarto muestreo (segunda etapa).

Tratamiento	Peso fresco de tallo (g)	Peso fresco de hojas (g)	Peso fresco de raíz (g)	Peso seco de tallo (g)	Peso seco de hojas (g)	Peso seco de raíz (g)
EH+	168.61	140.34	187.28	32.07	29.44	22.23
EH-	155.13	144.26	149.07	29.88	28.78	16.46
MH+	160.53	143.65	175.19	30.49	28.98	21.16
MH-	157.25	145.11	167.93	29.89	28.69	18.60

La descripción de tratamientos representa la forma de fertilización (E: Encapsulado; M: MKP) y la inoculación (H+: con inoculación; H-: sin inoculación).

Sin análisis estadístico se puede observar que las variaciones en las medias de las variables mostradas en el Cuadro 29 y 30 no son tan diferentes entre tratamientos correspondientes al encapsulado y aquellas con MKP a granel, a pesar de que el MKP fue una dosis más elevada; inclusive el encapsulado y la inoculación obtienen las medias más altas en la mayoría de las variables; la inoculación de HMA provoca que las plantas obtengan mayores medias en comparación con aquellas que no fueron inoculadas.

El siguiente cuadro muestra la distribución espacial de los tratamientos para la primera etapa:

Cuadro 33. Acomodo espacial de las plantas de tomate en invernadero (primera etapa).

	Encapsulado			Matriz			Testigo		
R1	E1pH8	E1pH5	E2pH6.5	A1pH5	A2pH6.5	A1pH8	T1pH8	T1pH6.5	T2pH5
	E2pH8	E2pH5	E1pH6.5	A2pH5	A1pH6.5	A2pH8	T2pH8	T2pH6.5	T1pH5
	Testigo			Matriz			Encapsulado		
R2	T1pH6.5	T2pH5	T2pH8	A1pH8	A2pH5	A2pH6.5	E2pH6.5	E1pH5	E1pH8
	T2pH6.5	T1pH5	T1pH8	A2pH8	A1pH5	A1pH6.5	E1pH6.5	E2pH5	E2pH8
	Matriz			Encapsulado			Testigo		
R3	A2pH5	A1pH8	A2pH6.5	E2pH6.5	E1pH8	E2pH5	T1pH6.5	T2pH8	T2pH5
	A1pH5	A2pH8	A1pH6.5	E1pH6.5	E2pH8	E1pH5	T2pH6.5	T1pH8	T1pH5
	Testigo			Encapsulado			Matriz		
R4	T1pH5	T2pH6.5	T2pH8	E1pH5	E2pH8	E1pH6.5	A1pH6.5	A2pH5	A1pH8
	T2pH5	T1pH6.5	T1pH8	E2pH5	E1pH8	E2pH6.5	A2pH6.5	A1pH5	A2pH8

R: Repetición; E: Encapsulado; A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; 1: Primer muestreo; 2: Segundo muestreo. Cada celda representa una maceta.

El siguiente cuadro muestra la distribución espacial de los tratamientos para la segunda etapa:

Cuadro 34. Acomodo espacial de las plantas de tomate en invernadero (segunda etapa).

	encapsulado		Testigo		MKP		Matriz	
R1	E2H+	E3H-	T1H-	T2H+	M3H-	M2H+	A3H+	A3H-
	E3H+	E2H-	T3H-	T3H+	M2H-	M1H+	A4H+	A4H-
	E1H+	E1H-	T4H-	T1H+	M4H-	M3H+	A2H+	A1H-
	E4H+	E4H-	T2H-	T4H+	M1H-	M4H+	A1H+	A2H-
	MKP		Matriz		encapsulado		Testigo	
R2	M3H-	M3H+	A4H+	A1H-	E4H+	E2H-	T4H-	T3H+
	M2H-	M2H+	A2H+	A2H-	E2H+	E3H-	T2H-	T1H+
	M4H-	M1H+	A3H+	A4H-	E1H+	E1H-	T1H-	T4H+
	M1H-	M4H+	A1H+	A3H-	E3H+	E4H-	T3H-	T2H+
	Testigo		Matriz		MKP		encapsulado	
R3	T1H-	T4H+	A4H-	A4H+	M3H+	M2H-	E4H-	E1H+
	T3H-	T2H+	A3H-	A2H+	M1H+	M4H-	E2H-	E3H+
	T4H-	T1H+	A2H-	A1H+	M2H+	M1H-	E1H-	E2H+
	T2H-	T3H+	A1H-	A3H+	M4H+	M3H-	E3H-	E4H+
	MKP		encapsulado		Testigo		Matriz	
R4	M1H+	M2H-	E4H-	E2H+	T1H+	T3H-	A2H+	A4H-
	M4H+	M3H-	E2H-	E4H+	T4H+	T4H-	A4H+	A2H-
	M3H+	M1H-	E1H-	E3H+	T2H+	T2H-	A1H+	A1H-
	M2H+	M4H-	E3H-	E1H+	T3H+	T1H-	A3H+	A3H-
	Testigo		Matriz		encapsulado		MKP	
R5	T1H+	T2H-	A2H+	A3H-	E4H+	E3H-	M1H+	M4H-
	T2H+	T3H-	A3H+	A4H-	E3H+	E2H-	M4H+	M2H-
	T3H+	T1H-	A1H+	A2H-	E1H+	E4H-	M3H+	M1H-
	T4H+	T4H-	A4H+	A1H-	E2H+	E1H-	M2H+	M3H-

R: Repetición; E: Encapsulado; A: Matriz de almidón; T: Testigo absoluto; M: Sal fertilizante; 1: Primer muestreo; 2: Segundo muestreo. Cada celda representa una maceta.